



**HAL**  
open science

# Les Toxaster (Échinides, Spatangoïdes) de l'éocrétacé subalpin de Castellane: Ontogénie Biostratigraphie, Systématique, Paléoécologie

Bruno David

## ► To cite this version:

Bruno David. Les Toxaster (Échinides, Spatangoïdes) de l'éocrétacé subalpin de Castellane: Ontogénie Biostratigraphie, Systématique, Paléoécologie. Paléontologie. Université de Franche Comté, 1979. Français. NNT: . tel-00921256

**HAL Id: tel-00921256**

**<https://theses.hal.science/tel-00921256>**

Submitted on 20 Dec 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.

DAVID (B.) A

N° d'ordre : 328

Année 1979

# THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES DE  
L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ

pour obtenir le

**DIPLÔME DE DOCTEUR EN GÉOLOGIE APPLIQUÉE**UNIVERSITÉ DE GRENOBLE 1  
INSTITUT DE GÉOLOGIE  
DOCUMENTATION  
RUE MAURICE-GIGNOUX  
F 38031 GRENOBLE CEDEX  
TEL. (76) 87.46.43

par

DAVID Bruno 

3 SEP. 1982

---

## LES *TOXASTER* (Échinides, Spatangoïdes) DE L'ÉOCRÉTACÉ SUBALPIN DE CASTELLANE

- Ontogénie
- Biostratigraphie
- Systématique
- Paléoécologie



Soutenue le 24 novembre 1979, devant la commission d'examen :

MM. P. CHAUVÉ

Président

H. TINTANT

Rapporteur

P. RAT  
P. COTILLON  
P. BROQUET

} Examineurs

DAVID (B.) A.

# THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES DE  
L'UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ

pour obtenir le

**DIPLÔME DE DOCTEUR EN GÉOLOGIE APPLIQUÉE**

par

**DAVID Bruno**

**LES *TOXASTER* (Échinides, Spatangoïdes) DE  
L'ÉOCRÉTACÉ SUBALPIN DE CASTELLANE**

- Ontogénie
- Biostratigraphie
- Systématique
- Paléoécologie



Soutenue le 24 novembre 1979, devant la commission d'examen :

**MM. P. CHAUVÉ**

**Président**

**H. TINTANT**

**Rapporteur**

**P. RAT  
P. COTILLON  
P. BROQUET**

} **Examineurs**

**UNIVERSITÉ DE FRANCHE-COMTÉ BESANÇON**

**Président : Monsieur le Professeur Pierre LÉVÊQUE**

**FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES**

**DOYEN**

M. le Professeur Louis GALATRY  
Physique moléculaire

**ASSESEURS**

M. le Professeur Bernard MILLET  
Botanique

M. Robert GUYETANT, Maître-Assistant  
Biol. animale Ecologie

**DOYENS HONORAIRES**

MM. GLANGEAUD, JACQUEMAIN, CHATELET,  
THIEBAUT, BERNARD

**PROFESSEURS HONORAIRES**

MM. BENNETON, CHATELET, MESNAGE, QUANTIN  
THEOBALD N., THIRY, TRILLAT, TRONCHET,  
UEBERSFELD

UNIVERSITÉ DE GRENOBLE 1  
INSTITUT DE GEOLOGIE  
DOCUMENTATION  
RUE MAURICE - GIGNOUX  
F 38031 GRENOBLE CEDEX  
TEL. (76) 87.46.43

**PROFESSEURS**

MM. BANTEGNE Robert	: Mathématiques	MERIGOUX Henri	: Cristallographie et Synthèses minérales
BENILAN Philippe	: Mathématiques	MIELLOU J.Claude	: Analyse numérique
BERNARD Jean	: Chimie Physique	MONTAGNER Hubert	: Psychophysologie
BIDAULT Michel	: Taxonomie expériment.	MOREELS Guy	: Astronomie
BROQUET Paul	: Géologie	OLIVIER Marcel	: Electroniq. quantique
BRUCKERT Sylvain	: Ecologie végétale	PERROT Roger	: Chimie générale
BULABOIS Jean	: Physique Gle optique	PLUVINAGE Philippe	: Physique théorique
CAPODANNO Pierre	: Mécanique théorique	POTIER Robert	: Physique des sol.
CERUTTI Ernest	: Chimie appliquée	RANGHEARD Yves	: Géologie
CHALEAT Raymond	: Mécanique appliquée	REAL Pierre	: Ecologie animale
CHARDON J.Claude	: Spectroscopie	RIPPLINGER Jean	: Physiologie animale
CHAUVE Pierre	: Géolog. minéralogie	ROBERT Daniel	: Physique moléculaire
COUGNARD Jean	: Mathématiques	ROBERT Guy	: Electrochimie
DEVIN Claude	: Chimie 1er cycle	ROBERT Jacques	: Mathématiques I
DUBOUCHET Jacques	: Physiologie végétale	THEOBALD J.Gérard	: Spectroscopie hertz.
GAUDEMER Yves	: Biochimie	THIEBAUT Jean	: Pétrogr. Minéralogie
GOMOT Lucien	: Zoologie Embryologie	TREHEL Michel	: Informatique
GOUARNE René	: Mathématiques	VIENOT J.Charles	: Physique Gle optique
GRAS George	: Mathématiques	WEIL Michel	: Mathématiques
GREMILLARD Jean	: Mathématiques		
KARCHE J.Paul	: Pétrographie Minéral.		
LALLEMENT Gérard	: Mécanique appliquée		
LAUDE Bernard	: Chimie organique		
LESAINTE Pierre	: Mathématiques I		
LHOTE François	: Automatique		

**Responsable des services administratifs :**  
M. Jean-Marie RUNGE

BIBLIOGRAPHIE

PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

S O M M A I R E

UNIVERSITE DE GRENOBLE I  
INSTITUT DE GEOLOGIE  
DOCUMENTATION  
RUE MAURICE GIGNOUX  
F 38031 GRENOBLE CEDEX  
TEL. (76) 87.46.43

Pages

. Avant Propos

. 1ère Partie : INTRODUCTION

- Chapitre 1 : Historique ..... 1
- Chapitre 2 : Le cadre géographique et stratigraphique ..... 5
- Annexe : Profils stratigraphiques .. 21

. 2ème Partie : GENERALITES SUR LES ECHINIDES IRREGULIERS

- chapitre 3 : Morphologie et anatomie du test ..... 27
- chapitre 4 : Ecologie ..... 33
- chapitre 5 : La démarche biométrique : méthodes et principes ..... 37

. 3ème partie : ETUDE DE QUELQUES ESPECES DU GENRE TOXASTER

- chapitre 6 : Un exemple d'ontogénie : le développement de *Toxaster granosus kiliani* (Lambert) ..... 43
- chapitre 7 : Introduction systématique ... 67
- chapitre 8 : *Toxaster granosus* ..... 71
  - 1). *T. granosus granosus* (d'Orbigny) ..... 71
  - 2). *T. granosus kiliani* (Lambert) ..... 86
  - 3). Comparaison *T. granosus granosus* - *T. granosus kiliani* ..... 110
- chapitre 9 : *Toxaster lorioli* (Lambert) .. 117
- chapitre 10 : *Toxaster neocomiensis* (d'Orbigny) ..... 121
- chapitre 11 : *Toxaster gibbus* (Aggasiz et Desor) ..... 131
- chapitre 12 : *Toxaster seynensis* (Lambert) 145
- chapitre 13 : Conclusion systématique .... 149

. 4ème partie : CONCLUSIONS

- chapitre 14 : Succession des espèces et évolution verticale des caractères : aperçu phylétique ..... 153
- chapitre 15 : Paléoécologie ..... 161
- chapitre 16 : Conclusion générale ..... 173

. BIBLIOGRAPHIE

. PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

A V A N T P R O P O S

-----

Je tiens, tout d'abord, à exprimer ma reconnaissance aux membres de mon jury :

. Monsieur le Professeur H. TINTANT qui, guidant et conseillant mes recherches, m'a fait bénéficier de sa grande érudition de paléontologiste, je le remercie du soin avec lequel il a lu et corrigé mon manuscrit.

. Monsieur le Professeur P. CHAIVE a parrainé ce travail et m'a accueilli avec bienveillance à l'Institut de Sciences Naturelles de Besançon.

. Monsieur le Professeur P. COTILLON qui fut mon professeur à Lyon et qui m'a fait profiter de son expérience de géologue subalpin. Je le remercie aussi pour sa présence dans ce jury.

. Monsieur le Professeur P. RAT, Directeur de l'Institut des Sciences de la Terre, qui m'a ouvert son laboratoire dijonnais et dont les conseils me furent fort utiles.

. Monsieur le Professeur P. BROQUET qui a accepté de faire partie du jury.

Je veux aussi exprimer ma gratitude à toutes les personnes qui, de près ou de loin, m'ont aidé dans la réalisation de mon travail :

- Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur J. THIERRY qui a suivi de très près l'élaboration de cette thèse et dont les conseils et les encouragements me furent précieux.

- Je dois également beaucoup à Monsieur B. LAURIN qui, souvent sollicité, m'a fait bénéficier de son expérience en statistique et en informatique.

Je remercie aussi :

. Madame F. MAGNIEZ qui a bien voulu se charger de la détermination de la microfaune benthique.

. Monsieur R. BUSNARDO pour tous les conseils qu'il m'a prodigués sur la biostratigraphie du Crétacé inférieur et à qui je dois la détermination de nombreuses ammonites.

. Monsieur J.P. THIEULOY auprès de qui j'ai trouvé une aide stratigraphique et qui m'a accompagné sur le terrain.

. Mademoiselle F. CATZIGRAS et Monsieur J. PHILIP qui m'ont chaleureusement accueilli à Marseille et qui m'ont permis d'accéder aux fichiers et au matériel qu'avait réunis leur regrettée collègue S. HUMBERT.

. Monsieur CLAVEL pour la détermination des Spatangoïdes.

. Messieurs M. ROUX et J. ROMAN qui m'ont fait bénéficier de leur connaissance des Echinodermes.

. Messieurs A. PRIEUR (Lyon), D. PAJAUD (Paris), G. THOMEL (Nice) qui m'ont facilité l'accès des collections dont ils avaient la charge.

. Tous les enseignants et chercheurs de l'Institut des Sciences de la Terre de Dijon qui n'ont pas hésité à me consacrer un peu de leur temps, en particulier J.H. DÉLANCE, D. MARCHAND et A. PASCAL.

Je remercie également tous mes amis de troisième cycle auprès desquels j'ai travaillé dans une ambiance sympathique.

Je ne saurais non plus oublier toutes celles et tous ceux qui ont participé à la réalisation technique de ce mémoire : Madame G. SALOMON (Besançon), Mesdames M.C. GEOFFROY et FOURCAULT (Dijon) pour la frappe, Monsieur A. GODON pour la réalisation des planches photographiques et Monsieur P. LIEVREMONT et le personnel du service de l'Imprimerie de la Faculté des Sciences de Besançon pour le tirage.

Enfin, je voudrais remercier ma famille, en particulier mon épouse qui a participé aux récoltes sur le terrain et mes parents auxquels je dois ma vocation de naturaliste.

Ce travail a été financé pendant deux ans par une allocation de recherche de la délégation générale à la recherche scientifique et technique (D.G.R.S.T.).



## I N T R O D U C T I O N

---

CHAPITRE 1 : HISTORIQUE

CHAPITRE 2 : LE CADRE GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

## HISTORIQUE

### HISTOIRE DE LA PALEONTOLOGIE DES SPATANGOÏDES

#### 1. Les origines

Dès ses premiers pas la paléontologie, encore confondue avec la zoologie, a réservé une place aux Echinides fossiles, et en 1732 J.P. BREYNIUS décrivait sous le nom d'*Echinospatagus cordiformis* l'espèce qui, rebaptisée "*retusus*", allait devenir la plus célèbre du genre *Toxaster*. Au début du 19ème siècle J.B. LAMARCK dans son "Histoire naturelle des animaux sans vertèbres" (1816) structurait et ordonnait les connaissances acquises au siècle précédent par BREYNIUS, LESKE etc ... La rigueur de son oeuvre marquait la fin d'une époque de balbutiements et allait servir de point de départ à la paléontologie des Echinides.

#### 2. Les précurseurs

Les paléontologistes de la première moitié du 19ème siècle comme E. SISMONDA, A. GRAS, L. AGASSIZ, E. DESOR, H. MICHELIN ... établirent les bases de la systématique des Spatangoïdes.

Le suisse L. AGASSIZ créa le genre *Toxaster* en 1840, il ouvrait ainsi, entre les partisans du genre *Echinospatagus* comme A. d'ORBIGNY et les adeptes du genre *Toxaster*, un interminable conflit qui durerait jusqu'au début du 20ème siècle.

Juste avant de se brouiller, ce même AGASSIZ et E. DESOR collaborèrent à la publication d'un "Catalogue raisonné des Echinides" (1847). A. GRAS étudia les faunes de l'Isère, l'italien SISMONDA celles du comté de Nice et du Piémont.

#### 3. Les anciens

Avec l'oeuvre monumentale d'A. d'ORBIGNY qui accorda une large place aux Echinides, commençait une période de grandes monographies échinologiques. Le "Synopsis des Echinides fossiles" de DESOR (1858), les travaux de P. de LORIOU sur les Echinodermes de la Suisse, ceux de A. PERON et V. GAUTHIER sur les faunes d'Afrique du Nord, les publications de G. COQUAND, A. POMEL, T. WRIGHT ... jalonnent cette époque.

Après la mort de A. d'ORBIGNY en 1857, Gustave COTTEAU fut chargé d'achever la "Paléontologie Française" ; il compléta notamment la livraison consacrée aux Echinides dont A. d'ORBIGNY n'avait eu le temps de publier qu'un seul volume. Magistrat dans l'Yonne, dans l'Aube puis de nouveau à Auxerre à partir de 1862 COTTEAU allait s'affirmer comme le premier des grands échinologues français. Il travailla beaucoup et pendant un demi siècle, de 1844 à 1894, inonda le monde scientifique de ses publications (plus de cent cinquante titres).

#### 4. L'époque de Jules LAMBERT

Le grand vide laissé par la mort foudroyante de COTTEAU en 1894 fut comblé par un de ses élèves, lui aussi natif de l'Yonne, J. LAMBERT. Cet ancien président du tribunal de Troyes, venu à la paléontologie en amateur, allait pendant plus de quarante ans dominer l'échinologie mondiale. Au cours de sa longue vie (1848-1940) LAMBERT aborda les problèmes les plus divers et il s'intéressa aussi bien à la systématique qu'à la biostratigraphie ou à la phylogénèse des Echinides. C'est lui qui, notamment, entérina définitivement l'emploi du genre *Toxaster*. De 1909 à 1925 il clarifia une situation qui s'était bien embrouillée, en publiant avec P. THIERY leur remarquable "Essai de nomenclature raisonnée des Echinides" qui inventorie plus de 6500 espèces et dont la bibliographie comporte plus de 1700 références. Par son ampleur exceptionnelle cet ouvrage a conservé tout son intérêt et il demeure une référence précieuse pour l'échinologiste d'aujourd'hui. Outre cette oeuvre scientifique hors du commun LAMBERT nous a légué sa remarquable collection où figurent de nombreux types et qui est aujourd'hui conservée à l'Université P. et M. Curie de Paris.

La prédominance de J. LAMBERT qui fut "le plus grand spécialiste d'oursins fossiles de son temps" (J. ROMAN et M. COLLIGNON, 1976), ne doit cependant pas faire oublier d'autres échinologistes comme L. SAVIN ou R. FOURTEAU dont le rôle fut loin d'être négligeable.

#### 5. Les modernes

En 1951 lesuèdois T. MORTENSEN acheva, par la publication de deux volumes consacrés aux Spatangoïdes, une vaste monographie commencée en 1928, mais cette oeuvre qui englobe l'ensemble des Echinides vivants et fossiles n'aborde que superficiellement les genres du Crétacé inférieur.

Plus récemment MOORE (1966) consacra deux volumes de son "Treatise of invertebrate paleontology" aux oursins. Ces deux synthèses sont actuellement, avec le déjà septuagénaire "Essai de nomenclature raisonnée ..." de LAMBERT et THIERY, les ouvrages de références les plus complets.

Mises à part ces grandes fresques l'étude des Echinides fossiles traverse en France, depuis la mort de LAMBERT, une période de disgrâce ; seuls quelques paléontologistes dispersés comme A. DEVRIES, S. HUMBERT ... y consacrent leurs recherches.

. A. DEVRIES introduisit les méthodes quantitatives dans la paléontologie des Echinides, méthodes qu'il a plus particulièrement appliquées aux faunes d'Afrique du Nord.

. J. REY, à sa suite, s'intéressa aux faunes lusitaniennes.

. La marseillaise S. HUMBERT, s'appuyant sur les méthodes modernes d'analyse des populations, avait entrepris depuis 1965 une révision systématique des Spatangoïdes du Crétacé inférieur. Disparue prématurément en 1974 elle n'eut, hélas, pas le temps de transmettre l'ensemble de ses connaissances ; seules quelques populations d'oursins des environs de Marseille ont fait l'objet de publications (S. HUMBERT, 1965 ; S. HUMBERT et alii, 1974, 1976).

Aujourd'hui seuls J. ROMAN au Muséum de Paris et S. CHAVANON à Bordeaux poursuivent des recherches sur les Echinides mais ils s'intéressent surtout aux faunes cénozoïques, celles du Mésozoïque étant complètement délaissées.

Parmi les chercheurs étrangers K. TANAKA travailla au Japon, S.V. LOBACHEVA en Turkménie (U.R.S.S.).

#### PERSPECTIVE D'ETUDE DU GENRE *TOXASTER*

Tout au long de cette longue histoire le genre *Toxaster* s'est enrichi de nombreuses espèces, il en compte aujourd'hui plus de soixante qui s'échelonnent du Berriasien au Cénomaniens ; trois sous-genres ont aussi été distingués.

Une telle inflation de termes spécifiques rend nécessaire et urgente une révision complète de ce genre à partir d'analyses de populations appuyées sur les méthodes statistiques ; chaque espèce doit être caractérisée par l'étude de plusieurs échantillons représentatifs, au sens statistique du terme. De telles méthodes, associées à des études sédimentologiques doivent permettre de comprendre les relations interspécifiques en discernant ce qui est le fait de l'influence du milieu, donc incidence écologique, de ce qui est purement phylétique. La révision, à partir d'une démarche biométrique, entreprise par S. HUMBERT doit donc être poursuivie pour aboutir à une clarification de la taxinomie qui, alors seulement, permettra d'accéder à une utilisation stratigraphique et paléoécologique des *Toxaster*.

#### . Objectif paléontologique de l'étude

Le but de ce travail sera donc de préciser la position stratigraphique de quelques espèces de *Toxaster* dans un cadre stratigraphique et biogéographique limité, et éventuellement de comprendre les relations qui les lient afin que ces oursins puissent servir de marqueurs de temps ou de milieu.

#### . Choix d'un cadre géographique et stratigraphique

Dans de nombreuses régions le Néocomien des domaines épicontinentaux est très riche en Echinides, notamment en *Toxaster* ; c'est en particulier le cas de l'Eocrétacé néritique de l'arc subalpin de Castellane où les *Toxaster* abondent dans les séries valanginiennes et hauteriviennes. Or, depuis W. KILIAN et F. LEENHARDT (1895) qui, élaborant une stratigraphie encore incertaine, avaient simplement cités la succession des espèces de *Toxaster*, rien n'a été entrepris sur les Spatangoïdes de cette région. Par contre P. COTILLON, dans une synthèse récente (1971), a parfaitement structuré la stratigraphie de l'Eocrétacé de la région de Castellane. Je disposais ainsi pour réaliser cette étude d'un appui stratigraphique incontestable, instrument indispensable à la base de toute recherche paléontologique.

## LE CADRE GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

Le matériel échinologique étudié dans ce travail provient pour l'essentiel du Crétacé inférieur (Valanginien - Barrémien) de la province néritique de l'arc subalpin de Castellane. La succession lithologique virtuelle de l'Eocrétacé de cette province a été établie en 1971 par P. COTILLON. Cette analyse est reprise ici dans ses grandes lignes ; seul le découpage en zone de COTILLON n'a pas été conservé et la zonation utilisée est, pour le Valanginien, celle qu'a établie J.P. THIEULOY (1977 a et b) et, pour l'Haute-rivien, celle qu'est en train de préciser le Groupe Français d'Etude du Crétacé. (Fig. 1, p. 6 ).

### LA SERIE TYPE

P. COTILLON a distingué vingt cinq niveaux lithostratigraphiques du Berriasien au Bédoulien inclus. Les Spatangoïdes n'apparaissent cependant pas avant son niveau 4 et deviennent très rares à partir du niveau 17.

#### 1. Complexe subrécifal basal

.1. - 20 à 40 m : sommet des Calcaires blancs de Provence.

#### 2. Marnes, calcaires marneux ou calcaires bioclastiques à Spatangoïdes et à faune néritique

.2. - 4 à 40 m : calcaires beiges en dalles. Ce deuxième niveau correspond aux couches de passage du Berriasien au Valanginien, cet étage commençant un peu au-dessus de leur base.

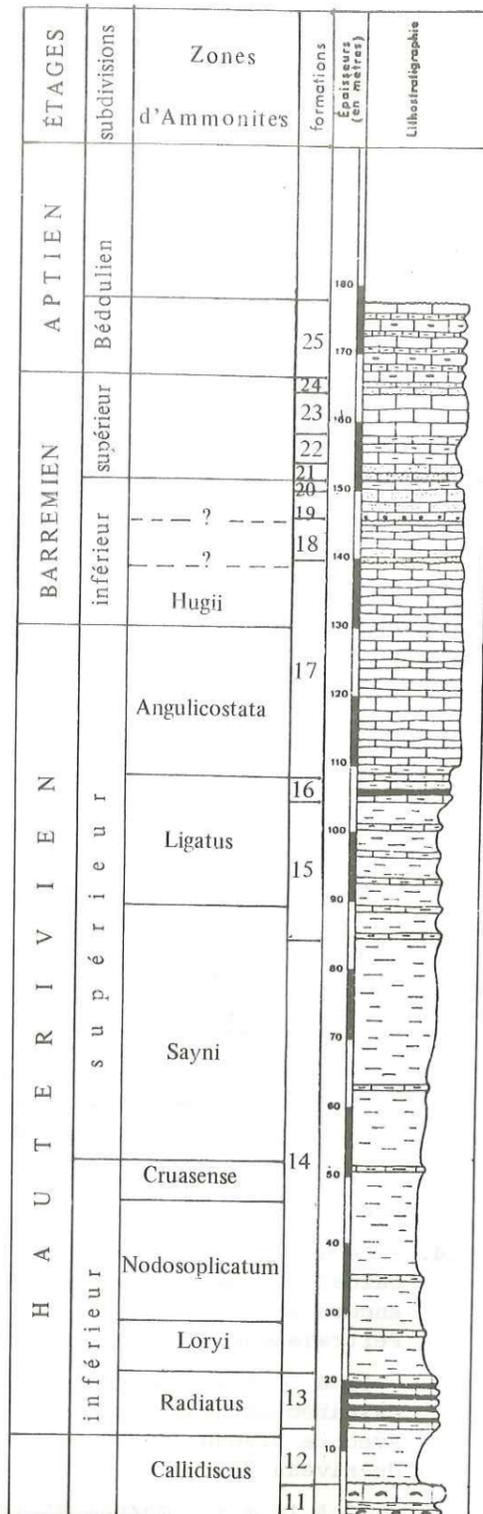
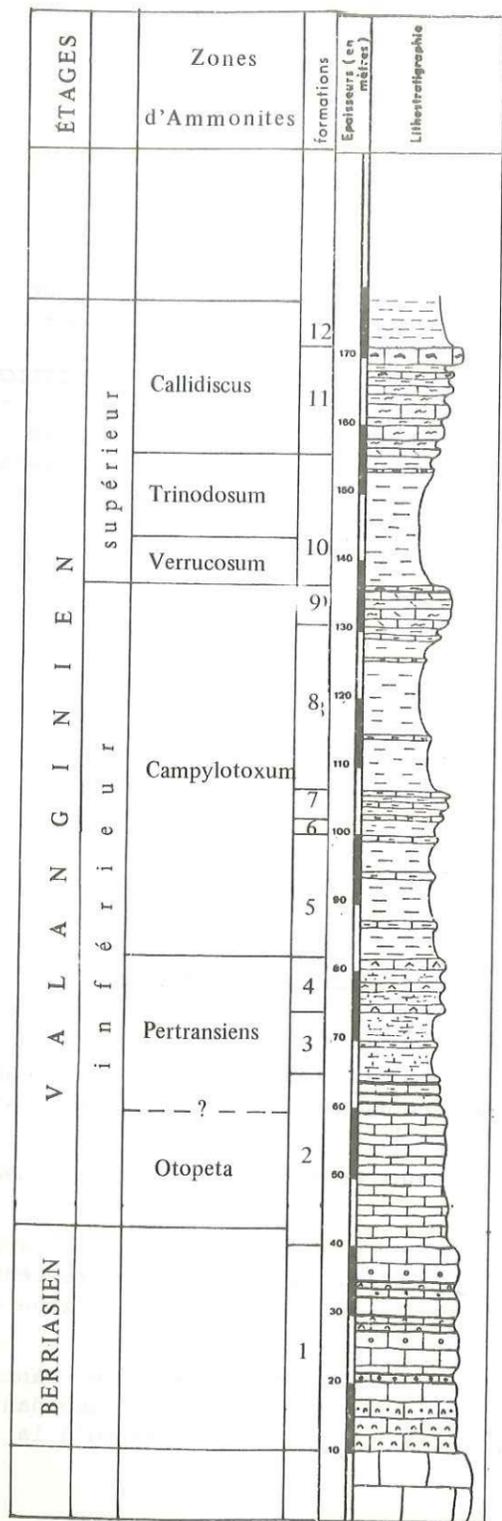
.3. - 3 à 7 m : marno-calcaires jaunâtres qui contiennent localement des térébratulines.

.4. - 4 à 20 m : alternance de calcaires plus ou moins marneux et de marno-calcaires. Dans ce niveau apparaissent les premiers *Toxaster* qui restent encore très rares. Ce niveau 4 appartient comme le précédent à la zone à Pertransiens.

.5. - 15 à 20 m : marno-calcaires grisâtres à débit en plaquettes et bancs calcaréo-marneux intercalés. Les échinides peuvent y être assez abondants. Avec ce niveau débute la zone à *Campylotoxum* qui ne s'achèvera qu'à la fin du niveau 9.

.6. - 2 à 10 m : marnes et marno-calcaires à Spatangoïdes.

.7. - 3 à 16 m : bancs calcaréo-marneux assez serrés formant corniche. Ce niveau a souvent été regroupé avec le précédent car les conditions de récolte ne permettaient pas de les distinguer.



- Marne ou marno-calcaire lumachellique
- Calcaire à cassure conchatoïde
- Calcaire bioclastique
- Calcaire lumachellique à grosses coquilles
- Marno-calcaire
- Marne
- Calcaire spathique
- Calcaire graveleux
- Calcaire et marne
- Calcaire marneux et marne
- Calcaire compact
- Calcaire grumeleux
- Calcaire grumeleux à cailloux noirs
- Calcaire marneux et marne
- Surface durcie à nodules phosphatés
- Calcaire glauconieux
- Calcaire à silex

Fig. 1 - La série virtuelle néritique (d'après P. Cotillon, 1971) et la zonation.

- .8. - 15 à 30 m : marnes et marno-calcaires à *Toxaster*, lamellibranches et brachiopodes. A la base ce niveau est caractérisé par la présence de petites "térébratules" (Zeilleiridés du genre *Tamarella* 1) dont l'aspect justifie l'emploi fréquent du terme évocateur de "niveau à noyaux de cerises".
- .9. - 6 à 13 m : bancs de calcaires bioclastiques jaune roux à silex et à débris de coquille silicifiés, ou "petite lumachelle", qui constitue un niveau repère facilement identifiable dans la topographie. Avec ce niveau s'achève la zone à *Campylotoxum*.
- .10. - 4 à 20 m : récurrence marneuse avec, au tiers inférieur, un banc repère pétri de petites exogyres. Ce niveau est le plus riche en *Toxaster* qui sont particulièrement abondants sous le petit banc repère ; il marque le début du Valanginien supérieur et correspond aux zones à *Verrucosum* et *Trinodosum*.

Les échantillons récoltés dans ce niveau ainsi que dans le niveau 8 ne sont pas toujours à l'abri d'une contamination par les lumachelles sus-jacentes qui dessinent la plupart du temps une nette avancée au-dessus des marnes. Mais cette "pollution" est quantitativement négligeable car elle n'affecte que très peu le matériel échinologique compte tenu d'une part de la grande richesse en échinides des deux niveaux marneux et d'autre part de la pauvreté en oursins des lumachelles.

- .11. - 6 à 16 m : deuxième barre de calcaires bioclastiques se terminant par des sédiments lumachelliques à grosses coquilles, serpules et bryozoaires ou "grande lumachelle" qui correspond à la partie inférieure de la zone à *Callidiscus*.

### 3. Marnes et calcaires marneux bleutés à Céphalopodes et Bélemnites

- .12. - 7 à 18 m : marnes bleutées assez sombres ayant livré de nombreux échinides (*Toxaster* et surtout *Disaster* et *Collyropsis*). Ce niveau, souvent absent à cause d'une lacune comprend la partie supérieure de la zone à *Callidiscus* et peut être l'extrême base de la zone à *Radiatus* ; il marquerait ainsi le passage Valanginien - Hauterivien.
- .13. - 2 à 8 m : bancs calcaréo-marneux légèrement glauconieux. La récolte des échinides, qui n'y sont pas abondants, y est limitée ; les ammonites sont par contre très nombreuses. Cette formation souvent appelée barre à *Acanthodiscus radiatus* correspond à la majeure partie de la zone à *Radiatus*.
- .14. et .15. - 15 à 110 m : marnes gris bleuté à bélemnites. De marneuse à la base la séquence devient progressivement plus carbonatée vers le sommet de la formation où l'alternance de marnes et de calcaires marneux se resserre de plus en plus. La formation 14 recouvre les zones à *Loryi*, *Nodosoplicatum*, *Cruasense* et une grande partie de la première zone de l'Hauterivien supérieur (zone à *Sayni*) qui se termine dans le niveau 15. Niveau qui se poursuit ensuite, au-delà de la zone à *Sayni*, sur une partie de la zone à *Ligatus*. Stratigraphiquement les zones à *Loryi* et *Cruasense* sont très précises et représentées, dans la série, par de faibles épaisseurs de sédiments.

1) détermination J.H. DELANCE.

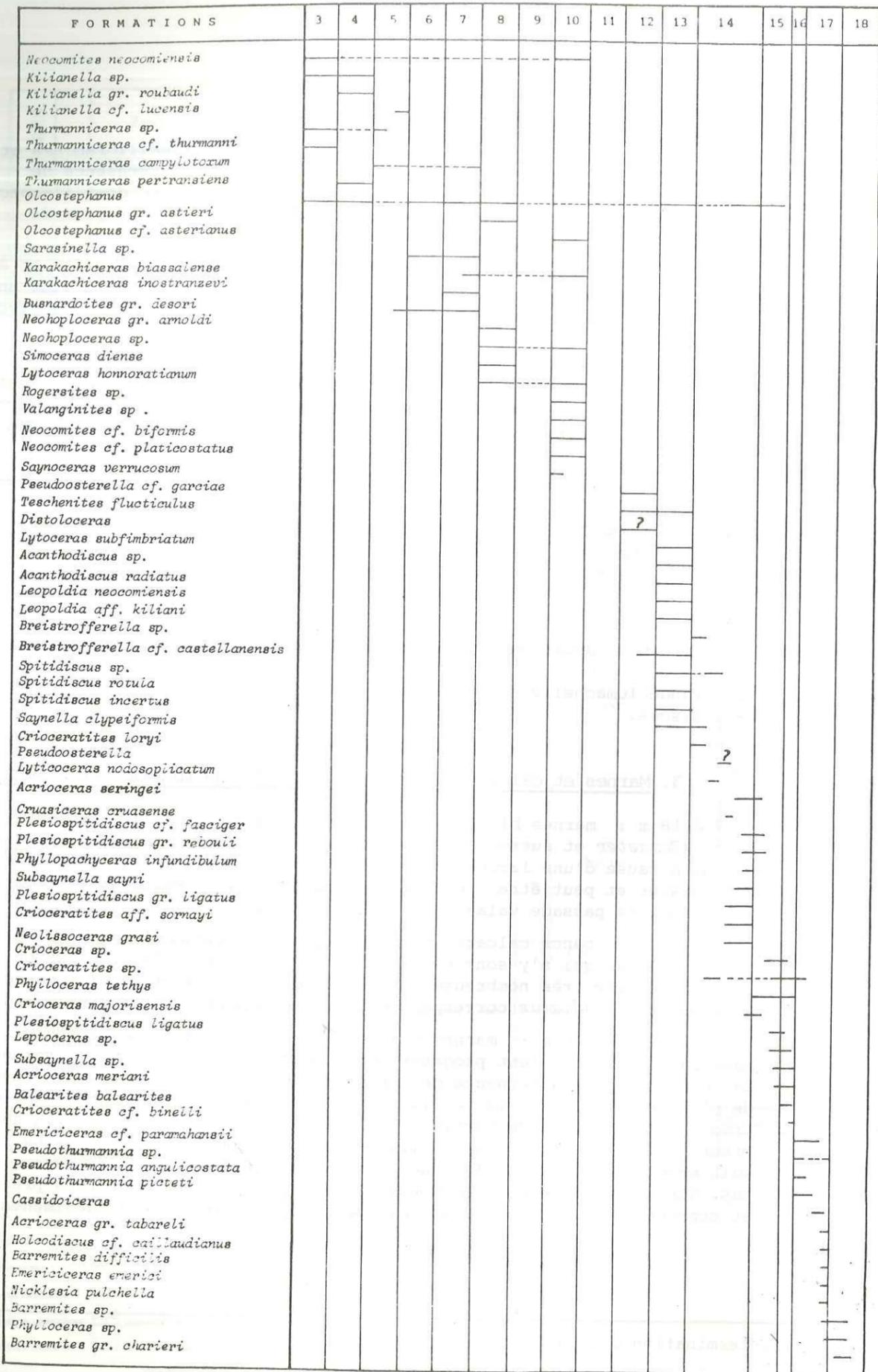


Fig. 2 - REPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES AMMONITES

.16. - 3 à 13 m : alternance de calcaires marneux et de marnes. Avec ce niveau qui correspond à la partie supérieure de la zone à Ligatus, la série achève son évolution vers des termes plus carbonatés qui assurent la transition avec la falaise calcaire de l'Hauterivien terminal et du Barrémien. Je n'ai pas distingué cette formation des deux précédentes, l'ensemble constituant alors le complexe des "marnes à bélemnites".

Remarque : L'ammonite *Balearites balearites* est souvent présente au sommet de la zone à Ligatus sous les premières *Pseudothurmannia angulicostata*. Cette forme peut servir d'indicateur stratigraphique mais j'ai préféré ne pas l'utiliser comme fossile de zone, conservant ainsi le découpage classique en trois zones de l'Hauterivien supérieur.

#### 4. Barre calcaire terminant l'Eocrétacé

.17. et .18. - 23 à 47 m : calcaire à patine claire en bancs jointifs ou presque. Les calcaires du niveau 17 commencent dans l'Hauterivien supérieur avec la zone à Angulicostata pour s'achever dans le Barrémien inférieur (zone à Hugii). Cet ensemble est, toutefois, très pauvre en échinides les rares exemplaires qui ont pu y être récoltés l'ont été à la base.

.19. - 0,60 à 4,50 m : calcaires glauconieux très fossilifères ayant livré les rares Spatangoïdes les plus récents de l'Eocrétacé de la région (horizon à *Nicklesia pulchella* du Barrémien inférieur).

L'insertion de cette succession lithologique dans un cadre biostratigraphique a été déterminée le plus précisément possible à partir de l'étude des faunes d'ammonites<sup>2</sup> que j'ai en effet systématiquement recherchées. (Fig. 2, p. 8). Les très nombreux exemplaires ainsi récoltés (en totalité plus de cent cinquante répartis en une soixantaine de formes) ont en outre confirmé les corrélations lithostratigraphiques entre les coupes étudiées.

#### LES COUPES ETUDIEES

Afin de réunir les bonnes conditions d'affleurement nécessaires à la collecte d'échantillons statistiquement utilisables, j'ai été amené à lever plusieurs coupes plus ou moins complètes qui retracent, dans son ensemble, l'histoire éocrétacée de la région, la série n'ayant pu être observée en totalité en un seul point. Je me suis tout d'abord appuyé sur des coupes déjà classiques comme celles de Chabrières ou de Carajuan, complétées par certaines de celles qu'avait décrites P. COTILLON en 1971 (Les Allaves, Le Logis Neuf). J'ai enfin terminé l'étude avec quelques nouvelles coupes comme celles de La Bastide de la Colle et de Font Fraye.

#### 1. Situation géographique

Sept secteurs ont été plus particulièrement exploités et deux autres ont fait l'objet de relevés rapides ; ils se répartissent de la vallée de l'Asse

2) Déterminations R. BUSNARDO et J.P. THIEULOUY.

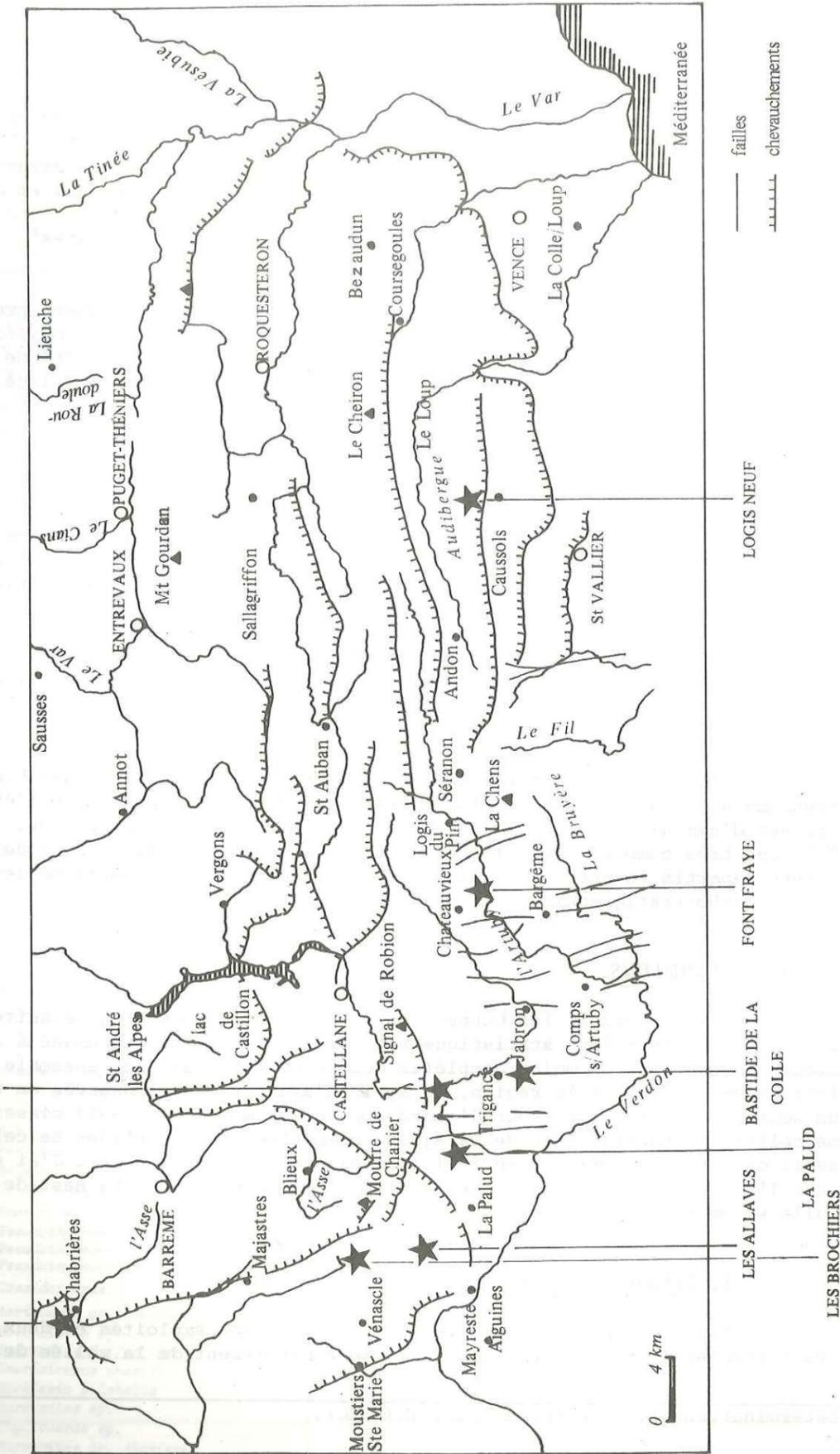


Fig. 3 - Cadre géographique et structurale (d'après P. Cotillon, 1971) et localisation des principaux gisements.

au Nord à celle du Jabron au Sud et atteignent la vallée du haut Loup dans les régions orientales de l'arc (Fig. 3, p.10).

. Chabrières (Codification CH.), (feuille à 1/50000 Digne)

Les observations ont été effectuées dans les ravins de la Fuby (Valanginien inférieur), de Terre Masse (Valanginien inférieur à Barrémien inférieur) et des Courtiers (Barrémien inférieur) tous trois affluents de la rive droite de l'Asse.

. Pont du Pas d'Escale (feuille à 1/50000 Digne)

Une série presque identique à celle de Chabrières a été parcourue sur cette très belle coupe, mais elle n'a pas livré d'oursins. Cette coupe se différencie de la précédente par l'importance plus grande de la lacune entre Valanginien et Hauterivien qui, ici, affecte aussi le niveau 10.

. Les Brochiers (feuille à 1/50000 Moustiers Ste Marie)

Cette coupe est située au Nord de la bergerie de l'Enchastre. Elle recouvre toute la série du Valanginien inférieur (niveau 5) à l'Hauterivien supérieur (marnes à bélemnites) ; seul le niveau 12 est absent (lacune stratigraphique). Mais, pauvre en échinides, elle sert simplement de jalon entre les séries à tendance pélagique du Nord et celles plus néritiques du Sud.

. Les Allaves (Codification AL.), (feuille à 1/50000 Moustiers Ste Marie)

Dans ce synclinal une coupe presque complète de la base de la série (niveaux 4 à 13) a pu être réalisée à l'Est de la ferme des Allaves. La partie supérieure de la série (niveaux 14 à 17) a été observée dans le ravin situé à l'Ouest des ruines de la Bégude. Le niveau 10 a en outre été retrouvé le long d'un ruisseau environ 1000 m plus à l'Est.

. La Palud (Codification LP.), (feuille à 1/50000 Moustiers Ste Marie)

Située dans le synclinal de La Palud cette coupe commence avec le niveau 8 au-dessus du grand virage en épingle à cheveux de la R.N.552 (x=925,5 ; y=3173,2 km ; coordonnées kilométriques Lambert zone III) et se termine à la base du niveau 17 sous le point coté 915. Les niveaux de base (5 à 7) ont été atteints dans une coupe complémentaire au-dessus du Point Sublime.

. Carajuan (Codification CA.), (feuille à 1/50000 Moustiers Ste Marie)

Une coupe complète - du toit du Jurassique au Barrémien - a pu être levée le long du ravin de Fondis sur la rive droite du Verdon en face de son confluent avec le Jabron. Mais les conditions d'affleurement n'ont permis une bonne exploitation de la série que du niveau 6 au niveau 10.

. Bastide de la Colle (Codification BC.), (feuille au 1/50000 Moustiers Ste Marie)

Située, comme la précédente, dans le synclinal de Trigance cette coupe qui s'étend de la Bastide de Pelas jusqu'au petit col de la D.90 faisant face au village de Trigance, débute avec le niveau 8 pour finir au Barrémien, mais elle est jalonnée de nombreuses lacunes d'observation.

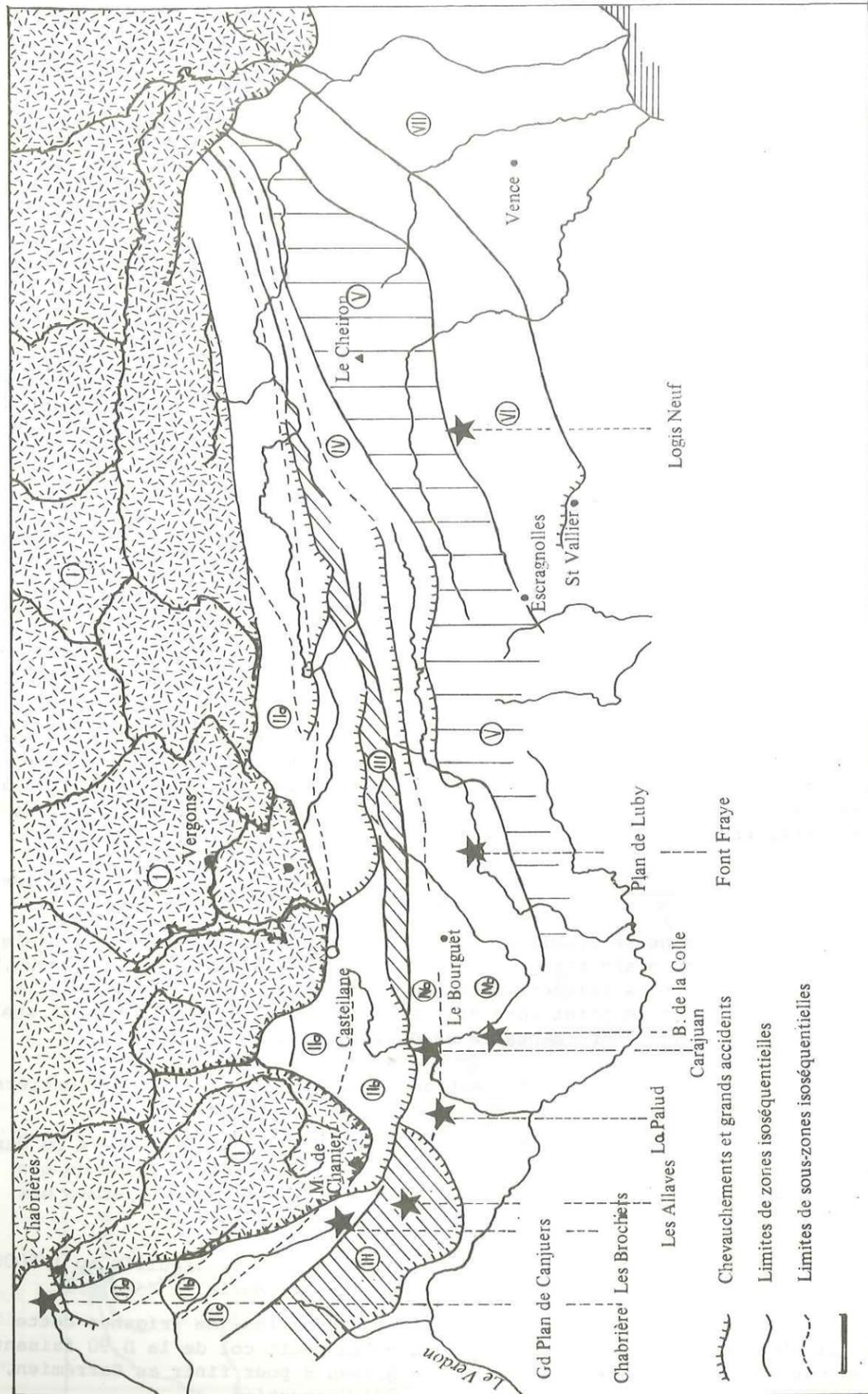


Fig. 4 - Carte isoséquentielle de l'Eocrétacé (d'après P. Cotillon, 1971).

. Vallon de Font Fraye (Codification FF.), (feuille au 1/50000 Castellane)

Une importante fraction de la série (niveaux 8 à 16) est visible sur les deux rives du vallon de Font Fraye au Sud-Est du village de Châteauvieux. Les niveaux de base (5 à 8), quant à eux, sont observables à l'Est de la Martre.

. Logis Neuf (Codification LN.), (feuille à 1/50000 Roqueteron)

Cette coupe a été levée dans le ravin du Logis Neuf en contrebas de la nouvelle route qui va de la R.D.5 au village de St Lambert puis qui rejoint la vallée du Loup à Gourdon. Elle est particulièrement accessible juste en amont du point coté 1069 (x = 965,1 ; y = 171,2 km ; coordonnées kilométriques Lambert III, zone sud).

### 2. Situation paléogéographique

Le choix de ces secteurs a été déterminé non seulement par la qualité des affleurements mais aussi par leurs positions respectives dans la paléogéographie éocrétacée de l'arc de Castellane.

En 1971 P. COTILLON a déterminé, pour l'Eocrétacé, trois provinces paléogéographiques entre lesquelles s'observe une évolution progressive des faciès. Ce sont les provinces pélagique, hémipélagique et néritique. Il les a subdivisées en sept zones isoséquentielles numérotées de I à VII, des plus pélagiques à l'intérieur de l'arc aux plus néritiques à l'extérieur (Fig. 4, p.12). Les échinides n'ont toutefois colonisé que les provinces hémipélagique et néritique et ils ne se sont pas implantés en domaine pélagique.

Le domaine à caractère le plus pélagique occupé par des Spatangoides correspond à la sous-zone isoséquentielle IIb qui appartient à la province hémipélagique. Chabrières fait partie de cette sous-zone mais les échinides y sont assez rares. Le synclinal des Brochiers s'inscrit dans la sous-zone IIc. La série des Allaves correspond au type séquentiel III. Elle est située en bordure de la province hémipélagique et avec elle commence la province néritique. La sous-zone IVa est représentée par la coupe de Carajuan. Les gisements de La Palud, de la Bastide de la Colle et du vallon de Font Fraye appartiennent tous à la sous-zone IVb. Mais, tout en restant dans la même sous-zone isoséquentielle on retrouve à travers ces trois coupes un gradient de profondeur : le gisement de Font Fraye étant situé dans une zone à caractère beaucoup plus néritique que celui de La Palud. La série du Logis Neuf s'inscrit dans la zone isoséquentielle VI (type sud-oriental de l'Eocrétacé néritique). Les populations du Logis Neuf sont les plus néritiques que j'ai pu récolter ; en effet la zone isoséquentielle VII présente de telles réductions de série que son exploitation paléontologique n'a pas été effectuée. P. COTILLON (1971, p. 133) y cite cependant *Toxaster sp.* dans l'Hauterivien et le Barrémien.

### 3. Position stratigraphique des coupes principales

#### + Chabrières

Les relevés stratigraphiques des trois ravins de Chabrières (voir ci-dessus 1) ont été effectués par G. THOMEL en 1963. A partir de cette étude j'ai pu situer avec précision dans la succession lithologique les quelques oursins récoltés dans le ravin de Terre Masse : l'essentiel de la faune échino-logique provient des séquences 29 et 30 de THOMEL. Biostratigraphiquement la

présence de *Saynoceras verrucosum* permet d'attribuer cette faune au Valanginien supérieur, c'est-à-dire de la rendre contemporaine de celles du niveau 10 de COTILLON (Fig. 5).

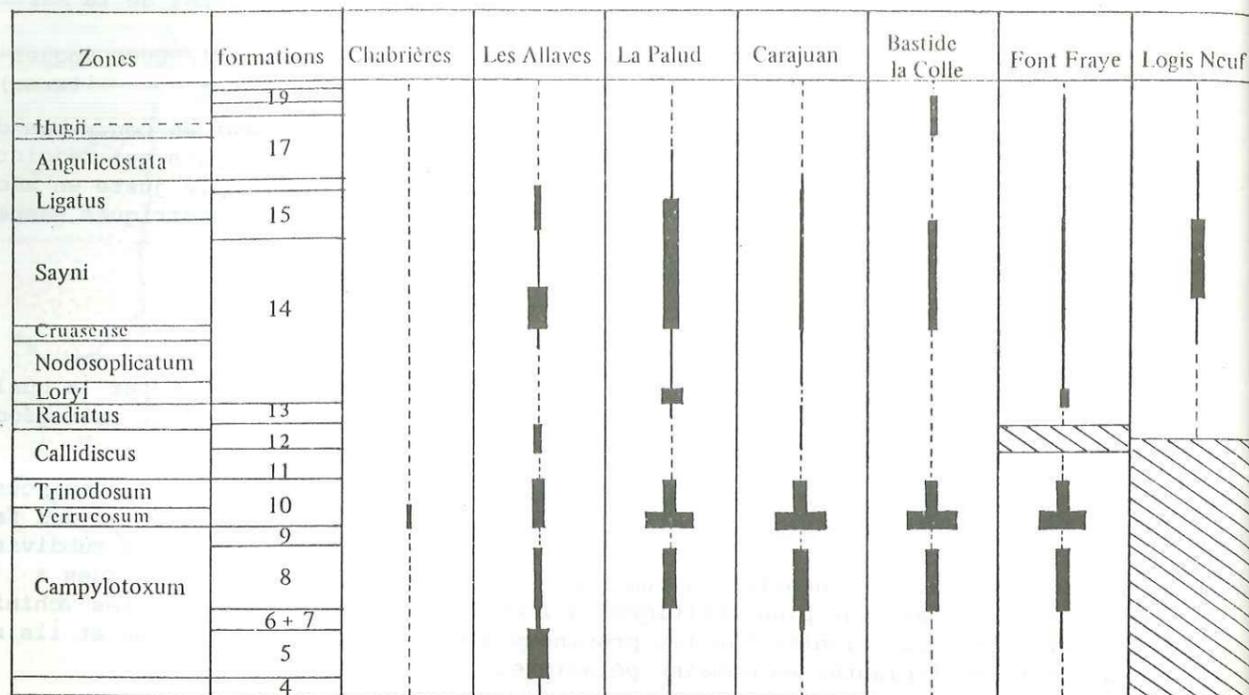


Figure 5 : ABONDANCE RELATIVE DES TOXASTER DANS LES SECTEURS ETUDIÉS (L'épaisseur du figuré est proportionnelle à l'abondance en oursins).

+ Les Allaves

A l'Est de la ferme des Allaves la coupe débute dans la zone à Pertransiens avec le niveau 4 et se poursuit sans interruption jusqu'à la barre à *Acanthodiscus radiatus* (Fig. 6, annexe p.22, 23).

Le niveau 5 y est particulièrement développé car il affleure en surface substructurale sur de vastes étendues. Cette morphologie d'affleurement a permis une récolte banc par banc très précise et sept horizons ont pu être distingués (5 I à 5 VII). Les échinodermes (*Toxaster*, *Disaster* et échinides réguliers) sont très abondants et de nombreux lamellibranches (en particulier Trigonies) leurs sont associés.

C'est aussi aux Allaves que les niveaux 6 et 7 atteignent leur puissance maximale et qu'ils ont leur contenu faunique le plus complet. Par contre le niveau 8 n'a livré qu'une faune d'une qualité très moyenne. Quant au niveau 10 il est beaucoup moins riche en *Toxaster* que dans les gisements plus néritiques.

Dans cette zone de transition entre les provinces hémipélagique et néritique le passage Valanginien - Hauterivien ne se traduit pas par une lacune mais est représenté par la séquence marneuse du niveau 12. Une faune échinologique variée s'est épanouie avec de nombreux *Disaster* et *Collyropsis* qui accompagnent les *Toxaster*. La fréquence de radioles de Cidaridés témoigne en outre de la présence de nombreux oursins réguliers.

La barre à *Acanthodiscus radiatus* surmonte ces marnes et forme un ressaut topographique bien visible. Les échinides y sont pratiquement inexistantes et je n'y ai récolté qu'un ou deux individus isolés.

Mis à part quelques exemplaires associés à *Subsaynella sayni*, l'exploitation de la partie supérieure de la série n'a pas été faite aux Allaves mais a été poursuivie à proximité des ruines de la Bégude. Le complexe des marnes à bélemnites y est particulièrement dilaté (120 à 130 m) et l'Hauterivien supérieur présente un faciès monotone d'alternance calcaréo-marneuse. J'ai cependant subdivisé cet ensemble en deux sous unités : un niveau de base, et un niveau sommital dit de l'alternance<sup>3</sup> (Fig. 7, annexe p.23). Ces deux termes sont séparés par des bancs carbonatés un peu plus puissants, susceptibles de servir de repère. Deux populations ont ainsi été recueillies dans les marnes à bélemnites : l'une de la base qui correspond à la zone à Sayni, l'autre du sommet qui appartient à la zone à Ligatus. Les niveaux de l'Hauterivien inférieur mal observés n'ont pas pu être exploités. La coupe s'achève enfin avec la zone à Angulicostata puis les calcaires du Barrémien.

+ La Palud

La base de la série (niveaux 4 à 7) a été exploitée au Point Sublime où elle affleure sur de grandes surfaces. La faune que j'y ai recueillie est très réduite et comme cela se retrouvera pour les autres gisements du domaine néritique ce n'est qu'à partir du niveau 8 (sommet de la zone à Campylotoxum) que les *Toxaster* sont largement implantés sur les fonds vaseux de cette province et que leurs populations deviennent importantes.

A La Palud le niveau 8 surmonté d'une imposante petite lumachelle et plus encore le niveau 10 sont le cadre de l'épanouissement du *Toxaster granosus kiliani* (Fig. 8, annexe). Au-dessus l'observation de la série se poursuit sans hiatus jusqu'au Barrémien inférieur et seul le niveau 12 qui affleure sur le fond d'un ravin n'a pas fait l'objet d'une récolte.

La puissante série des marnes à bélemnites a été subdivisée en trois unités (Fig. 9, annexe).

. Niveau de base : Il commence juste au-dessus de la barre à *Acanthodiscus radiatus* et se termine sous un premier ressaut de deux bancs de calcaire marneux en miches facilement visibles sur l'affleurement. Ce niveau est très riche en petits *Toxaster* associés à des *Disaster* et à des *Collyropsis*. Il correspond à la zone à Loryi et probablement à une partie de la zone à Nodosoplicatum, un exemplaire de *Lyticoceras nodosoplicatum* ayant été trouvé dans le ressaut qui le limite vers le haut.

3) L'emploi de ce qualificatif est justifié par la nature de la succession lithologique du domaine néritique franc où, après un épisode marneux, la sédimentation devient de plus en plus carbonatée vers le sommet des marnes à bélemnites où s'installe un faciès d'alternance.

. Niveau intermédiaire : Il s'étend du premier ressaut jusqu'à un deuxième ressaut constitué lui aussi d'un doublet de bancs de calcaire marneux. Il est par contre assez pauvre en oursins dont les représentants sont essentiellement des *Disaster*, mais très riche en bélemnites. Ce second terme doit correspondre au sommet de la zone à *Nodosoplicatum*, à la zone à *Cruasense* (*Cruasicerus cruasense* a été trouvé un peu en-dessous du second ressaut) et peut être à une petite partie de la zone à *Sayni*.

. Niveau de l'alternance : Il débute au-dessus du deuxième ressaut pour se terminer sous la barre calcaire barrémo-hauterivienne. Au sein de ce niveau la séquence évolue vers des faciès de plus en plus carbonatés et de marnes à la base on passe progressivement à une alternance, bancs de calcaire marneux - interlits marneux, de plus en plus serrée vers le sommet de la formation. Ce faciès d'alternance s'achève sous la zone à *Angulicostata*, les *Pseudo-thurmannia* apparaissant dans les premiers bancs de la falaise calcaire. Les oursins sont très abondants principalement dans la moitié inférieure de ce niveau qui stratigraphiquement correspond aux zones à *Sayni* et à *Ligatus*.

Le Barrémien sus-jacent n'a pas livré d'oursins.

+ Carajuan

Bien que remarquable par son extension verticale et son intégrité, cette coupe n'a pu être exploitée de façon satisfaisante que dans quelques uns de ses niveaux (Fig. 10, annexe).

A la base, le niveau 5 affleure largement mais les échinodermes y sont très rares. Les niveaux 6 et 7 qui le surmontent sont beaucoup plus réduits (10 m de puissance) qu'aux Allaves et leur contenu faunique reste pauvre.

A partir du niveau 8 qui, très développé, a pu être scindé en deux horizons (8 I et 8 II), les échinides deviennent très abondants dans les niveaux marneux mais ils sont rares dans les niveaux plus calcaires en particulier au sein des deux horizons lumachelliques (niveaux 9 et 11). Ils atteignent leur plus forte densité, comme toujours en province néritique, à la base du niveau 10 (zone à *Verrucosum*) sous le niveau repère à petites exogyres.

Au-dessus, les arrachements dans les marnes de l'Hauterivien sont très souvent masqués par les éboulis de la falaise barrémienne. Ces conditions d'affleurement peu favorables ont conduit à des récoltes très limitées qui, pour l'essentiel, proviennent du sommet des marnes à bélemnites (faciès d'alternance) donc de l'Hauterivien supérieur. Au sommet de la coupe, les calcaires barrémiens ont livré quelques *Toxasteridae* très déformés.

+ Bastide de la Colle

La série exploitable commence avec le niveau 8 dont l'importante masse marneuse forme une butte topographique bien repérable. Ce niveau est relativement riche en échinides et la qualité de l'affleurement a permis une récolte globale satisfaisante. Le niveau 10 qui constitue une deuxième butte de moindre importance sur celle du niveau 8, est remarquable par son extraordinaire richesse faunique et en particulier par la conservation des jeunes échinides. Comme à Carajuan la zone à *Verrucosum* y est la plus riche en oursins (Fig. 11, annexe). Les deux lumachelles surmontant ces niveaux marneux confèrent à l'ensemble une morphologie de cuestas.

Au-dessus plusieurs niveaux (12, 13 et base du 14) restent masqués, la morphologie n'autorisant pas leur mise en évidence par l'érosion. L'affleurement reprend avec les marnes à bélemnites dont l'alternance sommitale a livré quelques échinides. C'est enfin au niveau du col qui fait face au village de Trigance que j'ai pu récolter la plus importante faune barrémienne. Elle reste cependant très réduite et mal conservée.

+ Font Fraye

Comme dans les gisements précédents les échinides ne deviennent abondants qu'à la fin de la zone à *Campylotoxum* (niveau 8) et les niveaux de base (5 à 7), exploités à La Martre, n'ont livré que de rares exemplaires. C'est aussi à La Martre qu'a été, pour l'essentiel, exploité le niveau 8, l'échantillonnage de ce niveau réalisé dans le vallon de Font Fraye étant très limité. Par contre le niveau 10 de Font Fraye a donné une faune très riche dans laquelle, comme à La Bastide de la Colle, les jeunes oursins ont été conservés.

Au-dessus, il y a arrêt de la sédimentation et lacune du niveau 12. Le complexe des marnes à bélemnites surmonte directement le niveau 11 et, comme à La Palud, il a pu être subdivisé en trois parties. C'est le niveau de base (zone à *Loryi*) qui a fourni les populations les plus importantes avec des *Toxaster*, des *Disaster* et des *Collyropsis*, les marnes noires riches en bélemnites du niveau intermédiaire ne renfermant presque pas d'oursins et l'alternance sommitale (zones à *Sayni* et *Ligatus*) n'ayant livré que quelques *Toxaster* peu nombreux.

Un niveau glauconieux du Barrémien inférieur a donné quelques oursins déformés associés à *Nicklesia pulchella*.

+ Logis Neuf

Située aux confins de la province néritique, cette coupe présente une série réduite très particulière (Fig. 12, annexe). Le faciès Calcaires blancs s'y poursuit jusqu'au Valanginien supérieur et "masque" tous les niveaux de la zone à *Campylotoxum* (5 à 9). Il se termine par une magnifique surface durcie et perforée témoignant de l'arrêt de la sédimentation qui ne reprendra qu'à l'Hauterivien basal (niveau 12). La suite de la série crétacée reste très condensée et le complexe des marnes à bélemnites ne dépasse pas une vingtaine de mètres. Un seul horizon de l'Hauterivien (zone à *Sayni*) a pu fournir une faune de *Toxaster* assez importante. P. COTILLON (1971, p. 130) a donné une description détaillée de cette coupe et y cite *Toxaster neocomiensis*.

LE MATERIEL PALEONTOLOGIQUE

L'abondance du matériel paléontologique et en particulier des échinides est très variable d'un gisement à l'autre et d'un niveau à l'autre. Pour les *Toxasteridae* qui sont l'objet de cette étude je me suis efforcé de réunir des échantillons dont l'effectif soit supérieur à 30 exemplaires, ce qui n'a cependant pas toujours été possible bien qu'au total plus de 2000 exemplaires aient été recueillis (Fig. 13, p. 18). D'autres échinides sont quelquefois associés en abondance aux *Toxaster*. Ce sont pour l'essentiel des *Disaster* et des *Collyropsis* qui notamment pullulent dans l'Hauterivien inférieur. Les échinides réguliers sont en principe rares ; c'est dans le Valanginien inférieur (niveau 5) des Allaves qu'ils atteignent leur plus forte densité mais ils y restent tout de même assez discrets.

étages	subdivisions	formations	épaisseur (m)	Les Allaves	La Palud	Carajuan	Bastide de la Colle	Font Fraye	Logis Neuf Chabrières	TOTAL
BARREMIEN	sup.	23	330							
		22								
		21								
BARREMIEN	inférieur	19								
		18		0(1)	2(7)	0(1)		2(9)		
		17								
HAUTERIVIEN	supérieur	16	270	0(5)	0(1)					0(6)
		15								
		14	250	60(118)	22(40)	6(6)	15(15)	8(18)	11(49)	122(246)
	inférieur	13	230		54(79)			9(12)		63(91)
		12	210		4(6)	5(6)				9(12)
		11	190	6(13)						6(13)
VALANGINIEN	supérieur	10	170							
		9	150	75(117)	150(154)	150(161)	209(253)	175(184)	17(19)	776(888)
		8	130	38(71)	50(75)	85(136)	44(77)	35(54)		252(413)
	inférieur	7	110	49(92)	2(3)	17(38)				
		6	90	105(270)	0(2)			1(4)		106(276)
		5	70	0(3)	0(2)					0(5)
BERRIASIEN	inférieur	4	50							
		3	30							
		1	10							

Fig. 13 - ABONDANCE DES TOXASTER DANS LES DIFFERENTS NIVEAUX. LE PREMIER CHIFFRE INDIQUE LE NOMBRE D'OURSINS MESURES ; LE SECOND (ENTRE PARENTHESES) LE NOMBRE D'OURSINS AYANT FAIT L'OBJET D'UNE OBSERVATION.

FORMATIONS	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Dorothia (Marsonella) aff. heekti															
Dorothia (Marsonella) gr. kuumi															
Lenticulina nodosa															
Lenticulina subargulata															
Lenticulina muensteri															
Planularia crepidularis															
Saracenaria sp. 1															
Marginulina															
Marginulina aff. bettenstaedti															
Frondicularia															
Tristia															
Spirillina minima															
Patellina subcretacea															
Tritaxia															
Gaudryina															
Lenticulina cf. cultrata															
Lenticulina sp. (forme déroulée)															
Saracenaria gr. franki															
Neobulimina sp.															
Lagena sp.															
Everticyclammina virguliana															
Haplophragmium sp.															
Triplasia sp.															
Flabellamina sp.															
Ammobaculites															
Eoguttulina sp.															
Trocholina sp.															
Conorboides aff. hofkeri															
Lenticulina aff. heiermanni															
Lingulina															
Citharina seitzii															
Lenticulina gr. schweikeri															
Lenticulina gr. saxonica															
Nodosaria															
Verneulinoides sp.															
Glomospirella aff. gaultina															
Vaginulina															
Marginulina reticulosa															
Saracenaria sp. 2															
Lenticulina guttata															
Gavelinella sigmoidocosta															
Conorotalites bartensteini (pte taille)															
Dorothia (Marsonella) sp.															
Lenticulina eichenbergi															
Lenticulina ouachensis															
Lenticulina besairiei															
Epistomina (moule interne)															
Citharina aff. acuminata															
Meandrospira washitensis															
Tritaxia paleofusca															

Fig. 14 - REPARTITION DES GENRES ET DES ESPECES DE FORAMINIFERES.

Remarque :- Les exemplaires sont souvent encroûtés et dans un état de conservation médiocre, ce qui explique que de nombreuses espèces aient été laissées en nomenclature ouverte, d'autant plus que certaines formes sont très petites.

Le reste de la macrofaune est constituée par des annélides, des lamellibranches, des gastéropodes, des brachiopodes (souvent très abondants) quelques bryozoaires, spongiaires et crinoïdes et surtout par des céphalopodes (nautilus et ammonites) qui ont permis de corroborer des corrélations lithologiques.

La microfaune est souvent abondante et variée. En particulier les foraminifères benthiques<sup>4</sup> (Fig. 14, p.19) et les ostracodes.

4) Détermination F.MAGNIEZ.

ANNEXE

PROFILS STRATIGRAPHIQUES

Figurés employés :



calcaire



calcaire argileux



calcaire lumachellique



calcaire ou calcaire argileux, faciès en boules



marnes plus ou moins indurées

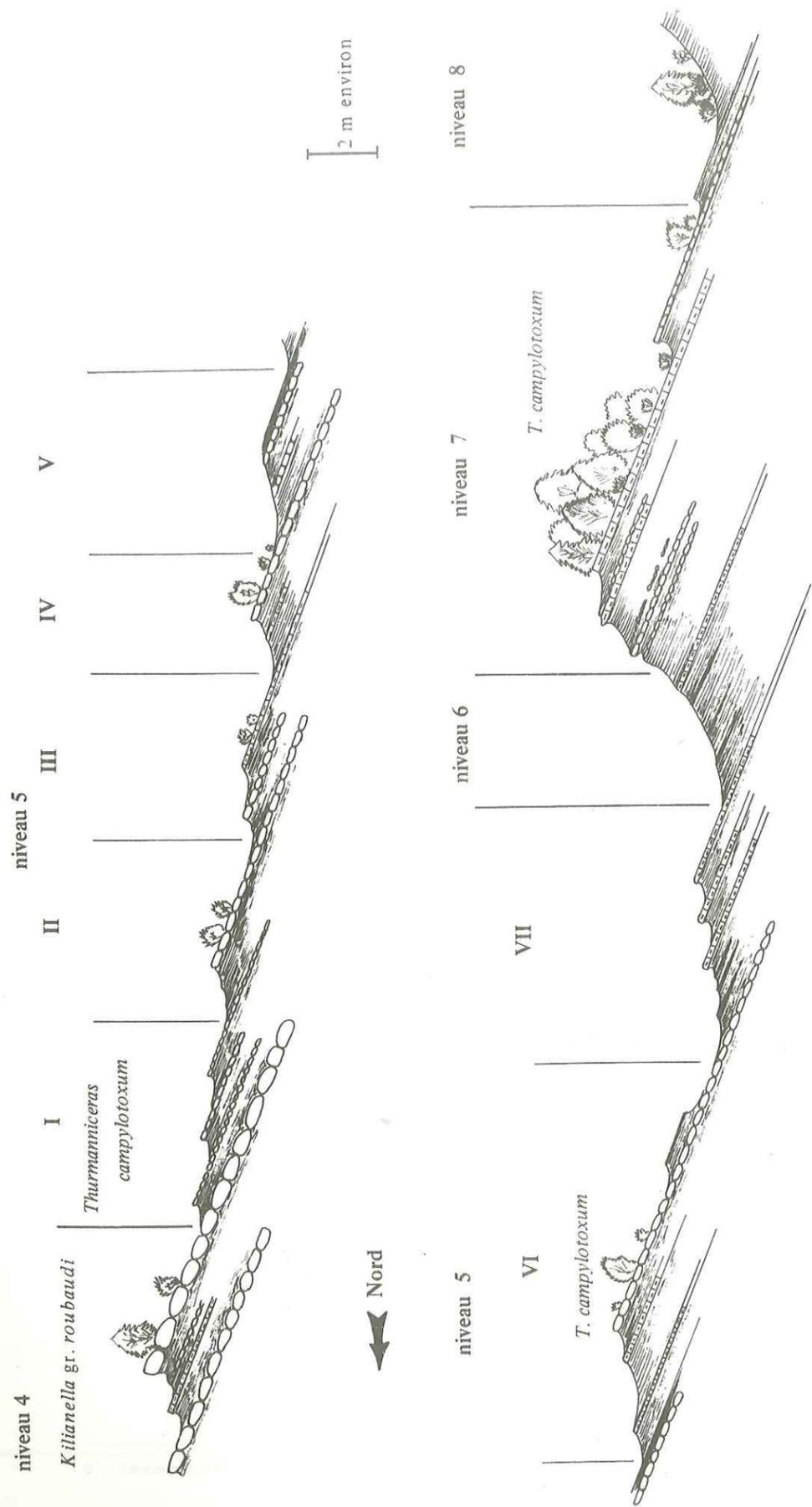


Fig. 6 - Les Allaves, niveaux 4 à 8.

Fig. 7 - Les Allaves (La Bégude), marnes à Bélemnites (Hauterivien supérieur).

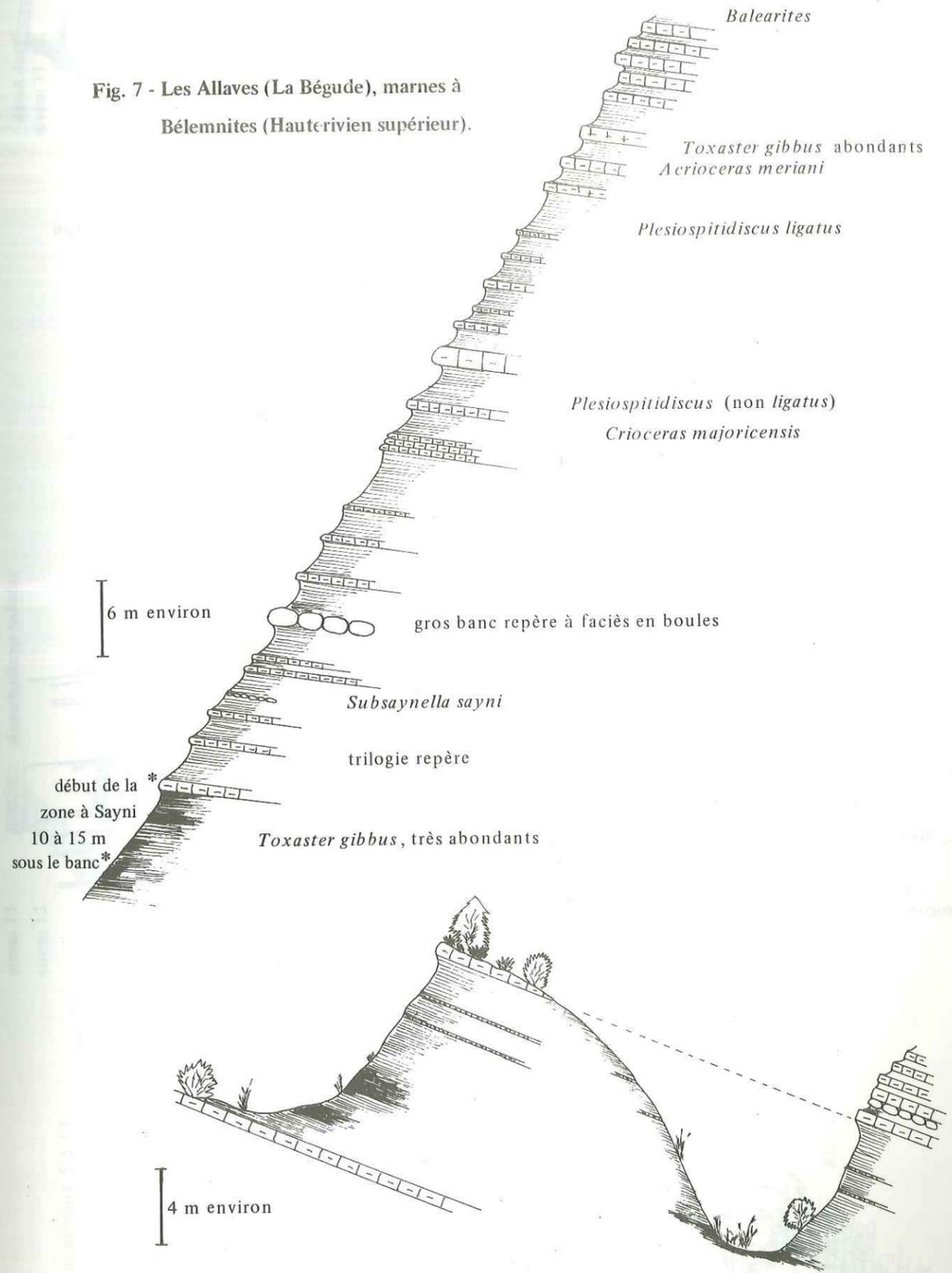


Fig. 6 - Les Allaves, niveau 12.

Fig. 9 - La Palud, marnes à Bélemnites.

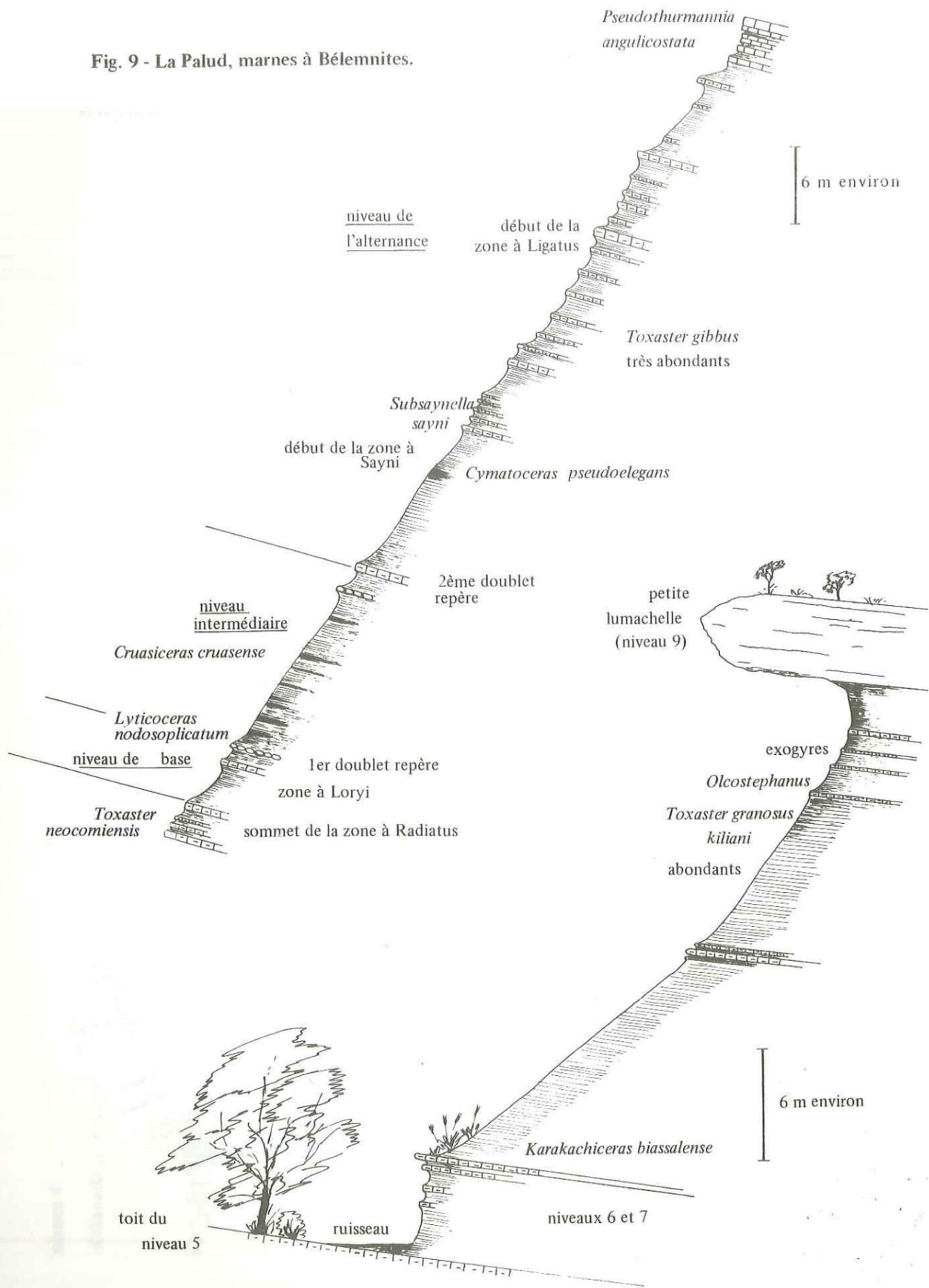


Fig. 8 - La Palud, niveau 8.

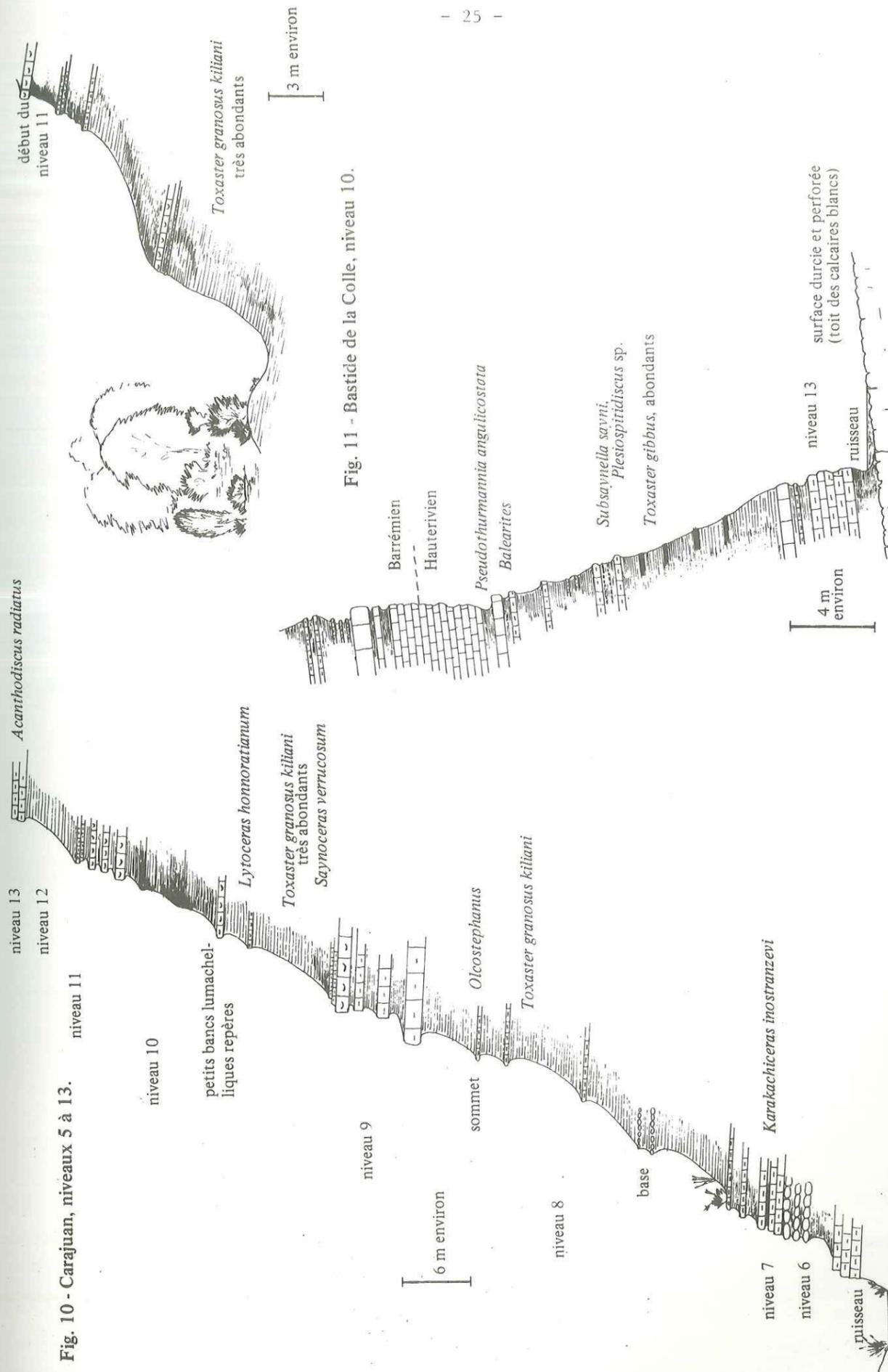


Fig. 10 - Carajuan, niveaux 5 à 13.

Fig. 11 - Bastide de la Colle, niveau 10.

Fig. 12 - Logis Neuf, Hauterivien.

GENERALITES SUR LES ECHINIDES IRREGULIERS

---

CHAPITRE 3 : MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DU TEST

CHAPITRE 4 : ÉCOLOGIE

CHAPITRE 5 : LA DÉMARCHE BIOMÉTRIQUE :  
MÉTHODES ET PRINCIPES

## MORPHOLOGIE ET ANATOMIE DU TEST

### ORGANISATION GENERALE D'UN ECHINIDE IRREGULIER

Les échinides irréguliers sont des éléuthérozoaires à symétrie bilatérale. Ils possèdent comme les réguliers un test qui, bien qu'il soit embryologiquement un endosquelette, joue le rôle protecteur d'un exosquelette. Ce test, qui est souvent la seule partie fossilisée de l'échinide, s'organise en trois parties.

. La Couronne qui en constitue l'essentiel est un ensemble de plaques minéralisées (en calcite), ou assules, qui se subdivise en dix zones méridiennes : cinq aires ambulacraires alternant avec cinq interambulacres. Chacune de ces zones est composée de deux rangées de plaques (Fig. 15).

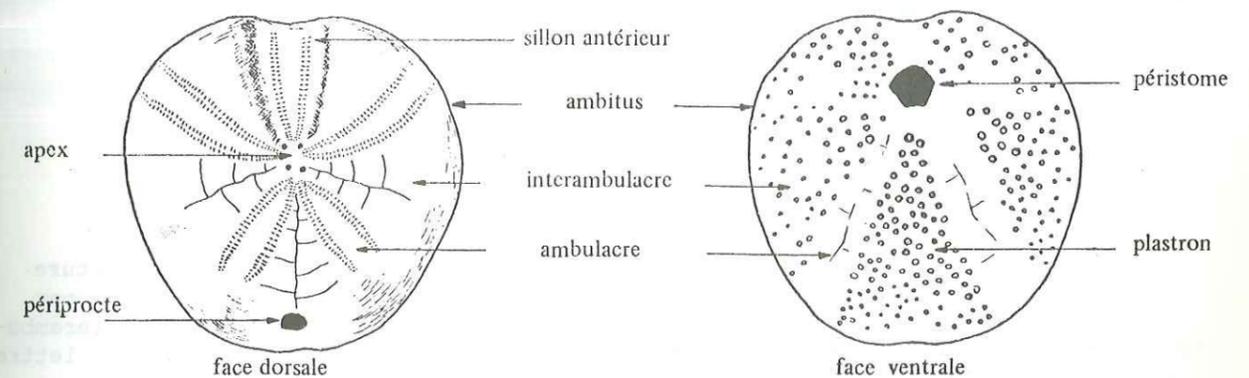


Fig. 15 : *Toxaster* : MORPHOLOGIE EXTERNE.

. L'apex ou appareil apical situé dans la région aborale est formé d'un double système de plaques. D'une part les ocellaires qui sont les plaques terminales de chacun des ambulacres, et d'autre part les génitales au niveau de chacune desquelles s'ouvre l'orifice d'une gonade ; l'une d'entre elles, la madréporite, est criblée de nombreux pores.

. Le péristome qui, percé par la bouche, est situé sur la face ventrale (ou orale) de l'animal.

La position d'un point précis de la couronne est le plus souvent définie relativement à l'apex. On parlera ainsi de position proximale ou de position distale pour caractériser les emplacements de points respectivement proches ou éloignés de l'apex. Les qualificatifs d'aboral et d'adoral qui font référence au péristome sont cependant quelquefois employés.

Le terme d'ambitus désigne la plus grande circonférence horizontale du test. En général l'ambitus est au bord inférieur de la face dorsale et correspond au passage à la face ventrale de l'oursin.

SYMETRIE ET NOMENCLATURE

Au cours du temps la désignation des plaques du test des échinides a été régie par diverses règles de nomenclature, l'usage a cependant plus particulièrement retenu celles établies par l'échinologiste suédois LOVEN (Fig. 16). Il a attribué aux zones méridiennes du test des numéros d'ordre croissant en sens inverse des aiguilles d'une montre ; les cinq aires ambulacraires sont ainsi numérotées de I à V (en chiffres romains) et les cinq interambulacres de 1 à 5 (en chiffres arabes).

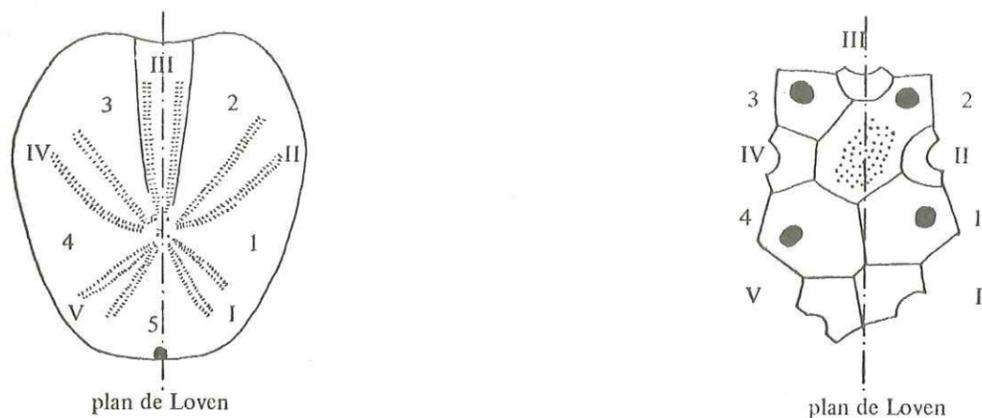


Fig. 16 : NUMEROTATION DES ZONES DU TEST ET DES PLAQUES DE L'APPAREIL APICAL.

Au niveau de l'apex la plaque madréporique porte le numéro 2. La structure bilatérale de l'oursin s'organise autour du plan de symétrie qui passe par les zones III et 5, ce plan est dit plan de LOVEN. Dans chacun des interambulacres ou ambulacres la première rangée de plaques est désignée par la lettre a et la seconde par la lettre b.

L'emploi de termes plus usuels s'est cependant révélé parfois commode. L'ambulacre III est alors désigné comme l'ambulacre impair et l'interambulacre 5 comme l'interambulacre impair ; II et IV deviennent les ambulacres (pairs) antérieurs et I et V les ambulacres (pairs) postérieurs. Chacune des branches d'un ambulacre pair peut être qualifiée par sa position relative dans l'ambulacre : on parlera par exemple de la branche postérieure de l'ambulacre antérieur droit pour désigner la branche a de l'ambulacre II. Enfin, on dénomme parfois bivium le doublet des deux ambulacres postérieurs et trivium l'ensemble des trois autres ambulacres (les pairs antérieurs et l'impair).

ANATOMIE DU SQUELETTE

1. Les plaques et leur vestiture

+ Les sutures

Leur position par rapport aux aires ambulacraires qualifie les sutures entre les assules. On parle ainsi de suture perradiale pour désigner celle qui sépare les deux rangées de plaques (a et b) d'un même ambulacre ; les sutures latérales de l'ambulacre sont dites adradiales, celle interne à un

interambulacre interr radiale (Fig. 17).

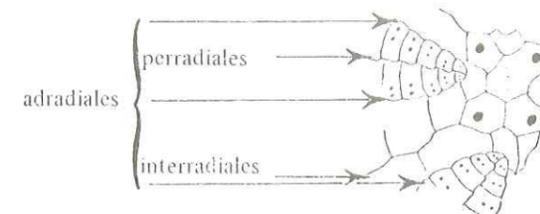


Fig. 17 : LES DIFFERENTS TYPES DE SUTURES.

+ La vestiture

Elle est constituée par des radioles ou soies, en général de petit diamètre et dont certains peuvent être souples, qui s'insèrent sur des granules ou tubercules d'articulation disséminés sur le test. Les radioles qui, chez les *Toxaster*, sont conservés sont cependant rigides, finement canelés et si la majorité est de section circulaire, quelques uns, spatulés, peuvent être comparés aux radioles du plastron des *Echinocardium* (NICHOLS, 1959a) (planche 3 ; Fig. 8). Au niveau des plaques du test certains tubercules, prenant de l'importance, peuvent s'entourer d'une légère dépression bordée par une couronne de minuscules granules : de tels tubercules sont dits scrobiculés.

Chez de nombreuses formes de Spatangoïdes il y a différenciation d'étroites bandes du test qui acquièrent une vestiture particulière ; ce sont les fascioles dont les radioles petits et serrés sont les clavules. Au cours de leur histoire les Spatangoïdes ont élaboré de nombreuses formes de fascioles : fascioles subanal, anal, marginal, endopétale ... qui recourent toutes les zones méridiennes du test. MELVILLE et DURHAM (in MOORE, 1966, p. 241) ont largement exposé la morphologie de chacun d'entre eux. La différenciation de fascioles n'existe cependant pas chez les *Toxaster* qui sont des Spatangoïdes très primitifs.

+ Les pores ambulacraires

Les plaques ambulacraires dorsales et plus particulièrement celles de la fraction proximale des ambulacres sont chacune traversée par une paire de pores qui constitue un zygopore. Chaque zygopore livre passage à un ou plus rarement deux pieds ambulacraires ou podias.

Chez les Spatangoïdes les pores s'estompent et tendent à disparaître quand on se rapproche de l'ambitus, limitant ainsi les zones porifères dorsales à cinq pétales. Les pores redeviennent importants sur la face ventrale au niveau du péristome autour duquel les podias acquièrent une spécialisation en rapport avec la nutrition ; ainsi différenciés, ils peuvent se regrouper en phyllodes, imitant alors un peu les pétales de la face dorsale.

Dans le cas habituel d'un podia par zygopore le pore perradial est celui du canal afférent (inhalant), le pore adradial celui du canal efférent (exhalant) (Fig. 18). Le liquide coelomique, en jouant à travers ce système entrée-sortie, détermine par son action hydrodynamique le déploiement ou la rétraction du podia.

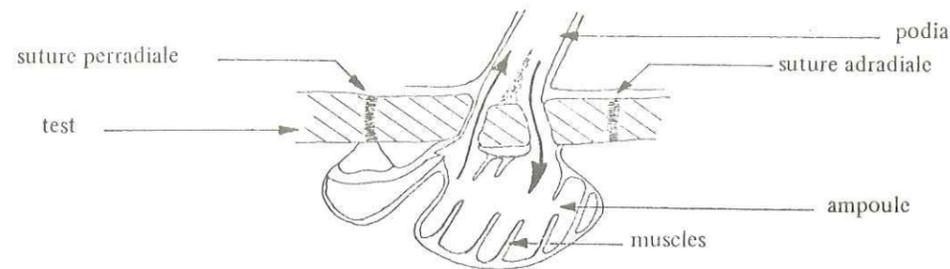


Fig. 18 : SCHEMA DE FONCTIONNEMENT D'UN PIED AMBULACRAIRE .  
(inspiré d'après CUENOT 1948).

Les podias ont souvent acquis une spécialisation fonctionnelle (locomotrice, sensorielle, respiratoire, nutritive ...) qui a conduit les pores ambulacraires à se doter d'une morphologie adaptée à la forme donc à la fonction du podia : les pores deviennent ainsi plus ou moins arrondis ou allongés. Cette différenciation peut soit concerner l'ensemble des pores, soit un seul ambulacre, soit même une seule branche par ambulacre. A. DEVRIES en 1960 a largement envisagé les différents cas qui existent chez les genres *Toxaster* (p. 36) et *Heteraster* (p. 67).

## 2. Le plastron

Les plaques distales de l'interambulacre impair (zone méridienne 5) peuvent subir une différenciation conduisant à l'acquisition d'une structure particulière : le plastron. Une nomenclature spéciale a donc dû être précisée pour désigner les plaques de cet interambulacre, d'autant plus que, compte tenu de l'excentricité de la bouche chez les *Toxasteridae*, il est le plus long des interambulacres ; c'est enfin à son niveau que s'ouvre le périprocte. Le péristome est en contact avec l'interambulacre 5 par une plaque unique le labre ; viennent ensuite les deux plaques sternales puis les deux épisternales. Ces cinq premières plaques constituent avec les préanales l'ensemble des plaques ventrales ou plastron (Fig. 19). Les assules échancrées par le périprocte sont appelées anales. L'interambulacre se termine par la série des plaques dorsales qui relie le périprocte à l'apex.

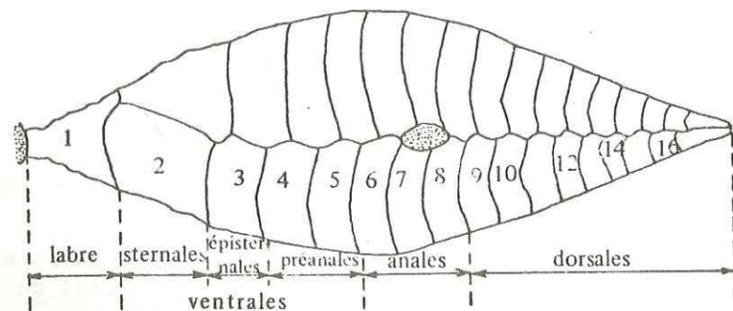


Fig. 19 : NOMENCLATURE DES PLAQUES DE L'INTERAMBULACRE 5.  
(d'après DEVRIES, 1960a).

Selon le degré de différenciation et la nature de l'agencement des plaques qui le constituent, la structure du plastron peut être ramenée à l'un des types morphologiques suivants :

. Plastron protosterne : type primitif chez lequel les plaques sternales sont à peine différenciées (Fig. 20a).

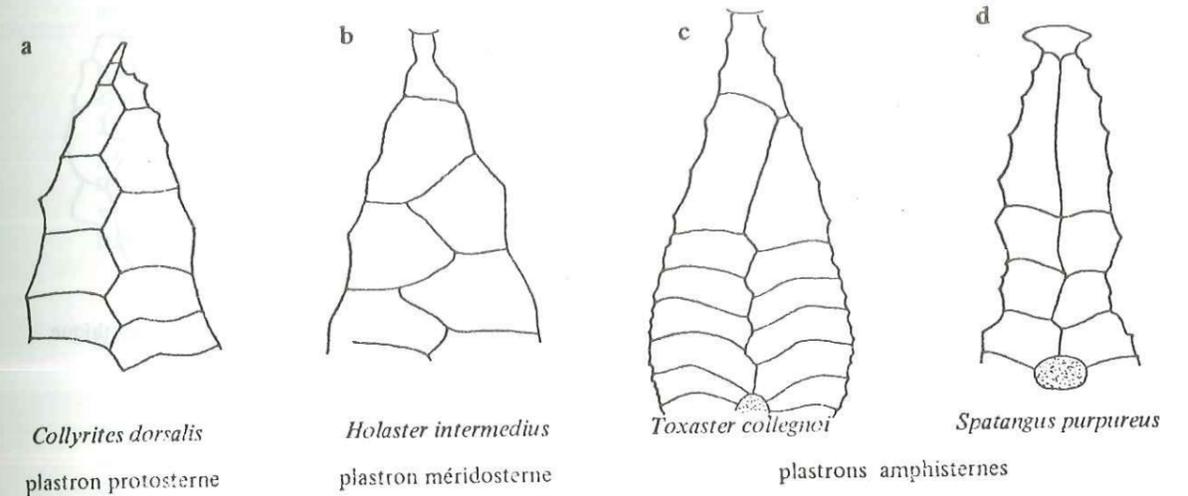


Fig. 20 : LES DIFFERENTS TYPES DE PLASTRON  
(D'après DEVRIES, 1960a et MORTENSEN, 1951).

. Plastron méridosterne : il y a différenciation morphologique des deux plaques sternales mais une seule d'entre elles, la gauche, est en contact avec le labre (Fig. 20b).

. Plastron amphisterne : les deux sternales sont en contact avec le labre (Fig. 20 c et d). Cependant toutes les structures intermédiaires existent entre un plastron amphisterne primitif (proche de méridosterne) où les deux sternales sont encore très inégales et un amphisterne évolué à sternales parfaitement symétriques. Ces intermédiaires sont désignés par les termes de protoamphisterne, d'holamphisterne ...

Les coupures majeures de la classification des Spatangoides s'articulent autour de ces types morphologiques et correspondent aux sous-ordres des Protosternata, Meridosternata et Amphisternata, les *Toxasteridae* étant parmi les plus primitifs des représentants de ce dernier taxon.

## 3. L'apex

L'apex est constitué de neuf plaques : cinq ocellaires et quatre génitales. L'une de ces dernières, la madréporite, est percée de nombreux petits pores, les hydrotrèmes, qui mettent en communication le milieu extérieur (marin) avec le milieu intérieur (coélome ou appareil aquifère). Ces neuf plaques peuvent adopter les unes par rapport aux autres diverses dispositions

déterminant ainsi différentes structures de l'appareil apical. L'ocellaire IV peut soit être en contact avec la madréporite, elle est alors dite insérée (ou rentrante), soit en être séparée par les génitales 3 et 4 qui, alors jointives, confèrent à l'apex une structure à ocellaire IV exserte (ou sortante) (Fig. 21a et b). La madréporite peut en outre acquérir une grande importance et, se développant, aller jusqu'à écarter puis séparer les ocellaires I et V ; l'apex passe alors d'une structure ethmophracte à une structure ethmolytique (Fig. 21c).

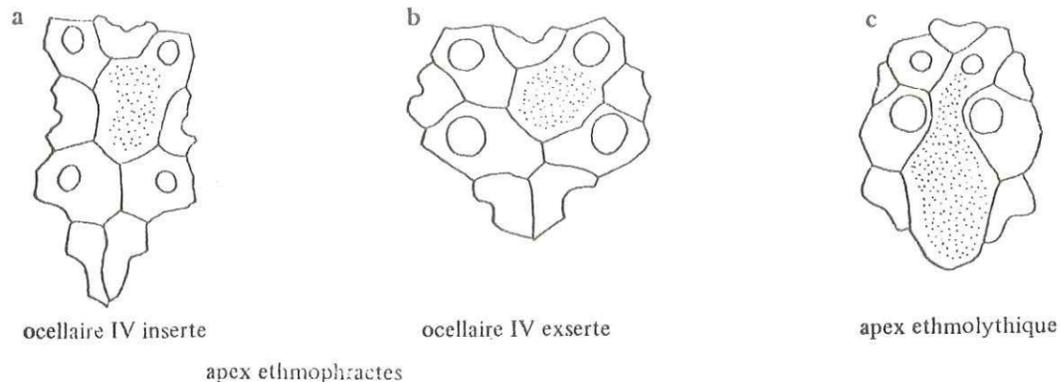


Fig. 21 : LES DIFFERENTES STRUCTURES DE L'APPAREIL APICAL .

É C O L O G I E

Il existe dans la nature actuelle de nombreux représentants de l'ordre des Spatangoïdes qui sont, pour le paléoéchinologiste, autant de références dont il pourra s'aider afin d'aborder l'écologie des formes fossiles. *Echinocardium cordatum*, de la famille des *Loveniidae*, est le plus commun des spatanges actuels, et son écologie est probablement assez semblable à ce qu'à dû être celle des *Toxaster* du début du Crétacé. C'est donc lui qui m'a servi de modèle pour esquisser le mode de vie d'un Spatangoïde. Il a fait l'objet de très nombreux travaux écologiques parmi lesquels j'ai plus particulièrement fait référence aux études de J.B. BUCHANAN (1966), D. NICHOLS (1959a, 1959b et 1962) et E. PEQUIGNAT (1970). Les interprétations de ces auteurs bien que parfois divergentes, permettent en effet de bien cerner l'écologie de l'*E. cordatum*.

MODE DE VIE ET COMPORTEMENT DE L'*ECHINOCARDIUM CORDATUM*

L'*E. cordatum* est un oursin qui vit enfoui dans des sédiments meubles, le plus souvent sableux, parfois finement vaseux. Son biotope s'étend de la zone intertidale, comme en Bretagne où des "champs" d'*Echinocardium* se découvrent à marée basse, à la partie inférieure de l'étage infralittoral (-40 m d'après J.B. BUCHANAN). Ses exigences quant à la température sont réduites et on le trouve des côtes de Norvège à celles d'Afrique du Sud et jusqu'en Nouvelle Zélande. Il reste en outre insensible aux variations d'éclairement puisque c'est un endobionte. Comme tous les échinides, *E. cordatum* est un organisme stenohalin poecilosmotique, "c'est-à-dire que d'une part son milieu interne doit rester de pression saline constante, et que, d'autre part, la pression osmotique de celui-ci dépend de celle de l'eau de mer environnante". (ROMAN, 1965, p. 253). Les oursins sont donc, pour la plupart, exclusivement marins et ils ne supportent pas des modifications de salinité de l'eau de mer.

1. Le terrier et ses dépendances : son élaboration et sa maintenance

L'*E. cordatum* vit dans un terrier qu'il a rapidement creusé avec ses piquants frontaux et latéraux. Sa profondeur d'enfouissement varie avec la nature du sédiment et en particulier sa cohésion (de 15 à 20 cm dans un sable propre, 10 à 15 cm dans un sable argileux). Au fur et à mesure de son enfouissement il élabore avec la touffe des radioles apicales qui le couronne, puis à l'aide des podias de l'ambulacre impair, une cheminée qui assure une communication entre l'eau libre et le terrier. Ce sont en particulier les podias, très extensibles, de la partie médiane de l'ambulacre III (pieds ambulacraires ramoneurs = "tunneling tube feet" de NICHOLS) qui achèvent la construction de ce conduit et qui en assureront par la suite l'entretien. L'oursin termine enfin son ouvrage en creusant à l'arrière du terrier, et à l'aide des podias subanaux, un tube horizontal plus ou moins long selon le degré de compaction et la granulométrie du sédiment, c'est le "sanitary drain" (tube sanitaire) de NICHOLS (Fig. 22).

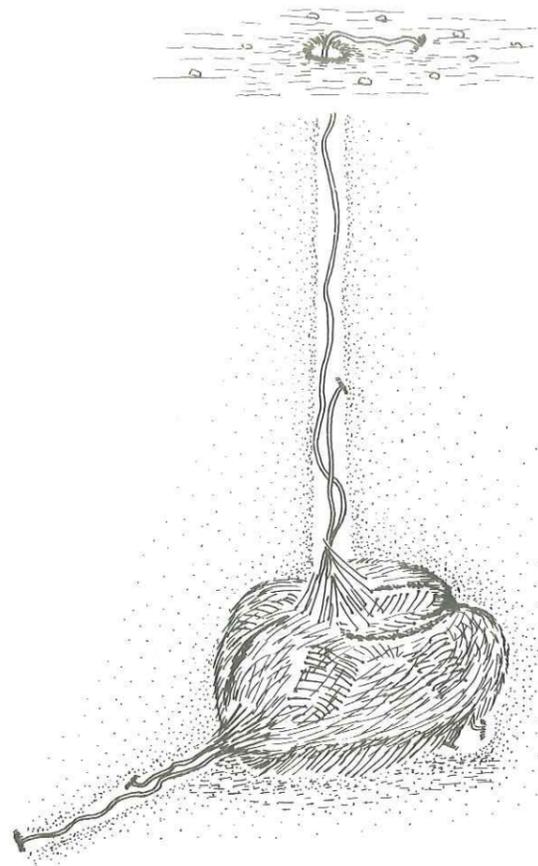


Fig. 22 : *ECHINOCARDIUM CORDATUM* DANS SON TERRIER (VUE LATÉRALE).

La stabilisation des parois du terrier et de ses dépendances est assurée par un enduit de mucus qui, surtout sécrété par les clavules, est déposé par les podias.

Pour PEQUIGNAT (1970, p. 133) il n'existe cependant pas de loge indépendante où vivrait l'animal et il n'y a en fait "qu'un cocon muqueux emporté avec lui par l'oursin en mouvement et laissant en arrière de la touffe sous-anale, comme un sillage, cette mèche visqueuse appelée par NICHOLS le "sanitary drain".

Les larges radioles spatulés du plastron permettent à l'*Echinocardium* de se mouvoir en avant ou vers le haut. Au cours de ses déplacements dans le sédiment l'oursin est contraint d'élaborer une nouvelle cheminée chaque fois qu'il s'éloigne trop de la précédente pour que ses pieds ambulatoires ramoneurs puissent en assurer la maintenance. Son itinéraire est ainsi régulièrement jalonné par des conduits verticaux désaffectés (NICHOLS, 1959a, Fig. 17, p. 371).

## 2. Les circulations d'eau : respiration et évacuation

Ce sont les podias dorsaux des quatre ambulacres pairs qui remplissent la fonction d'organes respiratoires. Pour augmenter la surface des échanges gazeux leur extrémité est aplatie et leurs parois sont plissées. L'efficacité de ce système respiratoire est assurée par une "ventilation" continue du terrier qu'entretient l'activité ciliaire des fascioles. Deux théories s'opposent.

Pour NICHOLS le fasciole endopétale établit, à travers la cheminée, une circulation d'eau entre la surface du fond et le terrier. L'oursin est ainsi aspergé par un courant d'eau oxygénée qui, débouchant de la cheminée, s'engage dans les ambulacres pairs pour y irriguer les podias respiratoires (Fig. 23). Après leur passage sur les ambulacres ces courants d'eau sont canalisés vers l'arrière par les fascioles ; l'un d'entre eux, le subanal, y entretient un flux de drainage vers et dans le tube sanitaire qui joue le rôle d'un égout. C'est aussi par ce conduit que s'évacuent les déchets alimentaires drainés sous la face ventrale et les déchets fécaux rassemblés par l'activité du fasciole anal.

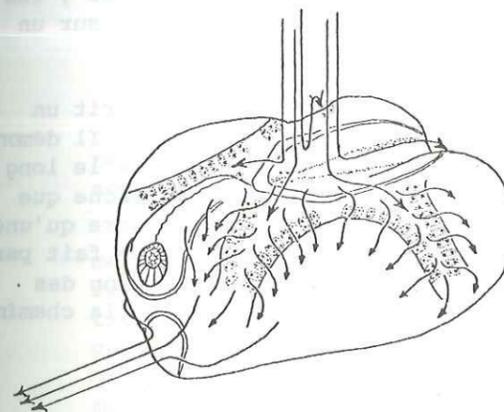


Fig. 23 : CHEMINEMENT DES COURANTS D'EAU SUR LE TEST D'UN *ECHINOCARDIUM* (d'après NICHOLS, 1959a).

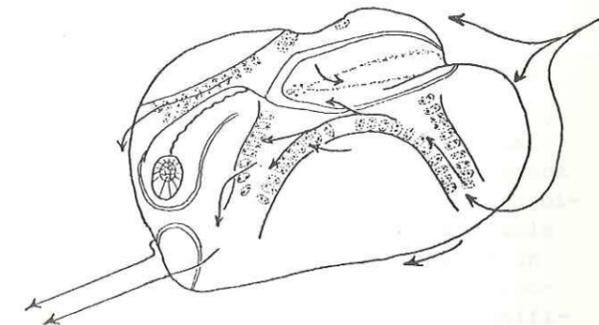


Fig. 24 : CHEMINEMENT DES COURANTS D'EAU SUR LE TEST D'UN *ECHINOCARDIUM* (d'après PEQUIGNAT, 1970).

PEQUIGNAT réfute les hypothèses de NICHOLS et, constatant l'orientation naturelle des *Echinocardium* face aux courants d'eau sous aréniens, suggère une circulation qui serait d'abord centripète dans les ambulacres antérieurs avant d'être centrifuge dans les postérieurs (Fig. 24).

Il rejette ainsi catégoriquement l'idée d'une utilisation respiratoire de la cheminée telle que l'avait définie NICHOLS et il restreint le tube sanitaire à un "sillage filant [...] qui résulte surtout du peignage superficiel du test et fort peu de rares produits de rejet de l'anus, qui consistent en des grains de sable parfaitement propres".

### 3. La nutrition

Comme l'ensemble des Spatangoïdes les *Echinocardium* sont des dépositivores, c'est-à-dire "qu'ils puisent leurs aliments dans le sédiment, sélectivement ou non, sans avoir besoin de les retenir ou de les diviser" (ROGER, 1977). Ici encore deux thèses s'opposent.

Pour NICHOLS (1959a) les podias des phyllodes jouent un rôle majeur dans la nutrition. Ces podias péribuccaux se déploient en avant et sous l'oursin pour aller saisir des particules de sédiment qu'ils portent ensuite jusqu'à l'ouverture buccale. L'oursin n'opère cependant aucune sélection quant au choix de sa nourriture et avale sans discernement tout le sédiment qu'il a pu prélever.

Depuis, BUCHANAN en 1966 puis PEQUIGNAT en 1970 ont contredit la réalité d'un tel mode de nutrition :

. BUCHANAN a précisé une activité nutritionnelle des podias de l'ambulacre III qui, par la cheminée, vont chercher de la nourriture à la surface du sédiment : petites particules de matière organique, petits organismes, voire proies assez grosses si elles sont suffisamment friables ; les radioles spatulés qui tapissent cet ambulacre amènent ensuite (comme sur un tapis roulant) ces particules alimentaires à portée des phyllodes ;

. PEQUIGNAT confirme les observations de BUCHANAN et décrit un processus de digestion cutanée des particules grapillées en surface. Il démontre en particulier l'action lysante du mucus qui, au cours du trajet le long de l'ambulacre impair, prépare l'absorption de la nourriture et empêche que ne parvienne à la bouche de trop grosses particules. Il admet en outre qu'une partie de la nutrition, en particulier celle des tissus externes, se fait par absorption dermique, le tube digestif n'assurant plus que la nutrition des organes internes (glandes génitales ...). Dans cette interprétation, la cheminée montre alors un rôle certain dans la fonction de nutrition.

### AUTRES MODES DE VIE

Dans la nature actuelle les Spatangoïdes ont différencié de nombreux types de comportement qui diffèrent surtout dans leurs détails.

*Spatangus purpureus*, par exemple, vit dans des sables perméables au sein desquels il s'enfouit peu profondément. Il n'élabore pas de cheminée mais entretient, par contre, un double tube sanitaire.

*Spatangus raschi* n'est pas un fouisseur mais un "laboureur" qui sillonne la surface du sédiment.

*Brissopsis alta* s'épanouit plus au large : il n'apparaît pas à moins de 90 m de profondeur et c'est vers -120 m qu'il est le plus fréquent (R.H. CHESHER, 1968). C'est un fouisseur qui construit une cheminée et deux tubes sanitaires. CHESHER confère une fonction respiratoire à la cheminée et il a même mesuré le débit du flux d'eau qui y circule.

Une esquisse du mode de vie des *Toxaster* sera abordée dans un chapitre ultérieur consacré à la paléocéologie.

## LA DÉMARCHE BIOMÉTRIQUE : MÉTHODES ET PRINCIPES

Avec la notion de systématique des populations qui a succédé au concept typologique de l'espèce, les méthodes quantitatives de l'analyse statistique ont été introduites en paléontologie. Depuis quelques années de nombreux chercheurs les ont utilisées : H. TINTANT en 1963, J.H. DELANCE en 1974, J. THIERRY en 1974 et 1978 ... Peu à peu leur a été conférée toute l'importance qu'elles doivent avoir en tant qu'outil indispensable à l'analyse des populations fossiles. Mais quel que soit leur intérêt et leur attrait, ces méthodes devront se limiter à un rôle d'approche objective des problèmes s'ajoutant aux moyens classiques de l'investigation.

### LES VARIABLES QUANTITATIVES

#### 1. Déterminisme de leur choix

Les variables appelées à une utilisation biométrique doivent répondre à certaines exigences, tant anatomiques que mécaniques, qui déterminent leur choix.

Les paramètres retenus doivent être facilement accessibles à la mesure afin de permettre une normalisation qui rende cette mesure parfaitement reproductible d'un individu à l'autre, donc d'un échantillon à l'autre : condition déterminante pour la validité de toute interprétation. Il est préférable que ces paramètres aient une signification qui ne soit pas particulière à un groupe restreint, mais qu'ils soient utilisables au sein d'une entité taxinomique de rang élevé, l'ordre par exemple. Ils doivent enfin avoir une signification morphologique ou anatomique réelle afin que leur variation puisse être comprise et interprétée en termes simples.

#### 2. Les paramètres mesurés

La morphologie d'un *Toxaster* peut être facilement ramenée à un volume élémentaire, proche d'un ellipsoïde, inscriptible dans un parallélépipède qu'il est commode d'orienter par rapport à un système de trois axes orthogonaux :

- un axe longitudinal horizontal qui passe par le plan de LOVEN ;
- un axe vertical perpendiculaire à l'apex ;
- un axe transversal horizontal perpendiculaire aux deux premiers. Quelques paramètres, repérés et orientés sur ce système de référence, suffisent alors à définir l'aspect de l'oursin.

+ La morphologie d'ensemble peut être caractérisée par quatre paramètres. Trois d'entre eux correspondent aux axes de l'ellipsoïde, ce sont les plus grandes longueur et largeur (LL et LA) et la hauteur maximum (HT) du test (Fig. 25). Le quatrième est la position sur la longueur, et par

rapport à l'arrière, de la plus grande largeur (GL). Il apporte, en introduisant une déformation de l'ellipse de référence horizontale, une nuance à la forme délimitée par les trois variables précédentes.

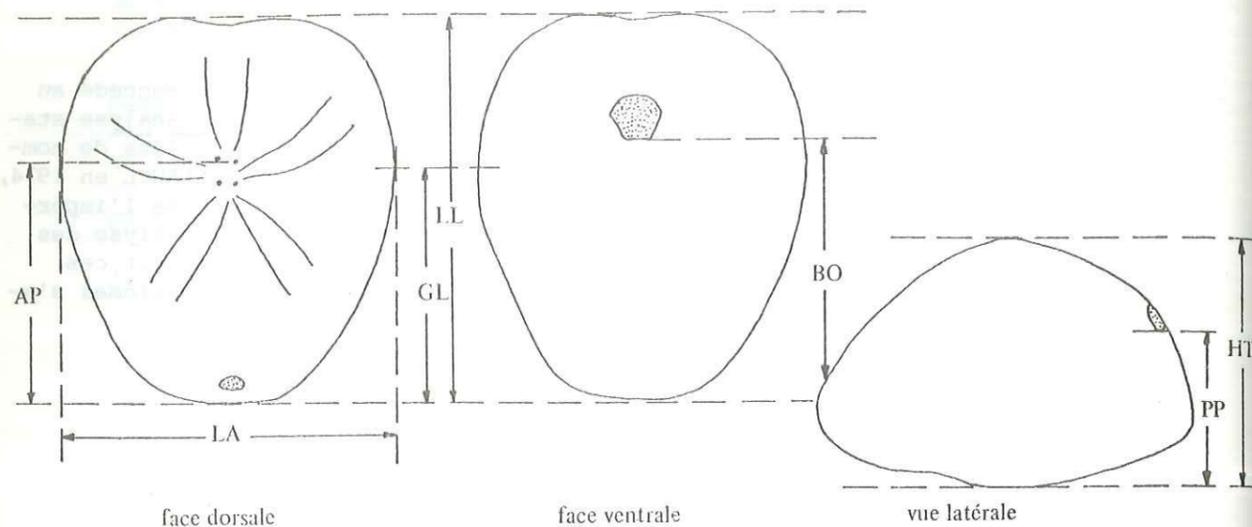


Fig. 25 : MENSURATIONS DES TOXASTER

LL : longueur du test ; LA : largeur ; HT : hauteur ;  
 PP : position du périprocte ; BO : position de la bouche ;  
 AP : position de l'apex ; GL : position de la plus grande largeur.

+ D'autres paramètres permettent de situer la position de certains organes ou appareils visibles à la surface du test. La position du périprocte (PP), mesurée sur la hauteur, correspond à la distance qui sépare la base du périprocte de la face adorale de l'oursin. La position de la bouche (BO) est déterminée sur l'axe longitudinal entre le bord postérieur du péristome, souvent plus facile à repérer, et l'arrière de l'oursin qui est choisi comme référence afin d'augmenter la précision relative de la mesure, car le péristome est excentré vers l'avant. La position de l'apex (AP) est mesurée de la même manière et elle est définie par la distance qui sépare la position moyenne des deux pores génitaux antérieurs de l'arrière de l'oursin.

### 3. Les indices calculés

A partir des paramètres précédemment définis ont été calculés des indices qui, sous réserve de processus de croissance harmoniques, tendent à éliminer l'influence de la taille. Ces indices sont tous des rapports sans dimension.

Le rapport  $\frac{LA}{LL}$  détermine ainsi un indice de forme de l'ambitus (AMB) qui n'est en fait qu'une quantification de l'allongement du rectangle dans lequel s'inscrit la projection de l'oursin sur le plan horizontal. De la même manière le coefficient de gibbosité  $GIB = \frac{2H}{LL+LA}$  permet d'appréhender la hauteur relative du test.  $RBO = \frac{BO}{LL}$ ,  $RAP = \frac{AP}{LL}$  et  $RGL = \frac{GL}{LL}$  situent respectivement la bouche, l'apex et la plus grande largeur sur la longueur.

$AGL = \frac{AP-GL}{LL}$  a quelquefois été calculé et exprime l'écart relatif qui sépare l'apex de l'emplacement de la plus grande largeur.

Un dernier indice,  $VOL = \sqrt[3]{LL \times LA \times HT}$ , est par contre destiné à représenter la taille, et il quantifie l'encombrement de l'oursin.

Ces paramètres et indices fournissent l'expression quantitative de la plupart des caractéristiques du test, seuls les ambulacres échappent à l'investigation. Mais mis à part un simple dénombrement des pores, leur caractérisation quantitative s'avère très délicate. L'estimation d'une sinuosité serait en effet trop imprécise et l'interprétation manquerait alors de rigueur. La mesure de pores ambulacraires - avec un micromètre - serait quant à elle d'une mise en oeuvre facile mais la taille et l'écartement des pores fluctuent sensiblement avec le degré d'usure du test ce qui rend caduque toute tentative de comparaison.

### 4. Méthode et précision de la mesure

Les mensurations ont été effectuées avec un pied à coulisse, l'unité étant le millimètre. L'utilisation d'un instrument à branches inégales s'est révélée nécessaire pour les paramètres se rapportant à la surface du test.

La précision des mesures fluctue d'un paramètre à l'autre selon le degré de difficulté mécanique que suscite l'opération : positionnement du pied à coulisse dans un plan de référence ; finesse avec laquelle sont approchées les limites du caractère mesuré. L'estimation des bornes apparaît en particulier délicate pour l'apex dont les pores génitaux antérieurs ne sont pas toujours très visibles, et surtout pour la plus grande largeur dont la position est souvent difficile à situer. La précision obtenue est cependant très satisfaisante. Elle est de l'ordre du 1/10 mm pour les longueur, largeur et hauteur, et de 4 à 5 1/10 mm pour les autres paramètres. Cette estimation a été confirmée sur un lot de cent individus dont la largeur a été mesurée deux fois, par le même opérateur, à un an d'intervalle. Les écarts maximums enregistrés ne dépassent pas 1/10 mm, leur moyenne est nulle et leur distribution gaussienne (Fig. 26).

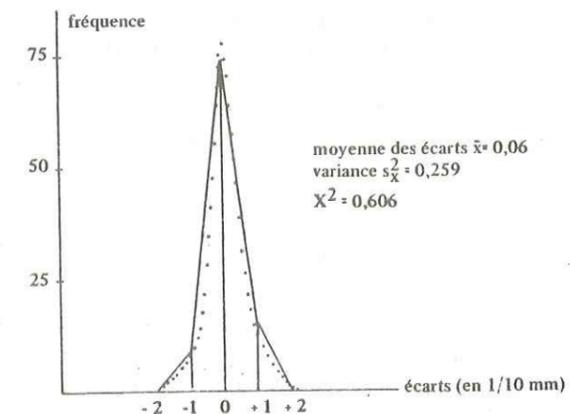


Fig. 26 : DISTRIBUTION DES ECARTS ENREGISTRES ENTRE DEUX SERIES DE MESURES DU MEME ECHANTILLON.

Ces incertitudes de mesure ne nécessitent en l'occurrence aucun calcul d'erreur, d'autant plus que les regroupements en classes qui interviendront par la suite, les masqueront aisément (classes de 2 mm pour les paramètres et de 0,2 pour les indices).

J'ai par contre vérifié dans quelle mesure l'opérateur risquait d'introduire un biais du fait de l'attraction que pouvait exercer sur son oeil certaines graduations du pied à coulisse. J'ai donc dénombré les fréquences d'apparition respectives (au niveau des unités) des dix chiffres du système numérique, et j'ai comparé la distribution ainsi obtenue à celle, théorique, qui correspondrait à l'hypothèse d'équiprobabilité d'apparition de chaque chiffre (système aléatoire) (Fig. 27). La différence entre ces deux distributions n'apparaît pas statistiquement significative ; la mesure n'a donc introduit aucun biais.

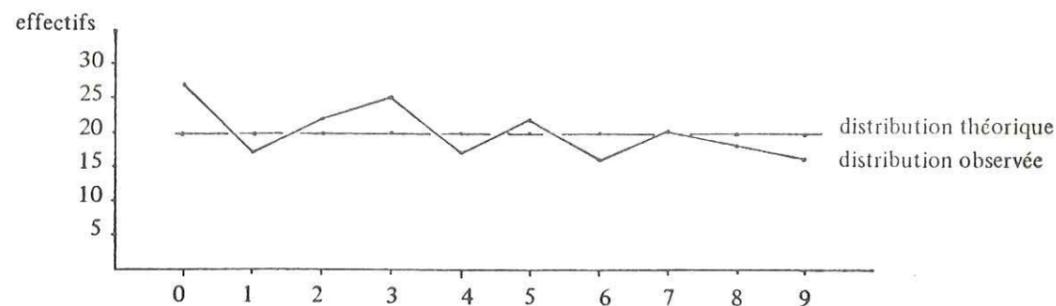


Fig. 27 : DIAGRAMME DE LA FREQUENCE D'APPARITION DE CHACUN DES DIX CHIFFRES DU SYSTEME DECIMAL DANS UN LOT DE DEUX CENTES MESURES.

### L'ECHANTILLONNAGE

La confiance que l'on accorder à une analyse biométrique s'appuie sur l'aptitude qu'a un échantillon à être représentatif de la population dont il est extrait. Sa récolte doit, pour cela, être aléatoire tout en restant stratigraphiquement et géographiquement la plus précise possible. Il est en outre préférable que l'effectif, de l'échantillon ainsi rassemblé, soit supérieur à trente. Inversement, dans le cas de populations denses, la réunion d'échantillons de plus de cent cinquante individus n'apporte aucune modification sensible des paramètres statistiques ; elle s'avère donc inutile.

### L'ANALYSE STATISTIQUE

La démarche statistique suivie relève de l'utilisation complémentaire des analyses univariée, bivariée et multivariée. Les processus détaillés d'utilisation de ces méthodes ont été largement exposés par J. THIERRY en 1978, je me contenterai donc de décrire les grandes lignes de ma démarche et pour un complément d'information, renvoie au texte de J. THIERRY.

#### 1. Analyse univariée (THIERRY, p. 75-78)

Cette démarche qui est la plus simple, ne concerne qu'un seul caractère à la fois. Elle consiste essentiellement à définir une distribution par le calcul de paramètres statistiques d'une part et par la comparaison à des distributions théoriques d'autre part.

. Les paramètres statistiques retenus La moyenne ( $M_x$ ), paramètre de position, la variance ( $S_x^2$ ) et l'écart type ( $S_x$ ), paramètres de dispersion, les coefficients d'asymétrie ( $\gamma_1$ ) et d'acuité ( $\gamma_2$ ) de FISCHER, paramètres de formes, autorisent déjà une qualification précise de la distribution.

. L'utilisation du test  $\chi^2$  de K. PEARSON conduit, par la réalisation d'ajustements à la loi normale de LAPLACE-GAUSS, à un affinement de la détermination.

Cette analyse aboutit enfin à une comparaison quantitative, donc objective, des échantillons pris deux à deux, les écarts statistiques qui séparent deux échantillons étant évalués par des tests de comparaison de leurs paramètres respectifs : tests t de STUDENT pour les moyennes ; tests F de FISCHER-SNEDECOR pour les variances.

#### 2. Analyse bivariée (THIERRY, p. 78-85)

L'analyse bivariée fait intervenir simultanément deux caractères dont elle permet d'estimer la liaison qui peut alors être quantifiée par le coefficient de corrélation r dont le degré de signification est déterminé par un test z. Outre cette quantification de la liaison entre deux variables, cette seconde démarche débouche aussi sur la recherche d'un modèle analytique. Plus simple, le modèle linéaire a presque toujours été retenu pour exprimer les relations entre variables, et j'ai utilisé le schéma, désormais classique, du calcul de l'axe principal réduit d'équation  $y = a + bx$ , b étant le coefficient de pente et a l'intercept à l'origine. La caractérisation de l'ellipse de confiance à 95% complète souvent ce calcul. Quelquefois le modèle linéaire s'est cependant avéré impropre à bien représenter la liaison entre deux variables ; j'ai donc été conduit à utiliser des modèles plus sophistiqués et j'ai réalisé des ajustements curvilinéaires à partir de fonctions puissance ou de fonctions polynomiales (méthode de G.W. SNEDECOR et W.C. COCHRAN, 1967, p. 465-471).

Une application cardinale de l'analyse bivariée est l'étude du phénomène de croissance, une variable représentative de la taille jouant alors le rôle de référence temporelle.

#### 3. Analyse multivariée (THIERRY, p. 85-99)

L'analyse à variables multiples permet de prendre en compte plusieurs paramètres et plusieurs échantillons à la fois. Une seule méthode d'analyse multivariée, celle de l'analyse factorielle en composantes principales a été utilisée ici. Le principe de cette analyse est de représenter dans un espace de dimension réduite (2 ou 3) le maximum de la variation qui, au départ, est dispersée dans un espace de dimension n, n étant le nombre de variables. Ce type de démarche aboutit donc à une mise en valeur de la variabilité ce qui lui confère un pouvoir discriminatoire amplifié. L'homogénéité ou l'hétérogénéité d'un échantillon sont ainsi mises à l'épreuve et la distinction de plusieurs sous-unités dans l'échantillon peut alors se voir confirmée ou infirmée.

ABREVIATIONS ET SYMBOLES UTILISES

LL	longueur maximum du test
LA	largeur maximum du test
HT	hauteur maximum du test
PP	position absolue du périprocte sur la hauteur
BO	position absolue de la bouche sur la longueur
AP	position absolue de l'apex sur la longueur
GL	position absolue de la plus grande largeur sur la longueur
AMB	coefficient de forme de l'ambitus
GIB	coefficient de gibbosité
RPP	position relative du périprocte sur la hauteur
RBO	position relative de la bouche sur la longueur
RAP	position relative de l'apex sur la longueur
RGL	position relative de la plus grande largeur sur la longueur
AGL	écart relatif entre les positions de l'apex et de la plus grande largeur
VOL	coefficient volumétrique
N	effectif d'un échantillon
M	moyenne arithmétique
$S_X$	écart type
$S_X^2$	variance
$S_M$	erreur type sur la moyenne
$V_X$	coefficient de variabilité
$Y_1$	coefficient d'asymétrie
$Y_2$	coefficient d'acuité
ns	test de valeur non significative, risque supérieur à 5%
S	test de valeur significative, risque compris entre 5% et 1%
HS	test de valeur hautement significative, risque inférieur à 1%
v	degré de liberté
t	test de comparaison de deux paramètres (t de Student)
F	test de comparaison de deux variances (F de Snedecor)
$X^2$	test de comparaison de deux distributions (chi deux de Pearson)
z	test de comparaison du coefficient de corrélation r à zéro
z'	test de comparaison des coefficients de pente de deux axes principaux réduits (Snedecor)
b	coefficient de pente de l'axe principal réduit
a	ordonnée à l'origine de l'axe principal réduit
r	coefficient de corrélation entre deux variables
Da	coefficient de dispersion relative autour de l'axe principal réduit (en pourcentage)
Sb	erreur type sur la pente
P <sub>i</sub>	ième composante d'une analyse factorielle en composantes principales.

ETUDE DE QUELQUES ESPECES DU GENRE TOXASTER

CHAPITRE 6 : UN EXEMPLE ONTOGÉNIQUE :  
LE DÉVELOPPEMENT DE TOXASTER GRANOSUS KILIANI (LAMBERT)

CHAPITRE 7 : INTRODUCTION SYSTÉMATIQUE

CHAPITRE 8 : TOXASTER GRANOSUS (D'ORBIGNY)

CHAPITRE 9 : TOXASTER LORIOLI (LAMBERT)

CHAPITRE 10 : TOXASTER NEOCOMIENSIS (D'ORBIGNY)

CHAPITRE 11 : TOXASTER GIBBUS (AGASSIZ ET DESOR)

CHAPITRE 12 : TOXASTER SEYNENSIS (LAMBERT)

CHAPITRE 13 : CONCLUSION SYSTÉMATIQUE

J. Faucher - O.S.U.G.  
MUSEUM DES SCIENCES  
DOCUMENTATION  
Et. 53  
F. 38041 GRENOBLE CEDEX  
Tél. 04 76 63 54 27 - Fax 04 76 51 40 58  
Mail : ptalour@ujf-grenoble.fr

## UN EXEMPLE ONTOGÉNIQUE : LE DÉVELOPPEMENT DE TOXASTER GRANOSUS KILIANI (LAMBERT)

### DIFFICULTE DE L'ACCES AU PHÉNOMÈNE DE CROISSANCE

Dans l'abord de l'ontogénie d'un organisme fossile le paléontologiste n'a pas accès au facteur temps. Figé par la fossilisation à un instant précis de son développement l'organisme isolé ne pourra dévoiler le mécanisme de sa croissance que si celle-ci s'est inscrite sur lui. Ce marquage peut être le fait soit de traces d'accroissement comme les stries des lamellibranches ou les cernes des végétaux, soit d'une conservation des parties jeunes comme c'est le cas chez les formes à croissance spiralée (céphalopodes, gastéropodes ...).

L'approche du phénomène de croissance ne s'avèrera donc possible chez des organismes comme des échinides qu'à travers l'étude d'une population dont les individus jeunes ont été conservés. L'analyse s'appuiera sur l'hypothèse que ces jeunes sont représentatifs de ce qu'ont été les adultes qui leur sont associés ; hypothèse toujours vérifiée dans la mesure où jeunes et adultes appartiennent bien à une même population. La croissance d'un individu de référence sera alors retrouvée à travers l'évolution morphologique de la population, chaque individu de cette population représentant l'aspect de celui-ci à un instant donné de sa vie.

### L'ECHANTILLONNAGE

#### 1. Principe

La réalisation d'une telle étude demande la présence dans la population de nombreux individus jeunes et doit s'appuyer sur une grande rigueur d'échantillonnage. Il faut un échantillon exhaustif le plus proche possible de la biocénose (au moins en ce qui concerne les échinides) et qui soit parfaitement représentatif de la population.

Les populations de *Toxaster granosus kiliani* de la zone à *Verrucosum* (= niveau 10) sont celles qui répondent le mieux à de telles exigences et, parmi celles-ci, le gisement de la Bastide de la Colle a fourni les meilleures conditions d'échantillonnage.

#### 2. Procédure

Pour assurer la parfaite représentativité de l'échantillon vis-à-vis de la population un très grand nombre d'individus ont été collectés (environ 800) sur une surface de quelques dizaines de mètres carrés. Tout d'abord en raison de la qualité de leur fossilisation deux cent neuf individus ont été sélectionnés et décapés ; puis par tirage au hasard - exécuté à l'aide de tables de nombres au hasard (FISHER et YATES, 1948) - cent cinquante échinides ont été isolés et mesurés ; les paramètres LL, LA et HT ayant toutefois été déterminés sur les deux cent neuf individus décapés.

Afin de pallier une éventuelle lacune d'observation du côté des petites tailles, les très petits oursins ayant pu passer inaperçus au moment de la collecte, l'échantillonnage a été complété par le lavage et le tamisage (à 500 µ) d'une importante quantité de sédiment mais aucun exemplaire de plus petite taille que ceux déjà observés n'a été trouvé.

### 3. Amplitude des variations de la taille

Au sein de l'échantillon ainsi défini les tailles (LL) varient de 8 à 34 mm, or les très jeunes *Toxaster* peuvent être de taille inférieure : LAMBERT en 1889 a décrit des *T. neocomiensis* de 4 1/2 mm et REY en 1972 cite des *T. exilis* de 6 mm. On est donc conduit à envisager l'intervention d'un phénomène sélectif au niveau de la taphonomie, phénomène s'exerçant aux dépens des plus petits échinides. Le mécanisme de ce tri qui sera envisagé ultérieurement (chap. 15, paragraphe 2), est probablement lié à une bioturbation du sédiment. La métamorphose de la larve échinoplutéus donne un jeune imago de très petite taille (0,45 mm d'après STRATHMANN, 1974, p. 331) qui n'a, toutefois, pas encore la morphologie de l'adulte et il est probable qu'avec la conservation d'exemplaires de 4 à 5 mm, c'est presque toute la vie de l'oursin formé qui est accessible à la fossilisation.

### APPROCHE DE LA CROISSANCE ABSOLUE

Le but d'une étude de la croissance absolue est de comprendre le déroulement de l'ontogénie au fil de la vie d'un individu. Il s'agit donc de saisir les phases majeures de son développement en fonction du temps (c'est-à-dire de son âge). Dans l'impossibilité d'une observation directe, l'abord de ce mode de croissance a été réalisé chez *Toxaster granosus kilianii* à travers la démarche statistique la plus simple : l'analyse univariée, c'est-à-dire par le calcul de paramètres de position (moyenne) et de dispersion (variance) et par la réalisation d'ajustements à la loi de distribution théorique de LAPLACE-GAUSS.

#### 1. Analyse univariée : la bimodalité

Les distributions des paramètres mesurés ont été comparées par des tests  $\chi^2$  à la loi Normale et seule la distribution de la position du péripacte (PP) s'ajuste de façon satisfaisante à cette loi (Fig. 28).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL
$\chi^2$	53,47	48,59	43,43	11,12	42,74	41,38	49,57
v	9	9	11	6	12	10	10
	HS	HS	HS	ns	HS	HS	HS

Fig. 28 : TABLEAU DES RESULTATS DES TESTS  $\chi^2$   
ECHANTILLON COMPLET.

Une tendance à la bimodalité est responsable du comportement non gaussien de tous les autres paramètres (Fig. 29, p. 46). Cette bimodalité est confirmée puisque si l'on distingue deux sous-populations dans chaque distribution on constate alors le parfait ajustement, à la loi de GAUSS, de chacune de ces sous-populations (Fig. 30).

adultes	LL	LA	HT	BO	AP	GL
jeunes						
$\chi^2$	12,24 3,11	12,67 3,52	5,72 1,79	7,46 2,13	4,82 3,11	6,86 0,10
v	8 2	8 2	8 1	7 1	5 3	5 1
	ns ns	ns ns	ns ns	ns ns	ns ns	ns ns

Fig. 30 : TABLEAU DES RESULTATS DES TESTS  $\chi^2$  APRES DISTINCTION DE DEUX  
SOUS-POPULATIONS.

La scission en deux parts de chaque distribution a été approximativement réalisée de façon graphique sur simple lecture des histogrammes. Cette approximation est suffisante dans la mesure où il y aura toujours un chevauchement inévitable et incontrôlable entre les deux parties de la distribution. Du fait de ce mode de clivage il est possible que, d'un paramètre à l'autre, ce ne soient pas rigoureusement les mêmes individus qui se retrouvent de part et d'autre de la coupure. Ceci ne concerne cependant que les quelques individus de la frange limitrophe commune aux deux sous-populations et n'a, par conséquent, pas d'importance majeure. Compte tenu des fortes corrélations (voir ci-dessous paragraphe 4) qui, de par la taille, lient entre eux tous les paramètres il est évident que la bimodalité se retrouve dans chacune des distributions (l'explication du cas particulier du péripacte sera envisagée ultérieurement). Ce qui est vrai pour l'une des distributions a donc valeur générale et il sera préférable de raisonner à partir de la notion de taille dont la signification recouvre toutes les variables.

#### 2. Que traduit une telle bimodalité ?

Plusieurs hypothèses sont envisageables en réponse à cette question.

. Elle peut traduire une hétérogénéité de constitution de la population qui serait en fait la réunion de deux lots différents se distinguant, en particulier, par la taille. Il serait cependant délicat de vouloir conclure à une hétérogénéité sur le seul caractère de la taille et, pour être validée, une telle hypothèse doit être soumise à vérification sur d'autres caractères. Or, l'unité morphologique de la population s'exprime de façon incontestable à travers l'analyse des indices de forme et de position dont les distributions,

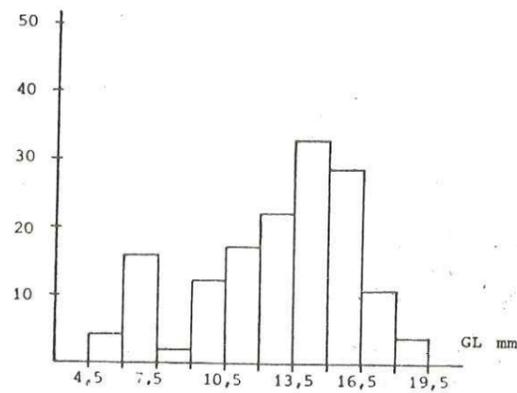
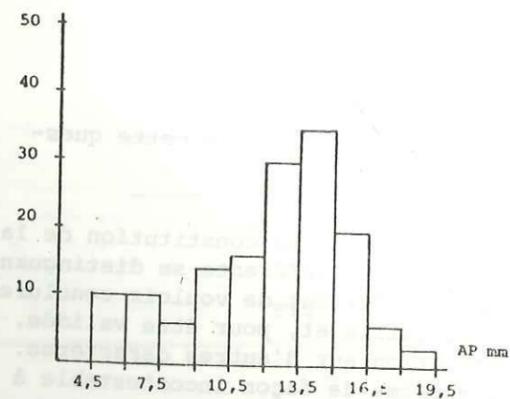
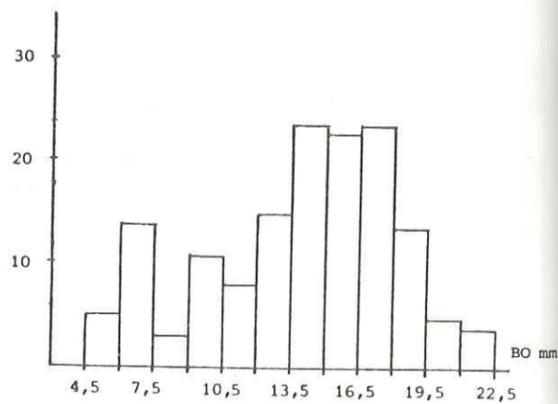
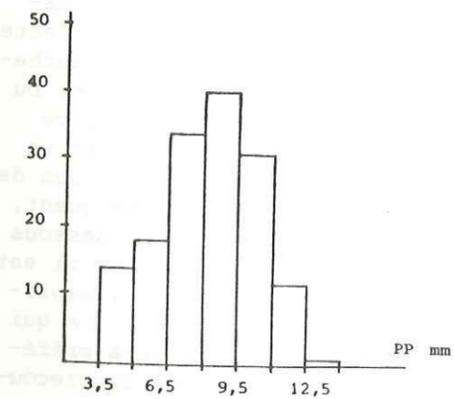
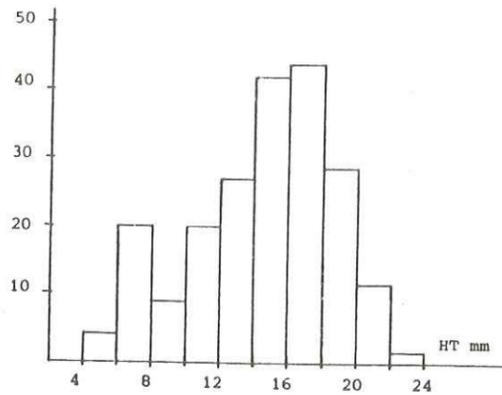
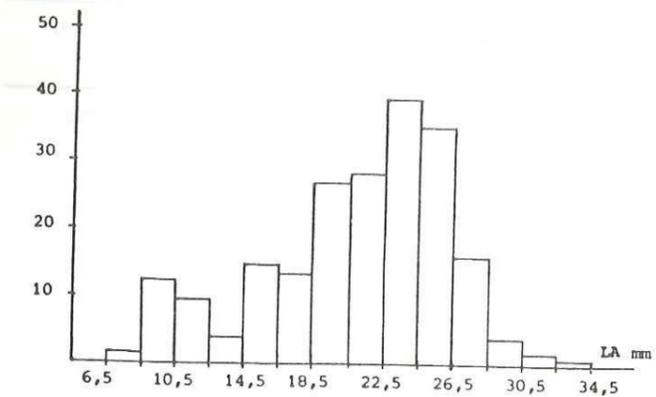
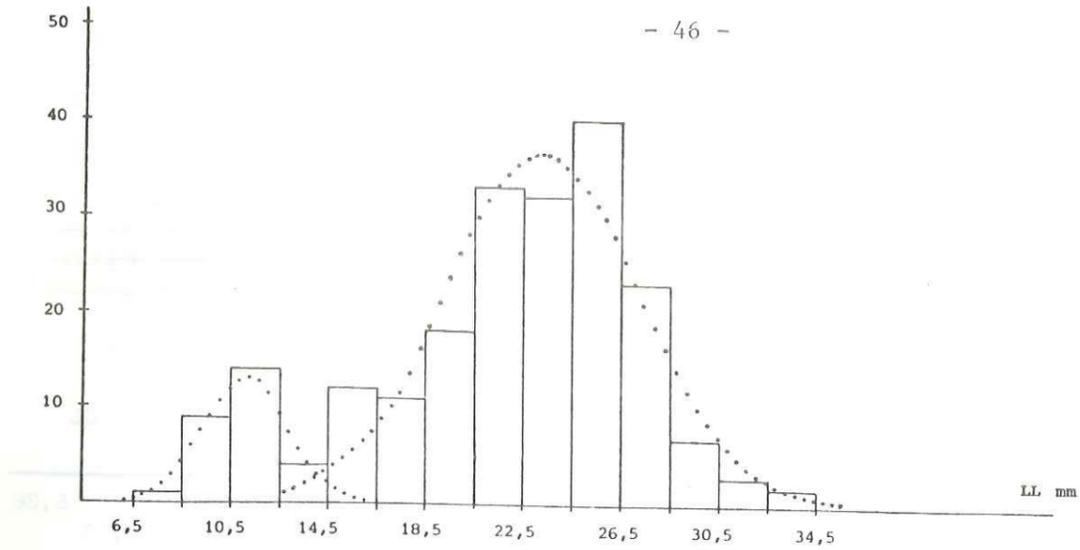


Fig. 29 - DISTRIBUTIONS DES PARAMETRES OBSERVES

remarquablement homogènes, s'ajustent parfaitement à la loi Normale (Fig. 31, p. 48; 32). Ceci réfute donc catégoriquement l'hypothèse de l'hétérogénéité. Seul le coefficient de forme de l'ambitus (AMB) est à la limite du seuil de signification mais ceci n'est dû qu'à deux individus un peu marginaux et non pas à une structure bimodale. Une minutieuse observation visuelle confirme l'unité des populations de *Toxaster granosus kiliani* et exclut définitivement toute hypothèse d'hétérogénéité.

	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL
$\chi^2$	12,68	8,63	21,69	8,72	6,15	2,44
v	5	13	13	8	6	5
	S	ns	ns	ns	ns	ns

Fig. 32 : TABLEAU DES RESULTATS DES TESTS  $\chi^2$  POUR LES INDICES ECHANTILLON COMPLET •

. Elle peut être l'expression, au sein d'une population homogène, d'un défaut en individus d'une certaine taille. A ce défaut correspond donc une faiblesse des effectifs d'une, ou de plusieurs classes de la distribution, ce qui induit un creux dans l'histogramme dont le contour général apparaît alors bimodal.

+ On peut imaginer un tri (au sens le plus large) à l'origine de ce manque, une destruction, un enlèvement, une déformation voire même la fossilisation ayant pu jouer sélectivement aux dépens de la, ou des classes concernées. Mais il est mécaniquement peu probable que l'un de ces phénomènes ait pu opérer sa sélection ailleurs que sur les marges de la distribution. Il est, en effet, évident qu'un tri mécanique s'exercera plutôt sur les extrêmes d'une population (les plus petits ou inversement les plus gros) et qu'il n'aura pas tendance à respecter ces extrêmes pour sélectionner des individus intermédiaires, sauf si ceux-ci présentaient une faiblesse mécanique les rendant particulièrement vulnérables. La probabilité de réalisation de cette nouvelle hypothèse est cependant très faible.

+ L'éventualité d'un biais d'échantillonnage doit aussi être rejetée dans la mesure où celui-ci a été conduit avec une extrême rigueur.

+ Cette bimodalité peut être le reflet du caractère non linéaire de la relation liant la taille à l'âge de l'individu (Fig. 33). Dans cette hypothèse, au cours de l'ontogénie du *Toxaster*, interviendrait une accélération momentanée de la croissance ; tout se passant alors comme si le jeune échinide "gonflait" plus vite pendant une période donnée de son existence. Il y aura donc un intervalle de taille qui, à un moment du développement du jeune oursin, sera traversé plus rapidement et, dans une population en équilibre, ce domaine de taille se verra par conséquent représenté par relativement peu d'individus. La fossilisation ne fait que reproduire fidèlement cet état et l'explique à travers une bimodalité de la distribution des tailles (Fig. 34).

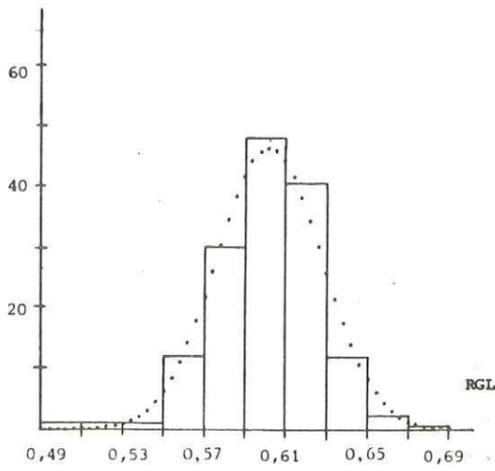
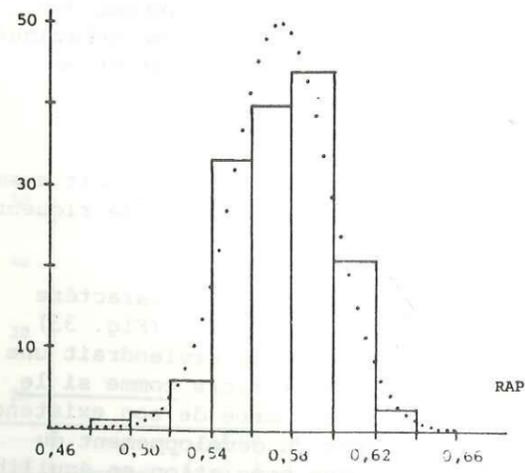
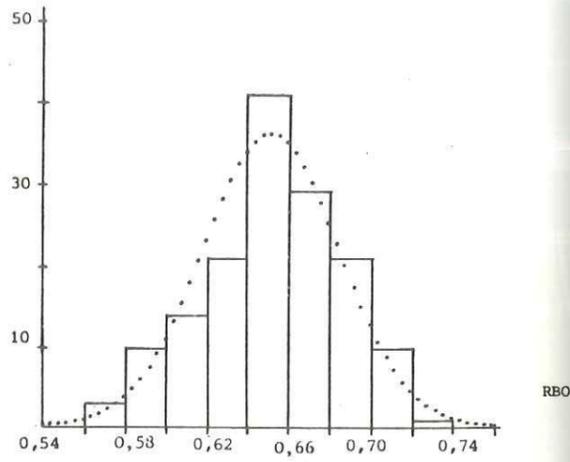
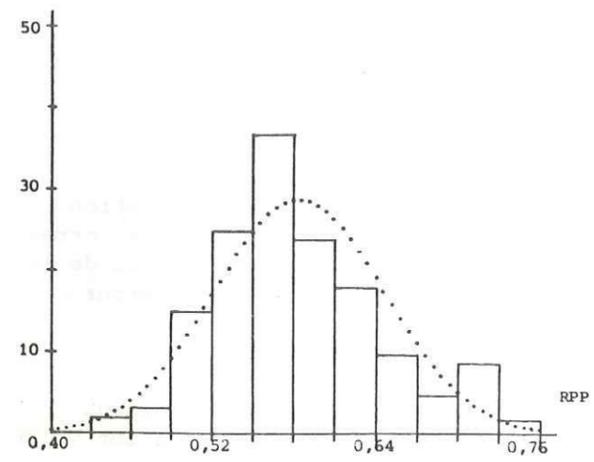
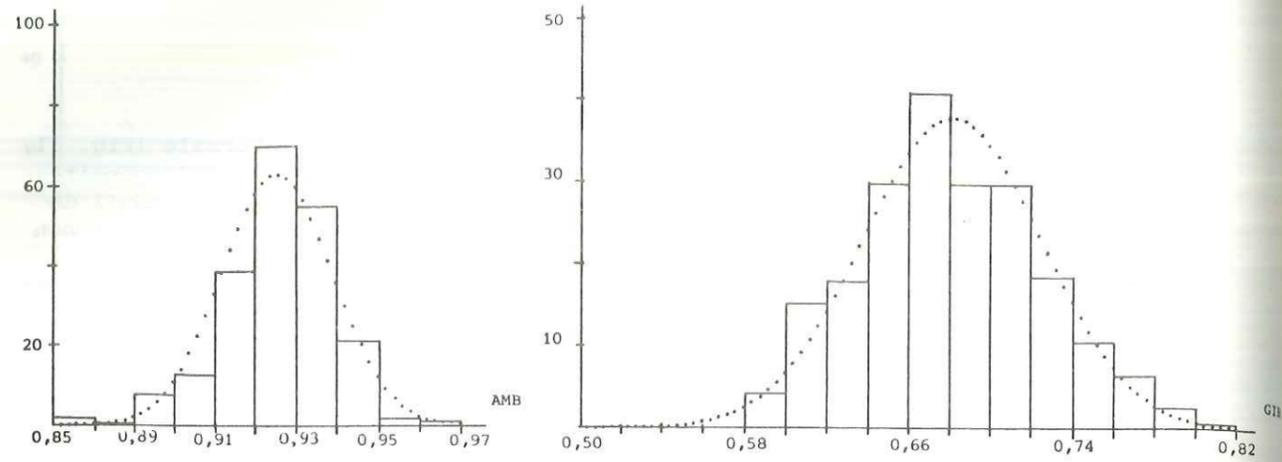


Fig. 31 - DISTRIBUTIONS DES INDICES CALCULES

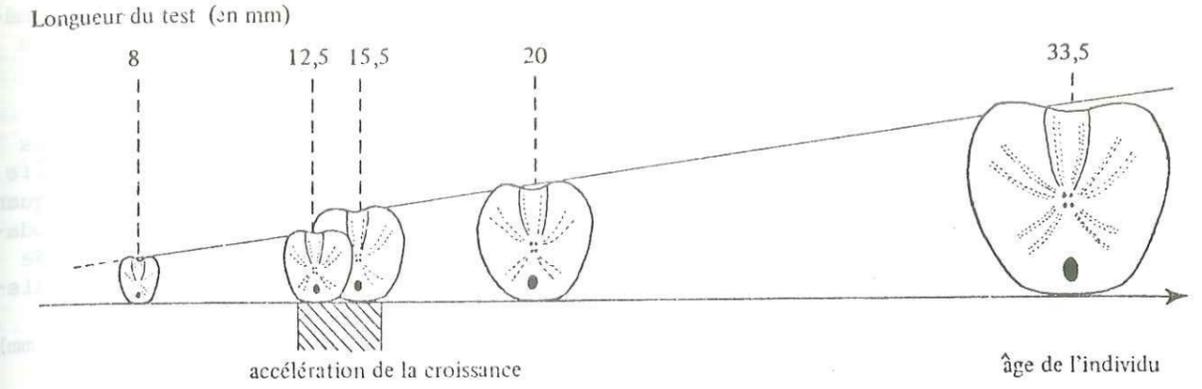


Fig. 33 : SITUATION DE LA CRISE DE CROISSANCE DANS LA VIE DE L'OURSIN.

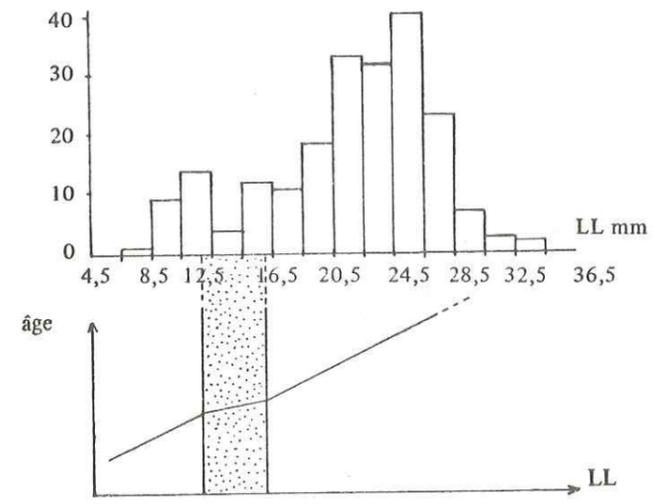


Fig. 34 : RELATION ENTRE : BIMODALITE ET CRISE DE CROISSANCE.

Il serait audacieux de vouloir quantifier l'importance de cette phase d'accélération de la croissance, je me contenterai donc, après l'avoir constatée, de la situer le plus précisément possible par rapport à la taille.

Chez *Toxaster granosus kiliani* cette crise de croissance intervient tôt au cours de l'ontogénie et affecte des oursins de petite taille (LL = 12,5 à 16,0 mm). Il est d'ailleurs probable que, se faisant sentir chez d'autres espèces du genre *Toxaster* voire chez d'autres genres, une telle crise soit tout aussi précoce. Sa mise en évidence repose donc sur la conservation de très petits exemplaires, d'autant plus qu'afin de permettre la visualisation de la bimodalité au moins une partie des très jeunes échinides, n'ayant pas

encore atteint l'âge de leur crise de croissance, doit aussi être conservée. Connaissant la fragilité d'un jeune Spatangoïde il est facile de concevoir que les conditions de fossilisation permettant la compréhension de l'allométrie ne soient qu'exceptionnellement réunies. C'est, très certainement, ce qui explique qu'un phénomène de cet ordre ait pu passer inaperçu jusqu'à aujourd'hui.

Quelques rares auteurs ont cependant eu à leur disposition des individus de très petite taille. J. REY (1972) a décrit des *Toxaster exilis* de l'Hauterivien du Portugal mais leur effectif est trop faible (une cinquantaine d'exemplaires) pour permettre l'éventuelle démonstration d'une bimodalité. Par contre A. DEVRIES (1959) a récolté et mesuré dans le Sénonien de l'Aurès un échantillon de soixante quatre *Hemiaster fourneli* où j'ai pu discerner une distribution bimodale des variables longueur et largeur (Fig. 35). L'intervention, d'ailleurs très précoce (LL = 12 mm ; LA = 11 mm), d'une accélération de la croissance du jeune *Hemiaster* semble donc aussi s'imposer ici. L'hypothèse d'une allométrie de croissance est ainsi confirmée par l'observation au sein de populations très différentes du même comportement des distributions des paramètres de taille.



Ensemble	LL	LA
X <sup>2</sup>	14,49	13,69
γ	7	7
	S	ns

	jeunes	adultes	LL	LA
X <sup>2</sup>			4,31	4,25
			0,86	0,65
γ			4	5
			2	1
			ns	ns

Fig. 35 : HEMIASTER FOURNELI : DISTRIBUTIONS DE LL ET LA TESTS X<sup>2</sup>.

### 3. Confirmations qualitatives de la crise

Diverses considérations d'ordre anatomique justifient a posteriori l'hypothèse de l'existence d'une phase d'accélération de la croissance.

#### + Différenciation des pores ambulacraires

Le très jeune *Toxaster* a des pores ambulacraires punctiformes qui n'ont pas encore la morphologie allongée observée chez les adultes. Celle-ci est acquise progressivement chez des oursins dont la taille (LL) varie entre 11,5 et 14,5 mm c'est-à-dire, pour l'essentiel, pendant la crise de croissance.

Le sillon ambulacraire antérieur n'existe pas chez les plus petites formes qui ont un pourtour presque circulaire. Il se creuse graduellement en restant toutefois assez discret même chez les adultes.

#### + Maturation de l'appareil apical

Au tout début de son existence le jeune oursin a un appareil apical encore mal défini qui est appelé à subir jusqu'à sa maturation d'importantes modifications structurales. Les plus fondamentales d'entre elles sont l'ouverture des pores génitaux et le développement de la plaque madréporique.

\* Ouverture des pores génitaux : Elle doit correspondre à l'acquisition de la maturité sexuelle et elle intervient dans l'intervalle de taille : LL = 14 à 16 mm, c'est-à-dire à la fin de la crise de croissance.

\* Développement de la madréporite : Il est progressif et s'opère parallèlement à l'ouverture des pores génitaux. Il conduit, en outre, à la plus importante modification de structure que subit l'apex pendant l'ontogénie. Chez le jeune *Toxaster granosus kiliani* la madréporite de petite taille est confinée dans le secteur antérieur droit de l'appareil apical qui présente donc une ocellaire IV exserte (Fig. 36a). Au fil de son extension la plaque madréporique va à la rencontre de cette ocellaire séparant ainsi les génitales 3 et 4 et conférant alors à l'apex de l'adulte une structure à ocellaire IV insérée (Fig. 36b). J. REY (1972) avait d'ailleurs décrit le même processus chez *Toxaster granosus*. La position exserte de l'ocellaire IV au début de la croissance apparaît donc comme le fait du caractère "juvénile" de la madréporite et non pas comme une différence de compaction de l'apex. A ce développement de la madréporite se superpose enfin une nette augmentation du nombre des hydrotrèmes.

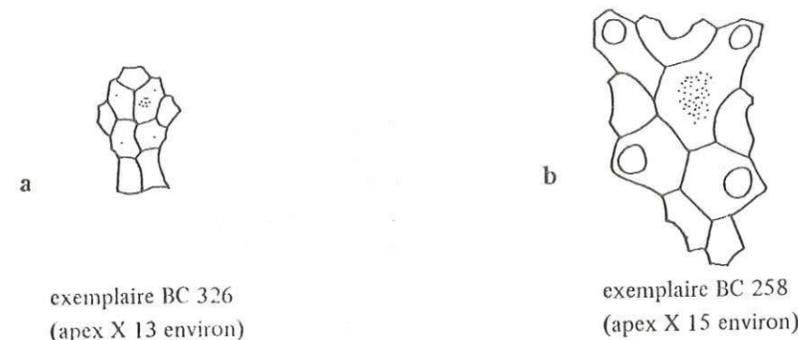


Fig. 36 : MODIFICATION DE LA STRUCTURE DE L'APEX AU COURS DE L'ONTOGENIE.

#### + Acquisition de nouvelles plaques

L'augmentation de taille du test d'un échinide s'opère selon deux processus parallèles : d'une part la fabrication au niveau de l'apex de nouvelles plaques (ou assules), d'autre part le développement des plaques existantes. Ce développement s'enregistre sur les plaques elles mêmes sous la forme de stries d'accroissement concentriques. Il est possible de visualiser ces stries chez les formes actuelles notamment par photographie aux rayons X comme l'a, par exemple,

fait D.M. RAUP en 1968. Cette visualisation s'avère cependant très délicate chez les fossiles du fait d'une part de l'état de conservation des tests qui n'est pas toujours excellent et d'autre part de la présence d'une gangue plus ou moins opaque. L'analyse du processus de fabrication des plaques apparaît tout aussi difficile car il est extrêmement rare de pouvoir dénombrer toutes les plaques constitutives d'un test. Cependant dans la mesure où, tout au long de la vie de l'oursin, ce sont toujours les mêmes assules qui sont échanrées par le périprocte (LAMBERT, 1889), on peut se contenter de dénombrer les plaques dorsales de l'interambulacre 5 (celles qui sont situées entre l'apex et l'anus) pour estimer le taux de fabrication de nouvelles plaques. La conservation des tests n'a cependant permis la distinction de ces plaques, donc leur dénombrement, que sur cinquante cinq individus qui ont alors servi de base à l'étude.

Le diagramme de dispersion représentant le nombre d'assules dorsales en fonction de la taille a une forme sigmoïdale (Fig. 37).

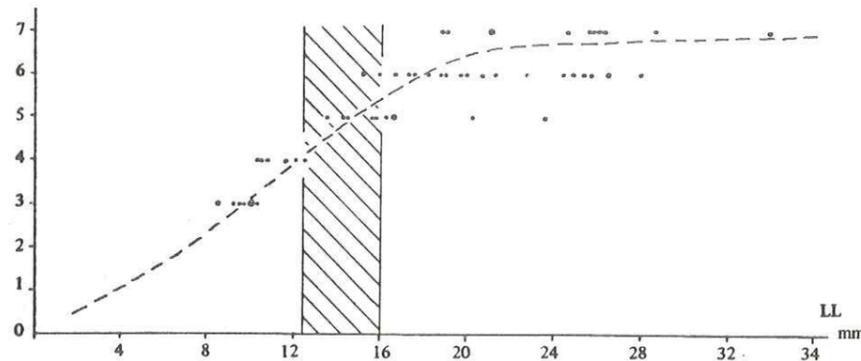


Fig. 37 : DIAGRAMME DE DISPERSION DU NOMBRE DE PLAQUES DORSALES EN FONCTION DE LA TAILLE.

La courbe qui le représente est assimilable à la loi de VERHULST (loi logistique) 5. Il est d'ailleurs intéressant de constater que c'est cette même loi que RAUP (1968) a choisie pour modéliser la fabrication des plaques chez les oursins réguliers. La configuration mathématique d'une telle expression implique que la vitesse de création de nouvelles plaques soit variable en fonction de la taille, donc de l'âge des individus. En effet les plus jeunes échinides que j'ai observés possèdent seulement trois assules dorsales. Ce nombre de plaques augmente ensuite rapidement chez les oursins qui traversent leur crise de croissance pour atteindre cinq ou six à la fin de cette crise. La fabrication de nouvelles plaques se ralentit ensuite considérablement avant de cesser chez les adultes de plus de 20 à 21 mm de longueur, le nombre de plaques est alors définitivement stabilisé à six ou sept. Ce nombre n'a été dépassé qu'une seule fois chez un gros individu possédant huit assules dorsales. La croissance qui, alors, ne se fait plus que par augmentation de taille des plaques est dite intercalaire.

5) Le calcul de l'ajustement, d'un intérêt purement théorique, n'a pas été effectué ici.

Là encore il y a coïncidence entre un phénomène anatomique observé et la détermination théorique de la crise de croissance. L'hypothèse d'une phase d'accélération de la croissance est ainsi remarquablement corroborée par la convergence à un même moment de plusieurs phénomènes déterminants dans le développement du jeune *Toxaster*.

#### 4. Conclusion

On peut supposer que l'existence d'une crise de croissance précoce est générale chez les Spatangoïdes. Il serait bien sûr nécessaire de vérifier cette hypothèse chez d'autres taxons : autres espèces de *Toxaster* ou d'*Hemias-ter*, autres familles (*Micrasteridae*, *Lovenidae* ...). Une confirmation absolue du phénomène ne pourra toutefois être obtenue que par son observation directe au niveau de l'ontogénie d'un Spatangoïde actuel.

### LA CROISSANCE RELATIVE

#### 1. Introduction à la croissance relative

L'objet essentiel de l'analyse de la croissance relative est de distinguer les paramètres dont la variation, au cours du développement, respecte une homothétie (leur rapport demeurant constant, les adultes sont rigoureusement semblables aux jeunes) de ceux qui ne varient pas de façon homothétique. L'expression mathématique de la variation des premiers sera nécessairement une droite d'équation  $y = bx$ . La croissance sera alors qualifiée d'*harmonique*. La croissance des seconds sera dite *disharmonique* si une relation linéaire du type  $y = a + bx$  en rend compte et *allométrique* si l'équation n'est pas du premier degré. On pourra distinguer des disharmonies minorantes ou majorantes selon que l'intercept sera positif ou négatif. Toutes les relations linéaires sont regroupées sous le terme d'*isométrie* ; on parlera ainsi d'*isométrie harmonique* ou d'*isométrie disharmonique* (Fig. 38).

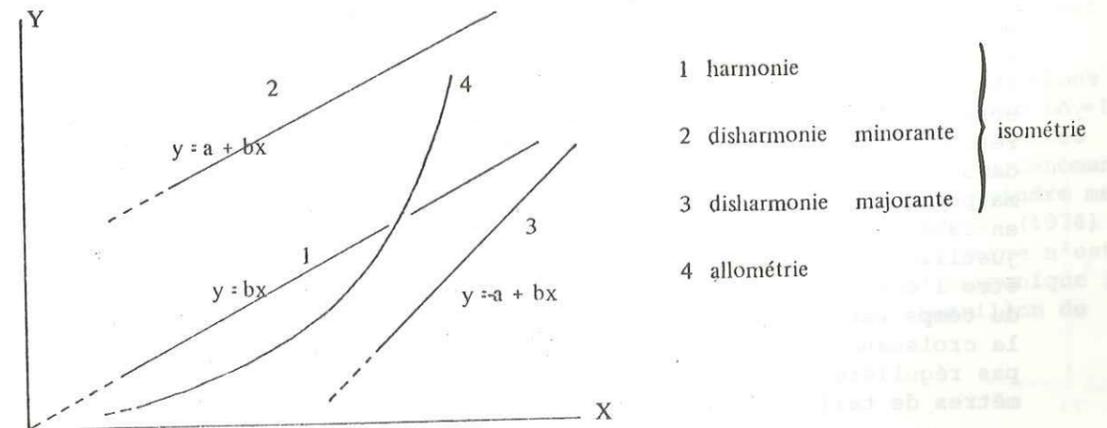


Fig. 38 : LES DIFFERENTS TYPES DE RELATIONS ENTRE DEUX PARAMETRES.

Certains auteurs ont discuté la signification de la disharmonie, et l'ont ramenée à une allométrie, en alléguant la nécessité que la courbe de croissance passe par l'origine afin d'éviter, pour les plus petits individus, qu'une des variables ne prenne de valeurs négatives quand l'autre tend vers zéro. C'est pour répondre à de telles exigences que DEVRIES (1959) préconise l'utilisation d'un modèle exponentiel du type  $y = bx^\alpha$ . Il n'envisage alors, selon les valeurs prises par  $\alpha$ , que les deux processus de croissance fondamentaux : harmonie et allométrie.

Mais il ne faut pas perdre de vue qu'en général on travaille sur un intervalle de taille bien précis et la validité de l'expression mathématique calculée se limite à cet intervalle. DEVRIES en a d'ailleurs conscience en écrivant : "Cependant si les tout jeunes stades voient leur forme générale varier considérablement [...], chez les adultes au contraire la disharmonie tend à s'estomper et les dimensions tendent à la proportionnalité directe. L'équation  $y = bx^\alpha$  n'est donc pas rigoureusement applicable à tous les stades. En particulier l'exposant [...] prend une valeur voisine de 1".

De plus, jamais un organisme ne s'éveille à la vie à une taille nulle ; ceci est encore plus vrai pour des organismes issus de la métamorphose d'une larve comme les échinides. Il est donc absurde de prétendre faire passer une courbe de croissance par l'origine, et ce n'est que dans les cas où l'intercept sera manifestement très important que l'on pourra considérer la disharmonie comme l'expression ultime d'une allométrie. Aussi, toutes les fois qu'une expression linéaire s'ajustera de façon satisfaisante, il s'avèrera préférable de la conserver plutôt que de rechercher une rigueur, toute théorique, en élaborant un modèle plus complexe.

## 2. Choix d'une variable de référence

Dans l'étude de la croissance relative le phénomène de croissance est appréhendé par rapport à un paramètre qui est considéré comme étant représentatif du temps (de l'âge). C'est-à-dire dont les variations reproduisent le plus fidèlement possible l'écoulement du temps ; la régularité de celles-ci est donc primordiale.

Il est préférable parce que commode que ce paramètre soit un paramètre de taille. A. DEVRIES (1959) avait choisi la largeur comme référence. D. NICHOLS (1959a et 1962) a utilisé une fonction de plusieurs variables ( $LL \times LA$ ) et plus récemment P.M. KIER (1974) a sophistiqué la méthode en servant d'une combinaison linéaire des longueur, largeur et hauteur, la pondération des paramètres étant calculée à partir de leur importance respective dans le premier vecteur propre de l'analyse en composantes principales. Pour ma part je reviendrai à une attitude plus simple qu'a aussi adoptée R.C. HIGGINS en 1974 et prendrai la longueur (LL) comme variable de référence. Ce choix est justifié du fait qu'ayant l'amplitude de variation la plus grande elle devrait être l'enregistreur le plus sensible de la croissance. Sa fidélité vis-à-vis du temps est, par contre, plus contestable. Il y a, en effet, accélération de la croissance au début de l'ontogénie et sa variation temporelle n'est donc pas régulière. Mais cet état de chose est réhabilité puisque tous les paramètres de taille subissent la même crise de croissance.

L'analyse de la relation entre une variable quelconque et la variable de référence conservera donc toujours un aspect relatif qu'il ne faudra jamais perdre de vue et on parlera de la croissance relative de la variable X en fonction de LL.

Le principe de l'analyse bivariée constitue le fondement de l'étude de la croissance relative.

## 3. Evolution de la morphologie générale du test

Dans l'association des paramètres retenus la forme générale de l'oursin se définit par longueur, largeur et hauteur du test ainsi que par la position de la plus grande largeur. L'analyse de la dispersion de chacune de ces variables en fonction de la longueur a été réalisée (Fig. 39).

	N	équation de la droite	r	Da
LA	209	LA = LL - 0,696	0,996	2,43%
jeunes HT	65	HT = 0,70 LL - 0,826	0,980	4,83%
adultes	144	HT = 0,81 LL - 3,285	0,874	6,15%
GL	150	GL = 0,60 LL + 0,043	0,987	4,12%

Fig. 39 : PARAMETRES DES DIAGRAMMES DE DISPERSION EN FONCTION DE LL CHEZ *T. GRANOSUS KILIANI* (LA BASTIDE DE LA COLLE).

### + Relation largeur - longueur

La relation de croissance relative liant la largeur à la longueur est une isométrie harmonique de pente égale à 1 :  $LA = LL - 0,696$  (Fig. 40, p. 56). Le taux de croissance en longueur est le même que celui en largeur. Tout au long de sa vie le *Toxaster granosus kiliani* reste donc aussi large que long et l'indice de forme de l'ambitus qui demeure constant avoisine 1 (Fig. 41, p. 56). La dispersion, très faible, est accompagnée d'une corrélation exceptionnelle, puisqu'avec un échantillon de deux cent neuf individus le coefficient de corrélation entre les deux variables est de 0,996.

Cette identité de vitesse de croissance dans les deux dimensions horizontales n'est pas rare puisque J. REY (1972) a retrouvé l'identité  $LA = LL$  chez *T. exilis*. Ce type morphologique se rencontre d'ailleurs chez d'autres espèces de Spatangoïdes, en particulier chez l'*Hemiaster batnensis* du Cénomaniens de l'Aurès chez qui  $AMB = 0,95$  (d'après DEVRIES, 1959) et dans une moindre mesure chez l'*Echinocardium cordatum* de Nouvelle Zélande pour lequel HIGGINS (1974) a trouvé la relation  $LA = 0,945 LL$ . Cependant cette constance de la forme n'est pas universelle et la relation longueur - largeur est souvent disharmonique : A. DEVRIES (1959) a, par exemple, obtenu  $LA = LL - 2$  pour un échantillon de *T. villei*.

### + Relation hauteur - longueur

Une appréciation correcte de la variation de la hauteur par rapport à la longueur nécessite le calcul de deux droites de régression. Il y a en effet dans le nuage de points initial une rupture de pente dont l'abstraction conduirait à une estimation trop imprécise de la relation  $HT = f(LL)$ . J'ai donc

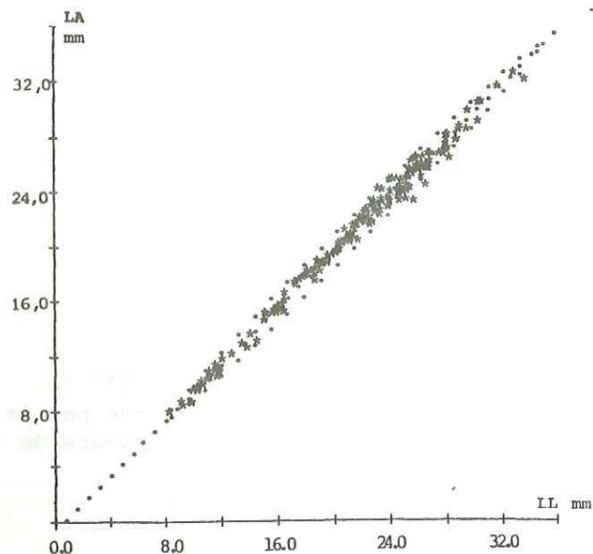


Fig. 40 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE LA LARGEUR EN FONCTION DE LA LONGUEUR.

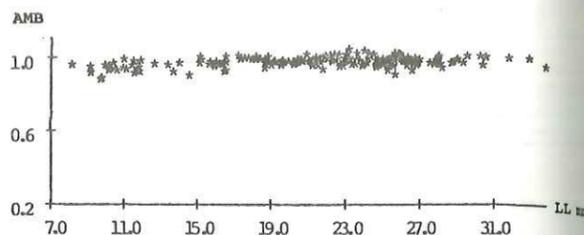


Fig. 41 - DIAGRAMME DE DISPERSION DU COEFFICIENT DE FORME DE L'AMBITUS EN FONCTION DE LA LONGUEUR.

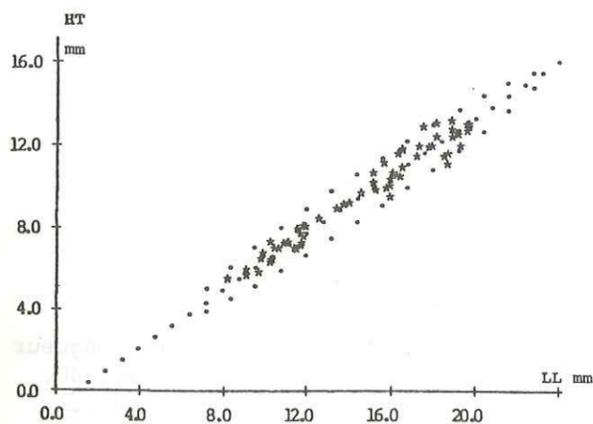


Fig. 42 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE LA HAUTEUR EN FONCTION DE LA LONGUEUR : JEUNES INDIVIDUS.

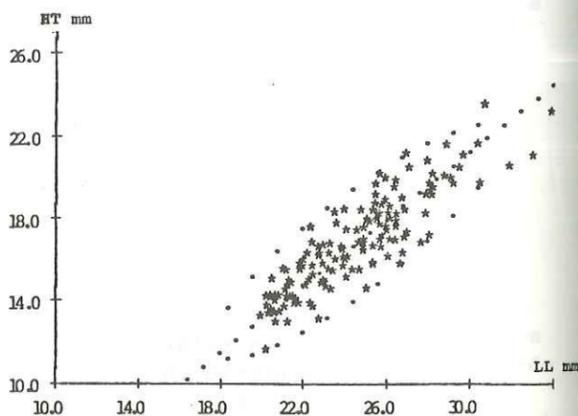


Fig. 44 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE LA HAUTEUR EN FONCTION DE LA LONGUEUR : INDIVIDUS ADULTES.

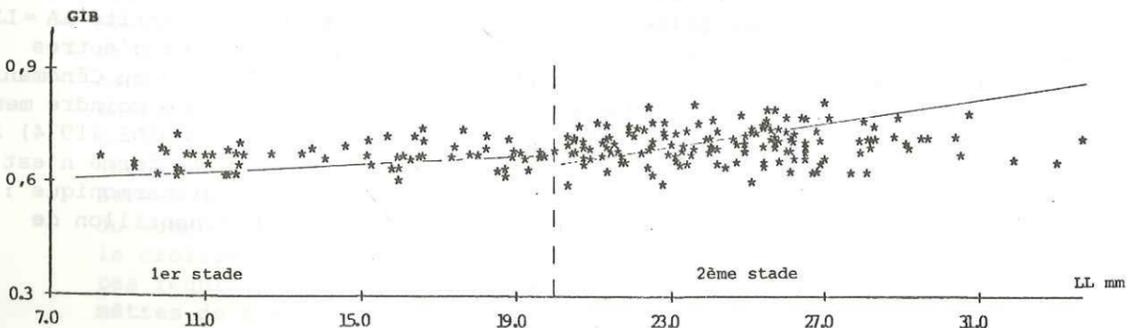


Fig. 43 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE LA GIBBOSITE EN FONCTION DE LA LONGUEUR.

distingué un premier lot d'oursins définis par une longueur inférieure à 20 mm et un second lot constitué par les échinides de plus grande taille. Cette coupure a été déterminée graphiquement sur la dispersion  $\text{Log HT} = f(\text{Log LL})$ .

. Pour la fraction la plus jeune de la population la hauteur est liée à la longueur par une très légère disharmonie qui peut être négligée :  $\text{HT} = 0,70 \text{ LL} - 0,826$  (Fig. 42, p. 56). Jusqu'à une taille de 20 mm les jeunes échinides conservent un profil identique et leur coefficient de gibbosité demeure constant :  $\text{GIB} = 0,65$  (Fig. 43, p. 56, partie gauche de la figure).

. Chez les adultes c'est par contre une disharmonie majorante d'équation  $\text{HT} = 0,81 \text{ LL} - 3,285$  qui rend compte de la variation de la hauteur (Fig. 44, p. 56). Au-delà de 20 mm l'homothétie n'est plus respectée et le coefficient de gibbosité varie en fonction de la taille : les gros exemplaires seront donc plus gibbeux (Fig. 43, p. 56, partie droite de la figure). Cette tendance reste toutefois assez timide, l'amplitude de fluctuation ne dépassant pas 0,06 à 0,07. Elle est cependant discernable de visu et elle s'accompagne souvent, avec l'augmentation de la taille, d'une accentuation de la troncature arrière qui tend à devenir plus abrupte. L'acquisition d'une telle morphologie n'est que la réponse mécanique à un accroissement plus rapide dans le sens vertical que dans le sens horizontal.

La corrélation entre ces deux caractères est plus faible que pour  $\text{LL} - \text{LA}$  et la dispersion plus importante ( $\text{Da} = 6,15\%$ ). Ceci traduit une plus grande variabilité de la hauteur que l'on retrouvera constamment au cours de cette étude et qui semble être générale chez les Echinides (DEVRIES, 1959 ; TURKI, 1975 ...).

+ Relation position de la plus grande largeur - longueur

L'équation de l'axe principal réduit  $\text{GL} = 0,60 \text{ LL} + 0,043$  est l'expression d'une croissance harmonique (Fig. 45, p. 59). La plus grande largeur reste donc au même emplacement sur la longueur tout au long de la vie de l'oursin et son indice de position est constant :  $\text{RGL} = 0,60$  (Fig. 46, p. 59).

+ Conclusions à propos des caractères dimensionnels du test

Durant son ontogénèse un individu de l'espèce *Toxaster granosus kiliani* se comporte comme un volume qui gonflerait dans toutes les directions de l'espace "comme sous l'influence d'une force qui agirait du dedans au dehors" (DEVRIES). Ce gonflement respecte la plupart des proportions et, exceptée une légère tendance à la gibbosité, les adultes sont, pour ce qui est de leur forme générale, homothétiques des jeunes.

4. Variation de position de certains organes

Dans le cadre d'une morphologie d'ensemble assez stable certains organes ont cependant pu, au cours de la croissance, être l'objet d'un déplacement relatif.

+ Le péristome

La bouche est animée d'une légère migration en direction de l'avant. Chez les tout jeunes oursins elle apparaît en position assez centrale alors qu'elle se rapproche de l'échancrure de l'ambulacre antérieur chez les plus gros exemplaires. Cette dérive se traduit par une relation disharmonique majorante entre position de la bouche et longueur :  $BO = 0,74 LL - 1,628$  (Fig. 47, p. 59). On remarque toutefois que, comme pour la hauteur, l'amplitude de fluctuation reste assez faible (Fig. 48, p. 59). La variabilité du paramètre BO est très faible ( $Da = 3,10\%$ ) et par conséquent l'emplacement du péristome sur la face ventrale restera très précisément fixé durant tout son déplacement.

Parallèlement à cette migration vers l'avant la forme de la bouche se modifie au cours de la croissance. De très arrondie chez les formes juvéniles elle acquiert progressivement un pourtour plus anguleux pour devenir pentagonale chez les adultes (Fig. 49).

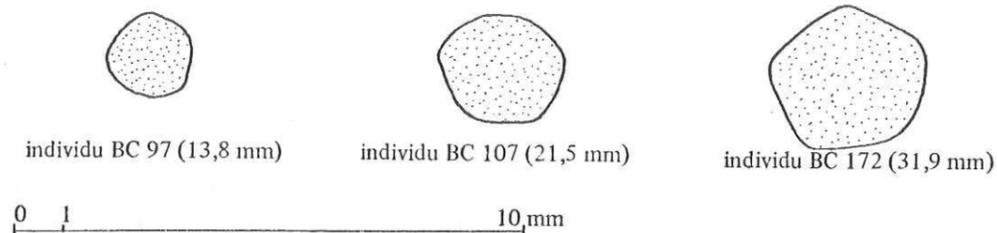


Fig. 49 : MODIFICATION DE LA FORME DE LA BOUCHE AU COURS DE LA CROISSANCE.

+ L'appareil apical

La position de l'apex sur l'axe longitudinal de l'oursin évolue en parfaite harmonie avec la longueur :  $AP = 0,59 LL - 0,363$  (Fig. 50, p. 59). L'emplacement relatif de l'appareil apical est donc indépendant de la taille (Fig. 51, p. 59). En outre la corrélation entre position de l'apex et longueur est très bonne ( $r = 0,989$ ), la variabilité de ce paramètre étant assez faible ( $Da = 3,93\%$ ).

Au début de leur croissance et jusqu'à leur maturation les individus de l'espèce *Toxaster granosus kilianii* sont soumis à d'importantes modifications structurales de leur appareil apical. Je les ai largement exposées au cours du troisième paragraphe de ce chapitre.

+ Le périprocte

Il subit au cours de l'ontogénie une importante migration où il est possible de distinguer deux stades. La séparation entre ces deux stades a été déterminée par simple observation du diagramme de dispersion de Log PP en fonction de Log HT (Fig. 52, p. 61). Elle se fait de part et d'autre de la droite d'équation  $\text{Log HT} = 2,60$  et concerne des oursins de taille moyenne ( $LL = 20$  à  $23$  mm ;  $HT = 13$  à  $15$  mm).

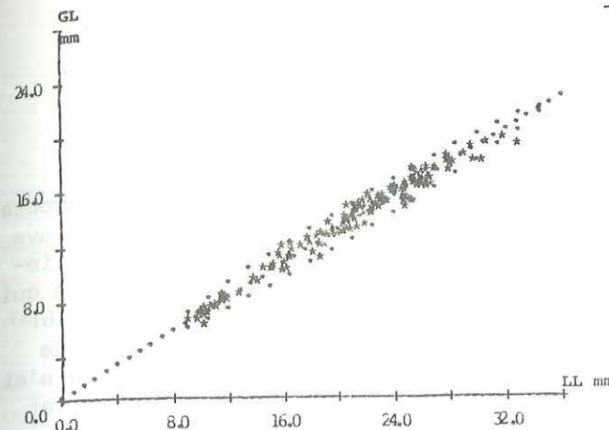


Fig. 45 -

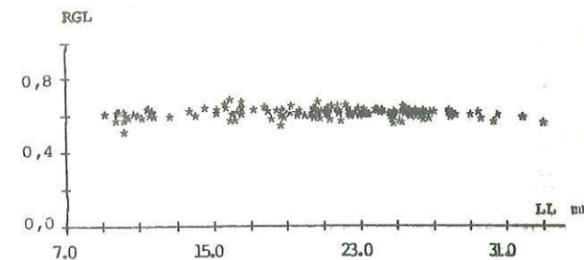


Fig. 46 -

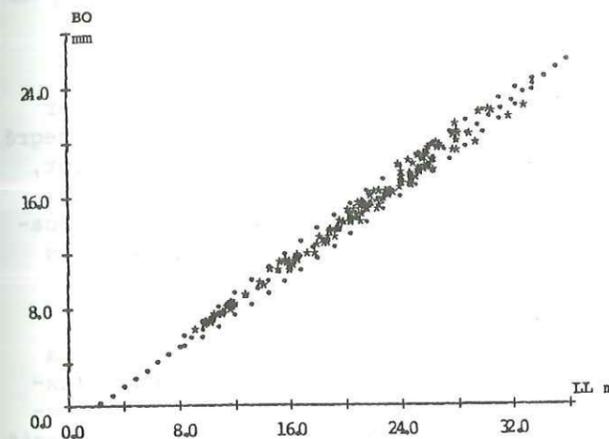


Fig. 47 -

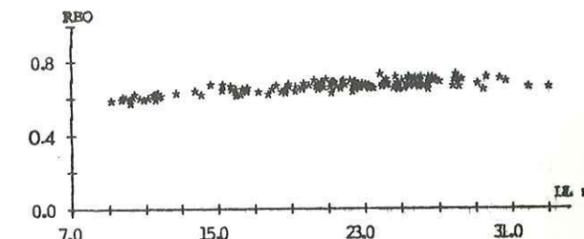


Fig. 48 -

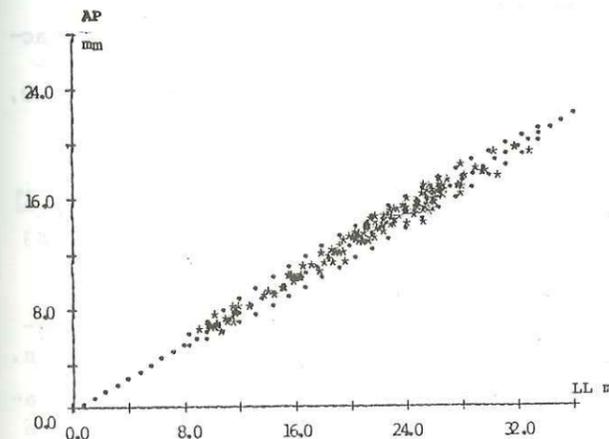


Fig. 50 -

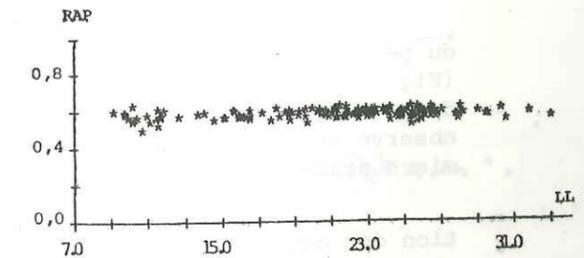


Fig. 51 -

DIAGRAMMES DE DISPERSION DE LA GRANDE LARGEUR, DE LA BOUCHE, DE L'APEX ET DE LEURS POSITIONS RELATIVES EN FONCTION DE LA LONGUEUR.

. Premier stade . Au cours de ce premier stade le périprocte est animé d'un rapide mouvement relatif en direction de l'ambitus. On retrouve ici la tendance à l'exocyclisme générale chez les Echinides Irréguliers. L'importance de ce déplacement explique le caractère allométrique des relations qui lient la position du périprocte à la longueur ou à la hauteur (Fig. 53, p. 61 et 54, p. 61). L'analyse mathématique de ces variations peut être abordée de diverses manières qui ont été exposées en détail par J. THIERRY (1978). Je n'ai, toutefois, envisagé ici que les ajustements à des fonctions exponentielles et polynomiales (Fig. 55).

$PP = -0,0332 HT^2 + 1,023 HT - 0,692$	$PP = -0,0139 LL^2 + 0,65 LL - 0,635$
$PP = 1,28 HT^{0,67}$	$PP = 0,85 LL^{0,72}$

Fig. 55 : REGRESSIONS CURVILINEAIRES DE LA POSITION DU PERIPROCTE.

Les régressions polynomiales ont été calculées selon le processus défini par SNEDECOR et COCHRAN en 1967. Elles sont significatives jusqu'au quatrième degré pour les longueurs et jusqu'au troisième degré pour les hauteurs ; cependant, pour ne pas alourdir l'expression des relations, je me suis limité au calcul des termes quadratiques qui seuls sont hautement significatifs, donc à l'équation d'une parabole. Les ajustements aux fonctions puissance ont été établis à partir des dispersions en coordonnées logarithmiques (Fig. 56, p. 61).

Ces deux modèles épousent bien la courbure des nuages de points (Fig. 53, p. 61 et 54, p. 61). La parabole rend cependant mieux compte de la distribution - surtout pour les extrémités de la dispersion - alors que l'expression exponentielle assure une meilleure liaison avec la régression du second lot (voir ci-dessous), elle est en outre d'un usage plus simple. Il serait donc très délicat de vouloir faire un choix entre ces deux expressions analytiques et aucune d'entre elles ne sera préférentiellement retenue.

Si on se replace au niveau de l'analyse univariée de la position du périprocte (paragraphe 3, p. 44) on peut faire la constatation suivante. Le déplacement du périprocte au cours du premier stade, qui implique un ressèment des effectifs pour les classes concernées par l'allométrie, explique que la crise de croissance ne soit pas décelable sur l'histogramme de PP. L'accélération due à la crise est compensée par l'allométrie qui joue en sens inverse et la distribution de PP apparaît, de ce fait, comme gaussienne (Fig. 29, p. 46).

. Deuxième stade . Durant ce deuxième stade le déplacement du périprocte s'harmonise avec la croissance en hauteur :  $PP = 0,55 HT + 0,143$  (Fig. 53, p. 61) et devient, de ce fait, légèrement disharmonique avec celle de la longueur :  $PP = 0,44 LL - 1,329$  (Fig. 54). DEVRIES (1960d) avait déjà observé un ralentissement sensible du déplacement du périprocte après les premiers stades de la croissance, chez *Hemiaster africanus* du Turonien de l'Aurès.

La définition de ces deux stades est étroitement liée à la fabrication des assules de l'interambulacre 5 (voir paragraphe 3, p. 52). La phase de migration allométrique du périprocte coïncide exactement à la période de la croissance durant laquelle s'élaborent de nouvelles plaques qui repoussent alors l'anus en direction de l'ambitus. A partir du moment où le nombre de plaques dorsales se fixe (à 6 ou à 7) la position relative du périprocte sur la hauteur se stabilise. La légère disharmonie que l'on observe en fonction de la longueur

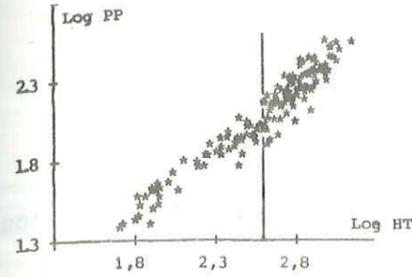


Fig. 52 - DISPERSION DE Log PP EN FONCTION DE Log HT ; SEPARATION DE LA POPULATION EN DEUX LOTS

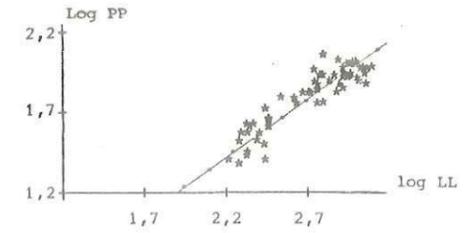


Fig. 56 - DISPERSION DE Log PP EN FONCTION DE Log LL ; JEUNES INDIVIDUS

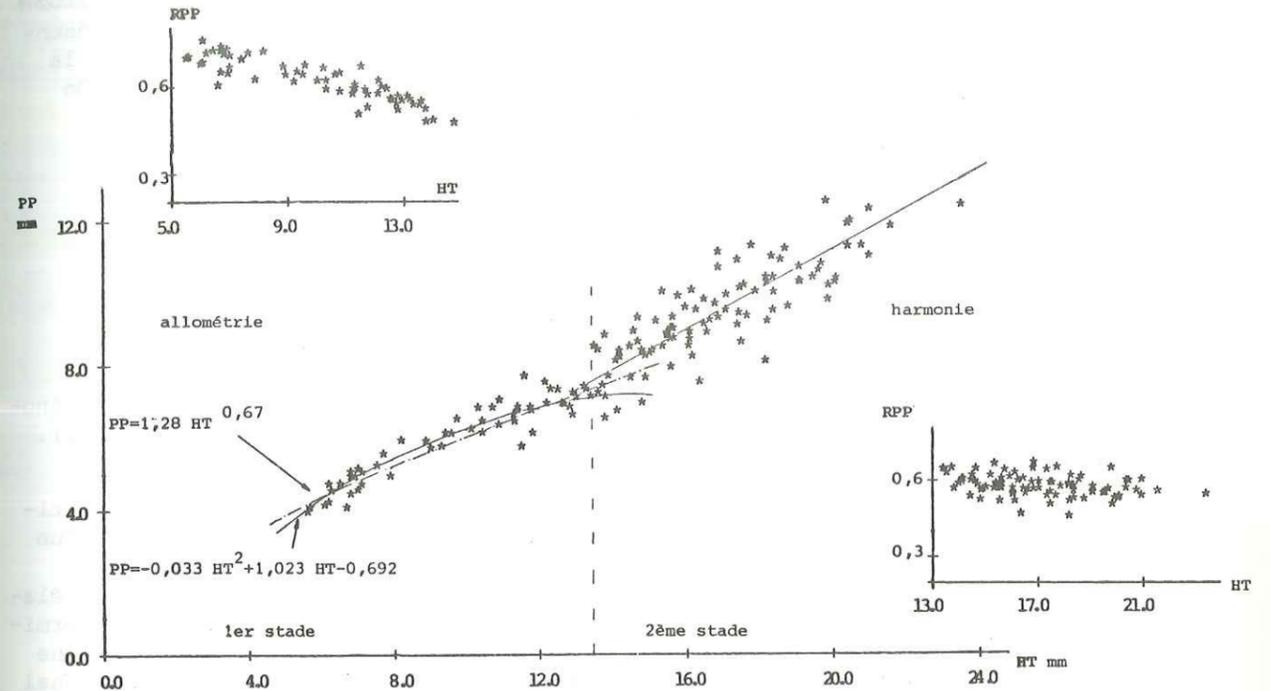


Fig. 53 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE PP EN FONCTION DE HT ; DISTINCTION DES PHASES ALLOMETRIQUE ET HARMONIQUE

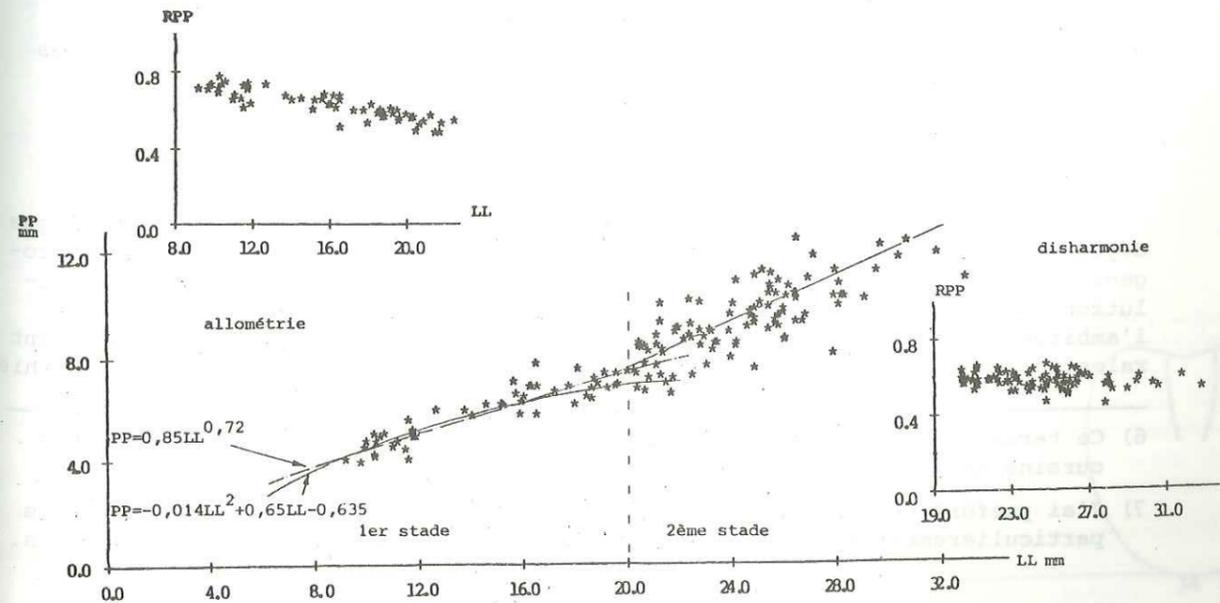


Fig. 54 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE PP EN FONCTION DE LL ; DISTINCTION DES PHASES ALLOMETRIQUE ET DISHARMONIQUE

n'est alors que l'expression de la plus grande vitesse de gonflement de l'oursin dans le sens vertical.

LE MODELE DE CROISSANCE

Un modèle synthétique de la croissance de *Toxaster granosus kiliani* peut alors être construit à partir de l'ensemble des faits observés et présentés ci-dessus. La concordance de certains événements ou processus suggère la détermination de différents stades au cours de l'ontogénie postlarvaire. On peut en distinguer trois (Fig. 57, p. 63) :

- stade juvénile (jusqu'à LL = 16 mm)
- stade préadulte<sup>6</sup> (de LL = 16 à 20 ou 21 mm)
- stade adulte<sup>7</sup> (au-delà de 20 ou 21 mm).

1. Stade juvénile

Biologiquement, il commence avec la fin de la vie larvaire (echinopluteus) et s'achève à la maturation sexuelle (ouverture des pores génitaux). Il correspond donc à la période immature de la vie de l'oursin.

Pendant ce premier stade l'élaboration de nouvelles plaques participe activement à la croissance du test. La forme générale de l'oursin évolue peu (croissance en hauteur harmonique). Par contre on assiste à une rapide migration de l'anus en direction de l'ambitus. Les nouvelles assules qui s'élaborent au niveau de l'apex repoussent progressivement le périprocte et déterminent ainsi le caractère allométrique de sa position sur la hauteur. La bouche se déplace lentement vers l'avant et commence à prendre un pourtour pentagonal qui ne sera cependant définitivement acquis que beaucoup plus tard.

La fin de ce stade juvénile est marquée par la crise de croissance qui, tout en respectant le caractère des relations qui lient entre eux les paramètres, correspond à une accélération momentanée du développement, donc du gonflement de l'oursin. Cette crise coïncide avec la différenciation des pores ambulacraires qui deviennent plus allongés et avec le taux de fabrication des plaques le plus élevé. Elle s'achève par la maturation des pores génitaux.

2. Stade préadulte

Ce deuxième stade assure la transition avec l'état adulte. Bien que déjà mature le jeune échinide n'a pas encore abandonné tous les processus ontogéniques du stade juvénile. En particulier la forme générale conserve son évolution homothétique et le périprocte continue sa migration allométrique vers l'ambitus. Par contre l'élaboration de nouvelles plaques s'est considérablement ralentie, elle cessera avec le stade suivant. Une légère tendance à la néoténie

6) Ce terme n'a pas ici son sens embryologique classique mais caractérise des oursins non encore adultes déjà matures.

7) J'ai préféré ne pas employer ici les termes de néanique et d'éphébie plus particulièrement réservés à la définition de la croissance des céphalopodes.

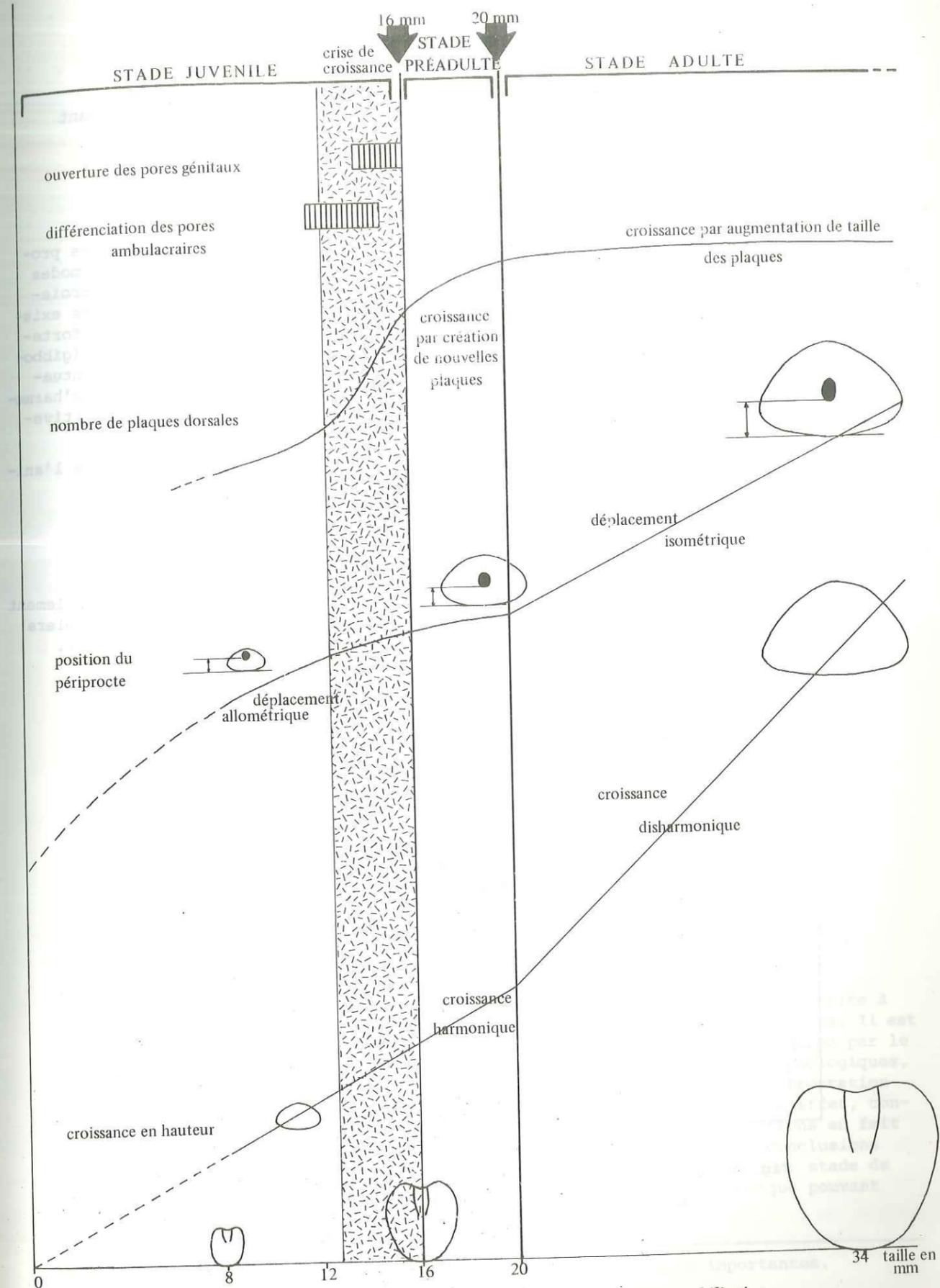


Fig. 57-Les processus ontogéniques majeurs chez *Toxaster granosus kiliani*.

s'exprime donc chez *T. granosus kiliani* puisque l'oursin est mature avant d'avoir atteint le stade adulte.

### 3. Stade adulte

Ce dernier stade est caractérisé par l'abandon définitif des processus ontogéniques du stade juvénile et par l'acquisition de quelques modes de croissance originaux. La création de nouvelles plaques cesse et la croissance du test ne se fait plus que par augmentation de taille des plaques existantes. La forme générale évolue en acquérant une croissance verticale fortement disharmonique qui détermine une variation du profil des échinides (gibbosité importante des plus gros individus) et qui s'accompagne d'une accentuation de la troncature arrière. Par contre le déplacement du périprocte s'harmonise avec la croissance en hauteur. Quant au péristome il affirme définitivement son pourtour pentagonal.

Ces modalités de croissance se perpétuent jusqu'à la mort de l'animal dans la mesure où aucun facteur limitatif ne semble intervenir.

### 4. Validation du modèle par l'analyse multivariée

La distinction de ces trois stades ontogéniques est remarquablement confirmée par l'analyse en composantes principales qui, sur les deux premiers axes principaux, différencie les points individus en trois lots (Fig. 58).

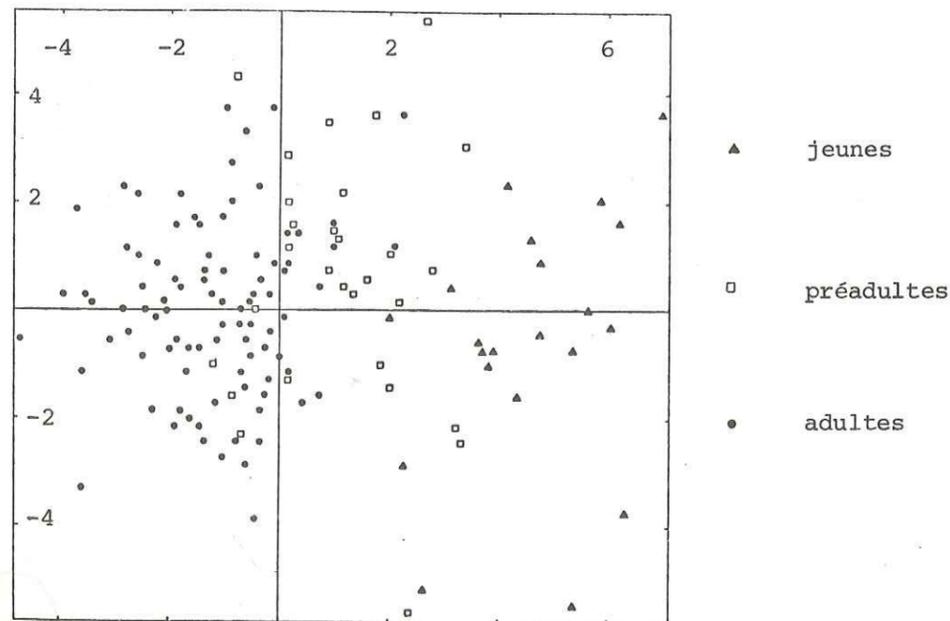


Fig. 58 : PROJECTION DES 150 POINTS INDIVIDUS DE *T. GRANOSUS KILIANI* DE LA BASTIDE DE LA COLLE EN FONCTION DES PREMIERE ET DEUXIEME COMPOSANTES PRINCIPALES.

Cette analyse a été réalisée à partir des sept indices de forme et de position calculés pour être indépendants de la taille. La ségrégation ainsi opérée reflète donc exclusivement les variations morphologiques qui apparaissent au cours de la croissance et qui progressivement, à travers trois stades successifs, font évoluer l'oursin vers un adulte aux proportions très différentes de celles du jeune. Analytiquement on constate que la discrimination s'effectue essentiellement sur la première composante qui représente 34% de la variation totale et sur laquelle interviennent les indices RBO, RPP, AMB et GIB (Fig. 59) qui, tout à fait logiquement, sont ceux pour lesquels avait été constatée une disharmonie ou une allométrie lors de l'étude de la croissance relative<sup>8</sup>.

COMPOSANTES PRINCIPALES	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
AMB	-0,7256	0,1412	0,3079
GIB	-0,6134	0,0742	-0,1034
RPP	0,7816	-0,0399	-0,2353
RBO	-0,8055	0,1898	0,0475
RAP	-0,4154	-0,5188	-0,7228
RGL	-0,1181	0,7572	-0,6197
AGL	-0,2111	-0,9759	-0,0410
POIDS DE LA COMPOSANTE	34,19	26,54	15,31
POIDS CUMULE	34,19	60,73	76,04

Fig. 59 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES : VECTEURS PROPRES.

### CONCLUSION

La révélation de processus ontogéniques aussi complexes incite à une grande prudence dans la comparaison de populations paléontologiques. Il est en effet indispensable de bien faire la part des modifications induites par le phénomène de croissance avant de conclure, au vu de variations morphologiques, à des différences d'ordre taxinomique, écologique ou autre. La confrontation de populations spatialement ou temporellement différentes peut, en effet, conduire à interpréter comme écologiques ou phylogéniques des variations en fait liées à la croissance. On ne pourra, en toute rigueur, tirer de conclusions que si les représentants des populations concernées en sont au même stade de leur développement, les paramètres dont la variation est harmonique pouvant toutefois être utilisés dans tous les cas.

8) Seul AMB n'avait pas montré de variations ontogéniques importantes.

INTRODUCTION SYSTÉMATIQUE

POSITION SYSTEMATIQUE DU GENRE *TOXASTER*

Au cours de l'histoire de l'échinologie de nombreuses classifications ont été élaborées par les différents auteurs. Elles s'appuient toutes sur les mêmes caractères morphologiques et ne diffèrent que dans leurs détails. Deux d'entre elles sont récentes et intègrent les dernières connaissances acquises : celle de T. MORTENSEN (1951) et celle utilisée par R.C. MOORE (1966). Cette dernière est peut être plus proche de la réalité phylétique, mais elle est plus complexe et, dans un souci de simplicité, j'ai préféré retenir celle de MORTENSEN. Dans cette monographie la position systématique du genre *Toxaster* est celle-ci.

- Embranchement : *Echinodermata*
- Classe : *Echinoidea* LESKE, 1778
- Sous-classe : *Irrégularia* LATREILLE, 1825
- Ordre : *Spatangoïda* AGASSIZ, 1840
- Sous-Ordre : *Amphisternata* MORTENSEN, 1907
- Famille : *Toxasteridae* LAMBERT, 1920
- Genre : *Toxaster* AGASSIZ, 1840

ORDRE SPATANGOÏDA AGASSIZ, 1840

. Description

Test ovale souvent cordiforme ; interambulacre 5 se développant en plastron à la face inférieure ; péristome variable, généralement labié ; phyllodes peu développés ; appareil masticateur toujours absent ; ambulacres souvent pétaloïdes.

. Subdivisions

D'après la structure du plastron MORTENSEN a distingué trois sous-ordres majeurs : les *Protosternata* dont le plastron est rudimentaire avec des plaques sternales non différenciées ; les *Meridosternata* et les *Amphisternata* au plastron adjacent avec respectivement une ou deux sternales différenciées.

SOUS-ORDRE AMPHISTERNATA MORTENSEN, 1907

. Description

Echinides au plastron déjà bien différencié avec un labre qui est en contact avec deux plaques sternales. Généralement les fascioles existent et leur position est très stable.

. Historique

Le terme d'amphisterne fut employé pour la première fois par LOVEN (1883) en tant que qualificatif d'une structure de plastron. Il fut repris dans le même sens par LAMBERT en 1893 et ce n'est qu'en 1907 que MORTENSEN en fit une entité taxinomique rigoureusement établie.

. Subdivisions

Ce sous-ordre, le plus important des *Spantagoïda*, comprend treize familles qui se distinguent essentiellement par les caractères du péristome, du plastron, des fascioles et de l'apex.

FAMILLE TOXASTERIDAE LAMBERT, 1920

. Description

La morphologie des *Toxasteridae* est assez variable, en général "le test est peu élevé, ordinairement subcordiforme, à pétales pairs plus ou moins flexueux et péristome subpentagonal". (LAMBERT et THIERY, 1924, p. 435). L'apex est ethmophracte et il n'y a jamais de fascioles (échinides adètes).

. Subdivisions

Si d'après LAMBERT et THIERY (1924) les *Toxasteridae* regroupaient des genres uniquement fossiles et primitifs, MORTENSEN a élargi la famille à d'autres genres, y compris des formes actuelles (*Isopatagus*). Cette famille comprend maintenant neuf genres dont *Toxaster*.

GENRE TOXASTER AGASSIZ, 1840

. Espèce type

L'origine de la nomenclature binominale datant de 1757 l'espèce *Echinospatagus cordiformis* BREYNIUS, 1732 est invalide en raison de sa date de publication et l'espèce type du genre doit être *Spatangus retusus* LAMARCK, 1816.

. Synonymie

- Echinospatagus* BREYNIUS, 1732
- Toxaster* AGASSIZ, 1840, p. 15
- (pars.) *Spatangus* LAMARCK, 1840, p. 321
- Echinospatagus* d'ORBIGNY, 1853, p. 151
- Toxaster* DESOR, 1858, p. 350
- Echinospatagus* de LORIOU, 1873, p. 340
- Miotoxaster* POMEL, 1883, p. 44
- Toxaster* SAVIN, 1902, p. 4
- Toxaster* SAVIN, 1905, p. 18
- Toxaster* (*Miotoxaster*) SAVIN, 1905, p. 24
- Pliotoxaster* FOURTEAU, 1907, p. 140
- Toxaster* (*Pliotoxaster*) LAMBERT, 1919, p. 27
- Toxaster* LAMBERT, 1920, p. 4
- Toxaster* (*Miotoxaster*) LAMBERT, 1920, p. 16
- Toxaster* (*Pliotoxaster*) LAMBERT, 1920, p. 18
- Toxaster* LAMBERT et THIERY, 1924, p. 435
- Toxaster* (*Miotoxaster*) LAMBERT et THIERY, 1924, p. 436
- Toxaster* (*Pliotoxaster*) LAMBERT et THIERY, 1924, p. 437
- Toxaster* MORTENSEN, 1951, p. 340
- Toxaster* PETITOT, 1959, p. 135
- Toxaster* DEVRIES, 1960, p. 13
- Toxaster* LOBACHEVA, 1961
- Toxaster* THEVENIN, 1963, p. 74
- Toxaster* FISCHER in MOORE, 1966, p. 551
- Toxaster* REY, 1972, p. 438

. Description

Oursins de taille petite à moyenne ; test cordiforme échancré à l'avant par un sillon ambulacraire plus ou moins profond ; face inférieure plane, face supérieure convexe ; ambulacres pairs longs, ouverts distalement et quelquefois flexueux ; périprocte au sommet de la troncature arrière ; péristome subpentagonal excentrique en avant.

. Historique du genre

Depuis sa création en 1840, le genre *Toxaster* a été l'objet de nombreuses controverses nées de l'utilisation par A. d'ORBIGNY (1853) du vieux terme *Echinospatagus* (parfois orthographié *Echinospatangus* par certains auteurs) de BREYNIUS (1732). Mais BREYNIUS incluait sous ce nom des formes aussi différentes que des *Echinocardium*, des *Toxaster*, des *Micraster* ... La démarche qu'AGASSIZ suivit en isolant le genre *Toxaster* était donc tout à fait légitime ; DESOR (1858, p. 351), puis LAMBERT (1920b, p. 5) et enfin MORTENSEN (1951, p. 343) réhabilitèrent à juste raison le nom de *Toxaster*. Mais entre temps les échinologistes s'étaient partagés entre tenants de chaque terme, introduisant complexité et confusion dans la synonymie.

. Subdivisions

Ce genre a été scindé en plusieurs groupes qui ont vécu des fortunes assez semblables. POMEL (1883), puis FOURTEAU (1907) créèrent respectivement les genres *Miotoxaster* et *Pliotoxaster* que LAMBERT, arguant de la précarité des caractères distinctifs utilisés, ramena à des sous-genres (1920b, p. 16, p. 19) qu'il ne conserva "que pour faciliter le classement d'espèces devenues assez nombreuses". Par la suite, en 1931, il les condamna après avoir constaté l'existence de formes de transition mais réunit, par contre, les espèces primitives à ocellaire IV inserte dans un nouveau sous-genre *Eotoxaster*<sup>9</sup> que DEVRIES (1960a) utilisa conjointement avec *Pliotoxaster* et *Toxaster* s.str. En 1951, MORTENSEN se montra très prudent vis-à-vis de ces subdivisions et rejoignit le parti de J. LAMBERT en refusant de leur conférer la valeur de sous-genres et en acceptant, tout au plus, de les utiliser comme sections du genre *Toxaster*. C'est ce dernier point de vue que j'ai adopté dans ce travail.

Le genre *Toxaster* est très riche en espèces. Il a, en effet, été abusivement morcelé par la procédure typologiste de la plupart des anciens auteurs et DEVRIES (1960, p. 28) avait déjà recensé cinquante trois espèces auxquelles il faut maintenant adjoindre :

- Toxaster balkhanensis* LOBACHEVA, 1961
- Toxaster casterasi* REY, 1972
- Toxaster lafittei* DEVRIES, 1960
- Toxaster mattaueri* DEVRIES, 1960
- Toxaster sanchuensis* TANAKA, 1965
- Toxaster turkmenicus* LOBACHEVA, 1961

9) Ce regroupement est dépourvu de signification puisque, comme je l'observe par la suite, la structure de l'apex est variable au sein d'une population monospécifique.

TOXASTER GRANOSUS (D'ORBIGNY) 1853

L'espèce *Echinospatagus granosus* (*Toxaster granosus* AUCT.) a été définie en 1853 par A. d'ORBIGNY pour des individus du Valanginien de Ste Croix (canton de Vaud, Suisse). Depuis, les auteurs y ont rattaché plusieurs "variétés" d'origines très diverses.

En 1895, J. LAMBERT définit ainsi un variété *kiliani* pour les importantes populations du Valanginien à "Spatanges" des environs de Moustiers Ste Marie et de Castellane. Cette variété fut promue au rang d'espèce par L. SAVIN (1902) avant que LAMBERT lui-même ne la ramène au rang de variété (1931).

En 1920, LAMBERT établit une nouvelle espèce : *Toxaster holasteroïdes*, dont il fit en 1931 la variété africaine du *T. granosus*.

Enfin, S.V. LOBACHEVA (1961) définit la variété *kouensis* pour vingt deux exemplaires du Valanginien du Kopet-Dag.

L'utilisation du terme de variété apparaît cependant impropre à la dénomination des quatre groupes définis ci-dessus. Au premier abord, leur signification semble spatiale et leur large éventail de répartition incite à les considérer comme des sous-espèces géographiques. Cependant, j'ai rencontré deux d'entre eux - *T. granosus granosus* et *T. granosus kiliani* - dans des niveaux superposés du Néocomien de l'arc de Castellane. Faut-il alors parler de sous-espèces chronologiques, ou ces formes sont-elles étroitement liées au milieu? Cette situation pose le problème de la validité et de la nature de ces taxons. La clef du problème nécessite une connaissance complète des données stratigraphiques et sédimentologiques et le manque de précision des anciens auteurs dans ces domaines empêche toute conclusion certaine. Pour le moment, il est donc préférable de conserver l'indépendance des quatre termes en laissant en suspens le problème de leur déterminisme, et compte tenu de la similitude des formes, il serait préférable de remplacer le terme de variété par celui de sous-espèce, les patronymes de chacune d'entre elles devenant alors :

- Toxaster granosus granosus* (ORBIGNY A. d')
- Toxaster granosus kiliani* (LAMBERT J.)
- Toxaster granosus holasteroïdes* (LAMBERT J.)
- Toxaster granosus kouensis* (LOBACHEVA S.V.)

I - TOXASTER GRANOSUS GRANOSUS (d'ORBIGNY, 1853)

-Planche 1, Figure 1 à 10-

SYNONYMIE

- type - 1853 - *Echinospatagus granosus* d'ORBIGNY, p. 153, pl. 839
- 1858 - *Toxaster granosus* (d'ORBIGNY), DESOR, p. 352
- 1873 - *Echinospatagus granosus* (d'ORBIGNY), de LORIOL, p.341, pl.28, fig. 6-8
- 1889 - *Echinospatangus granosus* (d'ORBIGNY), LAMBERT, p. 56, in litteris
- 1920 - *Toxaster granosus* (d'ORBIGNY), LAMBERT, p. 9

- 1960 - *Toxaster granosus* (d'ORBIGNY), DEVRIES, p. 18, pl. 3, fig. 9-16
- 1963 - *Toxaster granosus* (d'ORBIGNY), THEVENIN, p. 76
- 1965 - *Toxaster granosus* (d'ORBIGNY), HUMBERT, p. 63, in litteris
- non - 1972 - *Toxaster granosus* (d'ORBIGNY), REY, p. 444, fig. 131-133, pl. 19, fig. 1-2

DESCRIPTION

+ Forme

Test cordiforme assez volumineux, à peine moins large que long, élargi à l'avant, rétréci et tronqué à l'arrière. Face supérieure faiblement et régulièrement convexe jusqu'à la troncature arrière. Face inférieure sensiblement plane excepté un léger renflement au niveau du plastron. Sillon ambulacraire antérieur peu profond (fig. 60 a,b et c, p. 73).

+ Périprocte

Ovale, il est situé au sommet de la troncature arrière.

+ Péristome

Il est pentagonal et excentré vers l'avant.

+ Appareil apical

Généralement situé en avant du sommet de l'oursin il est compact ou légèrement allongé. Sa structure est variable avec une ocellaire IV insérée ou exserte selon les individus (Fig. 60 e et f, p. 73).

+ Ornementation

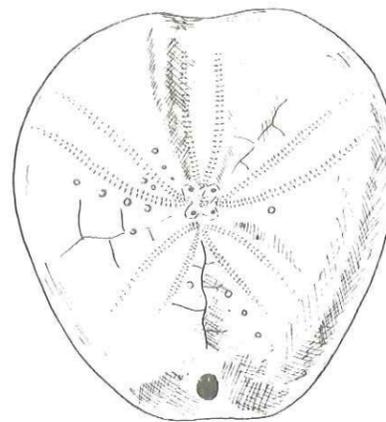
Elle est assez discrète et souvent peu visible en raison du polissage du test par le décapage. Les deux rangées de tubercules internes à l'ambulacre impair décrites sur le type de d'ORBIGNY n'ont jamais pu être bien observées et la granulation antérieure reste assez peu développée.

+ Ambulacres

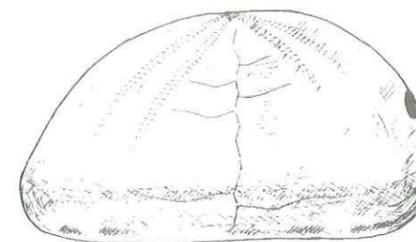
Les ambulacres pairs sont à fleur de test, ouverts, arqués mais non sinueux. Le bibium est souvent assez éloigné du trivium, les deux ambulacres pairs postérieurs se rejoignant nettement en arrière de l'apex. Les pores ambulacraires sont faiblement allongés, petits, étroitement rapprochés dans chaque zygopore et sensiblement identiques dans les cinq ambulacres. Chaque zygopore, serré le long de la suture adradiale, détermine par sa position un hiatus entre les deux branches de l'ambulacre qui paraissent ainsi largement espacées. Souvent les pores d'un même zygopore sont inégaux, l'interne à l'ambulacre étant alors légèrement plus court. Cette dissymétrie peut s'accompagner d'une disposition en léger chevron dans l'ambulacre impair. Enfin, les branches postérieures des ambulacres pairs antérieurs (IIa et IVb) ont quelquefois des pores plus gros. (Fig. 60d, p. 73).

MATERIEL

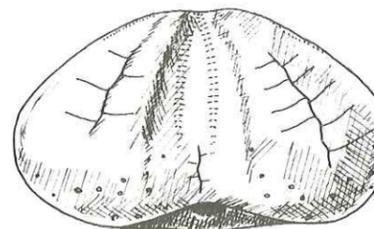
Dans la région prospectée *Toxaster granosus granosus* offre une répartition spatiale très changeante. Souvent timidement représentée dans les gisements du domaine néritique (La Martre, Point Sublime ...) cette sous-



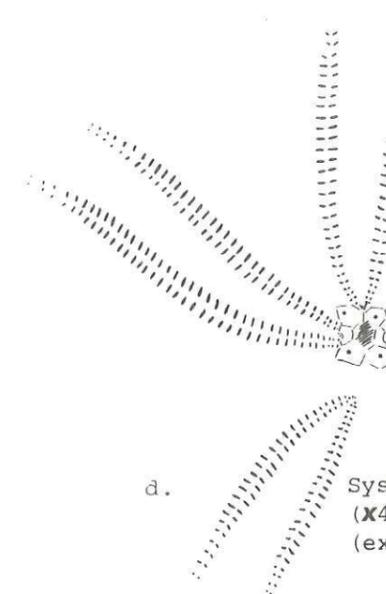
a. face apicale



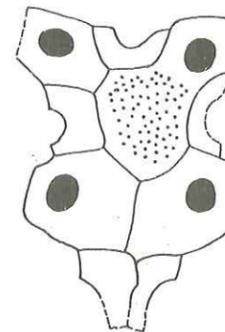
b. profil latéral gauche



c. profil antérieur



d. Système ambulacraire (X4 environ) (exemplaire AL92)



e. apex à ocellaire IV insérée (X15) (exemplaire AL494)



f. apex à ocellaire IV exserte (X15) (exemplaire AL472)

Fig. 60 - TOXASTER GRANOSUS GRANOSUS (D'ORBIGNY)

espèce devient abondante voire même très abondante quand on aborde la province hémipélagique (Carajuan et surtout les Allaves). Stratigraphiquement elle se cantonne dans le Valanginien inférieur, essentiellement dans les niveaux 5 et 6 (zone à Campylotoxum).

ETUDE D'UN ECHANTILLON DU NIVEAU 5

Les vastes affleurements du niveau 5 des Allaves ont fourni le plus important échantillon de *T.granosus granosus*. La qualité de l'affleurement a permis d'un recenser plus de trois cents exemplaires dont cent cinq ont fait l'objet de mesures. C'est donc cet échantillon qui a été retenu pour l'étude biométrique d'autant plus que la nature lithologique assez carbonatée des niveaux fossilifères a favorisé la conservation des échinides qui, par ailleurs, ont souvent été bien dégagés par l'érosion. Les individus recueillis sont fréquemment de grande taille et les formes juvéniles rares (12% seulement des exemplaires ont moins de 20 mm). Je dispose donc, dans ce niveau, d'une population presque exclusivement adulte.

La récolte ayant pu être effectuée banc par banc j'ai distingué deux lots stratigraphiquement superposés afin de déceler d'éventuelles modifications morphologiques entre les oursins de la base et ceux du sommet de la formation.

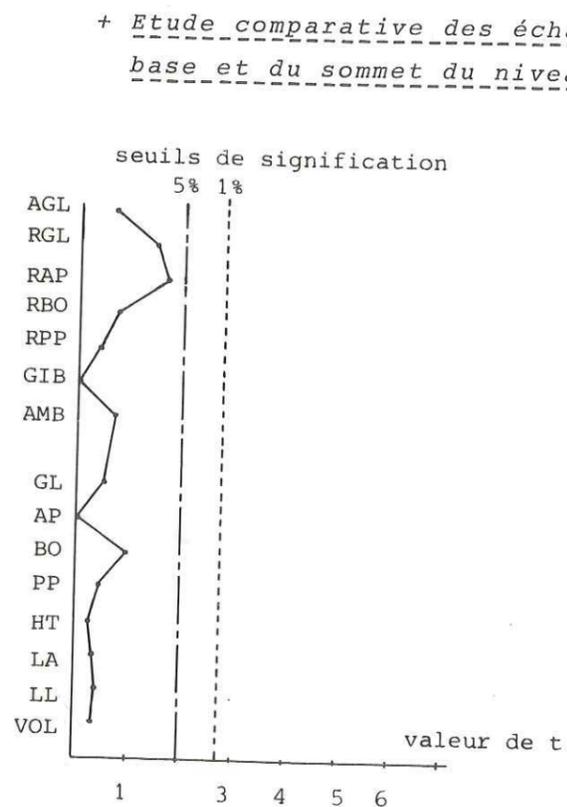


Fig. 61 - COMPARAISON STATISTIQUE DES ECHANTILLONS DE *T.GRANOSUS GRANOSUS* DE LA BASE ET DU SOMMET DU NIVEAU 5 (LES ALLAVES).

La démarcation entre les deux lots a été arbitrairement définie au sein de l'alternance calcaréo-marneuse du niveau 5. La seule exigence respectée a été l'approximative équivalence numérique entre les deux sous-échantillons obtenus, ceci afin de faciliter les comparaisons statistiques. Le lot de base regroupe ainsi 29(21)<sup>10</sup> exemplaires et celui du sommet en compte 27(23)<sup>11</sup>. Des comparaisons de moyennes (tests t de STUDENT) ont été effectuées entre ces deux groupes pour chacun des sept paramètres mesurés et des huit indices calculés. Les résultats de ces comparaisons sont regroupés sur le profil statistique de la figure 61. Les deux lots y apparaissent remarquablement semblables puisque le seuil de signification de 5% n'est atteint par aucun caractère.

L'analyse factorielle en composantes principales effectuée sur les sept paramètres confirme cette homogénéité avec une projection sur les deuxième et troisième axes principaux où il est impossible de distinguer l'un ou l'autre des échantillons au sein du nuage des points individus (Fig. 62).

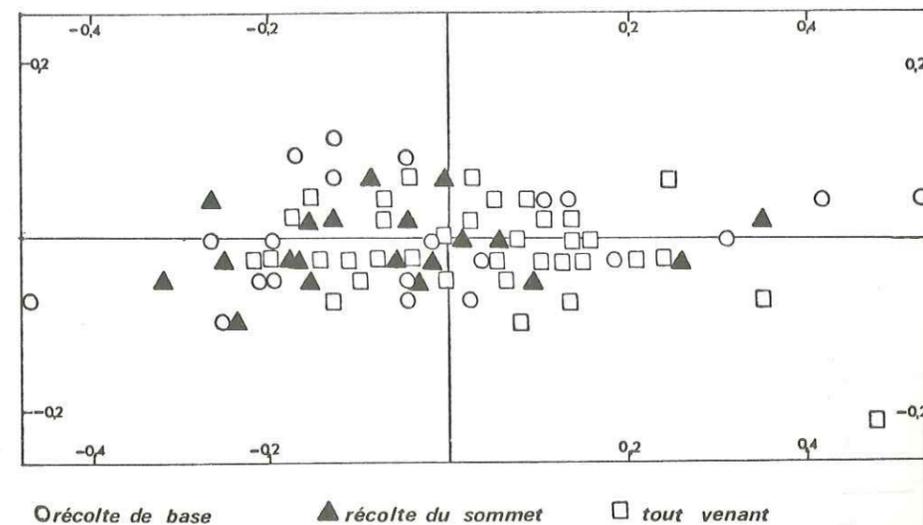


Fig. 62 - PROJECTION SUR LES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES PRINCIPALES DES POINTS INDIVIDUS DE *T.GRANOSUS GRANOSUS* DU NIVEAU 5 DES ALLAVES (ANALYSE EFFECTUEE SUR LES INDICES).

- 10) Le premier chiffre indique le nombre de *Toxaster* qui ont fait l'objet de mesures complètes (7 paramètres), le second (entre parenthèses) concerne les individus sur lesquels seuls certains caractères ont pu être mesurés.
- 11) Le cumul des deux lots ne correspond pas à l'échantillon de départ de cent cinq individus car une fraction de cet échantillon, collectée dans le réseau de drainage de l'affleurement, constitue un tout venant non rattaché à un niveau précis.

Remarque : La taille qui traduit 95,6% de la variation totale sort sur le premier axe et rend, de ce fait, inutilisable toute projection dans un plan contenant cet axe le long duquel les nuages de points sont considérablement aplatis. Toutes les analyses en composantes principales réalisées à partir des paramètres se présenteront avec la même disposition.

La distinction de sous-populations successives à l'intérieur du niveau 5 ne présente donc aucun intérêt paléontologique et la caractérisation biométrique de l'espèce sera effectuée à partir de l'échantillon complet.

+ Etude de l'échantillon complet

. Analyse univariée (Fig. 63)

Paramètres Caractères	M	S <sup>2</sup>	S	S <sub>M</sub>	V%	γ <sub>1</sub>	-	γ <sub>2</sub>	-	χ <sup>2</sup>	v	-
LL	26,70	27,09	5,20	0,51	19,49	-0,317	ns	-0,328	ns	17,75	13	ns
LA	25,18	25,37	5,04	0,49	20,01	-0,294	ns	-0,321	ns	11,57	12	ns
HT	17,36	12,61	3,56	0,35	20,46	-0,435	S	-0,414	ns	15,89	8	S
PP	9,38	3,98	1,99	0,22	21,25	-0,271	ns	-0,176	ns	1,01	3	ns
BO	17,73	13,74	3,71	0,40	20,91	-0,286	ns	-0,379	ns	8,58	8	ns
AP	16,22	10,82	3,29	0,32	20,28	-0,128	ns	-0,125	ns	2,23	7	ns
GL	16,24	10,84	3,29	0,36	20,27	-0,106	ns	-0,406	ns	9,82	7	ns
AMB	0,94	0,00056	0,024	0,0023	2,51	-0,044	ns	0,077	S	5,22	6	ns
GIB	0,67	0,00231	0,048	0,0047	7,18	0,080	ns	-0,292	ns	5,66	12	ns
RPP	0,56	0,00155	0,039	0,0043	7,08	0,028	ns	0,986	S	11,55	7	ns
RBO	0,68	0,00066	0,026	0,0028	3,78	0,223	ns	0,794	ns	10,98	4	S
RAP	0,61	0,00051	0,023	0,0022	3,71	0,277	ns	0,240	ns	2,06	4	ns
RGL	0,62	0,00062	0,025	0,0027	3,98	0,050	ns	-0,216	ns	0,60	4	ns
AGL	-0,018	0,00079	0,028	0,0030	-	-0,332	ns	0,994	S	-	-	-
VOL	22,67	19,88	4,46	0,44	19,67	-0,391	S	-0,346	ns	-	-	-

Fig. 63 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DE T.GRANOSUS GRANOSUS DU NIVEAU 5 DES ALLAVES.

Les coefficients de forme (asymétrie γ<sub>1</sub> et acuité γ<sub>2</sub>) restent très proches des valeurs normales, attestant de l'homogénéité de la population. On remarquera toutefois le caractère légèrement mais constamment platykurtique de toutes les courbes directement liées à la taille, ce qui témoigne d'une assez importante variabilité de l'échantillon qui, pourtant, ne renferme presque que des adultes. Il est en fait probable que l'on retrouve ici des variations comparables à celles enregistrées chez *T.granosus kiliiani* dont la morphologie évoluait très sensiblement au cours du stade adulte (cf. ci-dessus, chapitre 6). Les résultats des tests χ<sup>2</sup> confirment le caractère homogène de la distribution de chaque caractère. On enregistre une variabilité de l'ordre de 20% sur les variables dimensionnelles (à cause des fluctuations de taille). Pour les indices, elle est beaucoup plus faible, en particulier pour AMB ; GIB et RPP sont les indices les plus variables.

. Analyse bivariée

L'observation de la matrice des corrélations (Fig. 64) permet de souligner l'importance des liaisons entre caractères dimensionnels. Par contre les indices apparaissent très indépendants entre eux puisque, mise à part la distance apex-grande largeur qui est légèrement corrélée avec la position relative de la plus grande largeur et, dans une plus faible mesure, avec l'indice de position de l'apex, aucun coefficient de corrélation ne dépasse 0,4. Les corrélations entre indices et paramètres de taille restent souvent faibles et seule la position relative de la bouche (RBO) montre une liaison avec la taille (r<sub>RBO-VOL</sub>=0,38 ; r<sub>RBO-BO</sub>=0,50).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
LL															
LA	0,993														
HT	0,939	0,932													
PP	0,902	0,902	0,940												
BO	0,987	0,978	0,945	0,911											
AP	0,983	0,975	0,927	0,883	0,965										
GL	0,983	0,976	0,934	0,879	0,975	0,979									
AMB	0,175	0,289	0,158	0,201	0,175	0,170	0,188								
GIB	-0,015	-0,038	0,317	0,276	0,062	0,0002	0,038	-0,225							
RPP	-0,041	-0,029	-0,082	0,255	-0,017	-0,070	-0,079	0,034	-0,099						
RBO	0,360	0,341	0,421	0,444	0,503	0,310	0,383	-0,123	0,294	0,139					
RAP	0,096	0,096	0,121	0,018	0,010	0,271	0,107	0,0648	0,099	-0,193	-0,223				
RGL	0,055	0,050	0,087	0,019	0,084	0,100	0,233	-0,070	0,147	-0,176	0,213	0,259			
AGL	-0,003	0,003	-0,014	-0,0006	-0,064	0,076	-0,123	0,136	-0,067	0,013	-0,356	0,519	-0,692		
VOL	0,992	0,990	0,972	0,928	0,984	0,977	0,978	0,210	0,091	-0,052	0,379	0,107	0,066	-0,086	

Fig. 64 - MATRICE DES CORRELATIONS DE L'ECHANTILLON LES ALLAVES, NIVEAU 5.

La détermination de quelques droites de croissance complète l'analyse des corrélations (Fig. 65) ; la même démarche sera constamment reprise au cours de ce travail. Les variables seront successivement analysées en fonction de la longueur choisie comme référence (ce choix a été justifié au chapitre 6, p. 54). Le périprocte fera en plus l'objet d'une régression en fonction de la hauteur afin de mieux déterminer son comportement sur l'axe vertical.

Paramètres Caractères	Equation de la régression	Sb	Da%	r	test z sur r
LA-LL	LA = 0,97 LL - 0,67	0,0114	2,39	0,993	HS
HT-LL	HT = 0,68 LL - 0,86	0,0229	6,92	0,939	HS
PP-LL	PP = 0,39 LL - 0,79	0,0183	8,75	0,902	HS
PP-HT	PP = 0,57 HT - 0,21	0,0211	7,25	0,940	HS
BO-LL	BO = 0,73 LL - 1,17	0,0127	3,23	0,987	HS
AP-LL	AP = 0,63 LL - 0,66	0,0113	3,62	0,983	HS
GL-LL	GL = 0,65 LL - 0,55	0,0129	3,65	0,983	HS

Fig. 65 - TABLEAU DES REGRESSIONS ET DE LEURS CARACTERISTIQUES  
(ECHANTILLON LES ALLAVES, NIVEAU 5).

. La relation qui lie longueur et largeur est caractérisée par la faiblesse de sa dispersion (Da = 2,39%). En outre son expression, d'ordonnée à l'origine faible traduit une relative constance du coefficient AMB en fonction de la taille. La forme de l'ambitus se révèle donc être un caractère toujours précisément fixé qui, d'autre part, se modifie peu au cours de la croissance, les exemplaires les plus volumineux étant à peine plus courts que les petits (Fig. 66, p. 79). Le coefficient d'allongement moyen de l'échantillon étudié est de 0,94.

. Pour la hauteur la dispersion est sensiblement plus importante, ce caractère apparaissant toujours plus variable. La relation HT-LL, faiblement disharmonique, exprime une légère tendance à une augmentation de la gibbosité pour les gros exemplaires. La gibbosité moyenne de l'échantillon est de 0,67.

. Cette variabilité plus importante de la hauteur transparaît à travers les relations périprocte-longueur et périprocte-hauteur qui sont relativement dispersées. Toutefois dans les limites de son intervalle de fluctuation le périprocte occupe toujours le même emplacement sur la hauteur quelle que soit la taille de l'oursin (relation harmonique). Il s'ouvre approximativement à 56% de la base du test (Fig. 66, p. 79).

. Avec la bouche on retrouve une dispersion très faible. Par contre la relation est nettement disharmonique, traduisant ainsi la migration du péristome vers l'avant. Contrairement à ce qui se passait pour le périprocte, le péristome bien que toujours inscrit, pour une taille donnée, dans un intervalle de fluctuation très étroit, est mobile sur la longueur et se déplace vers l'avant au cours de la croissance. Entre 18mm et 32 mm sa position moyenne sur la longueur passe ainsi de 66% à 70%.

. L'apex et la plus grande largeur présentent des relations presque identiques : imperceptibles disharmonies majorantes faiblement dispersées (Fig. 66, p. 79). Concrètement, apex et plus grande largeur occupent donc, sur la longueur, des positions stables et bien déterminées (RAP = 0,61 et RGL = 0,62).

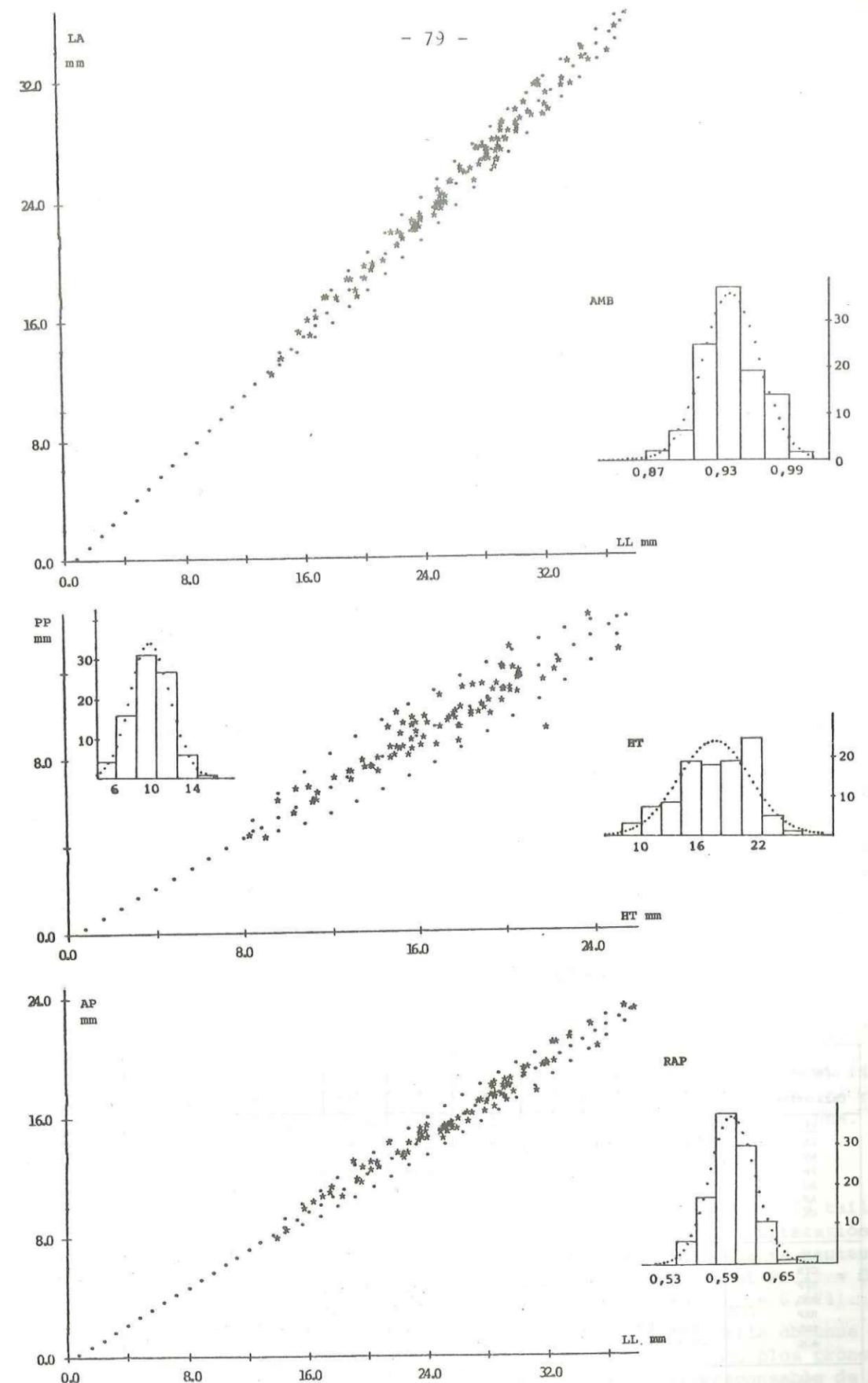


Fig. 66 - DIAGRAMMES DE DISPERSION ET HISTOGRAMMES DE QUELQUES VARIABLES CHEZ  
*T. GRANOSUS GRANOSUS* - (LES ALLAVES, NIVEAU 5).

. Caractères qualitatifs

Seule la structure de l'apex, facilement observable, a permis des dénombrements suffisants (plus de deux cents observations dans l'échantillon étudié).

L'apex de *Toxaster granosus granosus*, bien que le plus souvent étiré, se présente avec une ocellaire IV rentrante ou sortante (Fig. 60e et f, p. 73). Dans l'échantillon du niveau 5 des Allaves 37% des individus réalisent cette dernière structure.

+ Observations particulières

Deux cas tératologiques sont à signaler dans l'échantillon :

- Un individu (AL61) possède une plaque génitale 3 désaxée;
- L'oursin AL18 montre un étranglement au tiers inférieur de l'ambulacre II.

ETUDE D'UN ENCHANTILLON DU NIVEAU 6

Malgré un faciès en principe plus attrayant, puisque plus marneux, le niveau 6 n'abrite aucune population très importante. En effet, dans la plupart des coupes prospectées, notamment à la Martre, au Point Sublime et à Majastres, la récolte s'est limitée à quelques individus dispersés le plus souvent déformés ou brisés. A Carajuan seuls dix sept des trente neuf oursins recensés ont pu être mesurés et ce n'est qu'aux Allaves où le niveau est plus puissant, qu'a pu être réuni un échantillon suffisamment représentatif pour autoriser une analyse biométrique, puisqu'une cinquantaine d'exemplaires, sur la centaine récoltée, a pu faire l'objet de mesures.

Plus encore que dans l'échantillon précédent (Allaves, niveau 5), les individus adultes sont majoritaires et les jeunes très rares puisque le plus petit *Toxaster* observé, d'une taille de 19 mm, devait être presque adulte. Dans l'ensemble, le matériel est bien conservé et les échinides peu déformés.

+ Etude biométrique

. Analyse univariée (Fig. 67)

Paramètres Caractères	M	S <sup>2</sup>	S	S <sub>M</sub>	V%	γ <sub>1</sub>		γ <sub>2</sub>	X <sup>2</sup>	v		
LL	27,41	11,32	3,36	0,48	12,51	-0,296	ns	-0,466	ns	4,99	6	ns
LA	25,76	9,11	3,02	0,43	11,95	-0,432	ns	-0,556	ns	4,87	5	ns
HT	17,21	5,76	2,40	0,34	14,09	-0,580	S	0,099	ns	7,52	4	ns
PP	8,97	2,64	1,62	0,25	18,06	-0,252	ns	-0,529	ns	4,07	3	ns
BO	18,14	7,59	2,75	0,43	15,35	-0,109	ns	-0,526	ns	17,37	4	HS
AP	16,38	4,63	2,15	0,31	13,35	-0,351	ns	-0,238	ns	4,12	3	ns
GL	16,59	5,77	2,40	0,38	14,67	-0,194	ns	-0,373	ns	2,57	3	ns
AMB	0,94	0,00097	0,031	0,0044	3,36	-0,035	ns	-0,587	ns	1,97	5	ns
GIB	0,65	0,00222	0,047	0,0067	7,34	-0,543	S	-0,526	ns	7,16	10	ns
RPP	0,53	0,00216	0,046	0,0073	6,84	-0,064	ns	-0,896	S	13,27	8	ns
RBO	0,67	0,00059	0,024	0,0039	3,68	-0,166	ns	-0,442	ns	1,83	4	ns
RAP	0,60	0,00059	0,024	0,0035	4,05	-0,263	ns	-0,002	ns	2,07	4	ns
RGL	0,61	0,00080	0,028	0,0044	4,59	-0,201	ns	-0,873	S	6,78	4	ns
AGL	-0,016	0,00093	0,030	0,0048		-0,097	ns	-0,826	ns			
VOL	22,97	7,84	2,80	0,40	12,19	-0,506	ns	-0,260	ns			

Fig. 67 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DE *T.GRANOSUS GRANOSUS* DU NIVEAU 6 DES ALLAVES

Les coefficients d'asymétrie et d'acuité apparaissent pour la plupart non différents de zéro. Comme pour le niveau 5, on remarquera le caractère constamment platykurtique des distributions, les coefficients γ<sub>2</sub> étant toujours négatifs (seule la hauteur a un γ<sub>2</sub> positif, mais il est quasiment nul). Le coefficient γ<sub>1</sub> est toujours faiblement négatif, témoignant d'une très subtile mais constante asymétrie dextre des courbes (histogrammes déjetés vers la droite).

Les tests χ<sup>2</sup> confirment le bon ajustement des distributions à la loi Normale, sauf pour la position de la bouche (BO) dont la distribution apparaît curieusement bimodale (Fig. 68). Les autres variables et plus particulièrement leurs diagrammes de dispersion montrent que pour la fraction de l'échantillon sur laquelle BO a été mesuré (40 exemplaires), il y a un déficit en oursins de 26 à 28 mm. Ce manque n'est donc pas spécifique au péristome et seul le caractère aléatoire du découpage en classes le révèle plus particulièrement sur la distribution de BO ; mais la tendance bimodale reste sous-jacente chez tous les caractères dimensionnels. Cependant, compte tenu de la relative faiblesse des effectifs, il ne faut pas voir dans cette bimodalité un signe d'hétérogénéité de la population, d'autant plus que cette tendance est déjà beaucoup moins sensible sur l'échantillon complet de quarante six exemplaires dont l'homogénéité ne peut être mise en question.

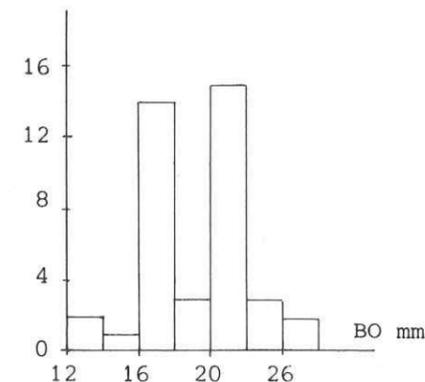


Fig. 68 - DISTRIBUTION DE LA POSITION DE LA BOUCHE CHEZ *T.GRANOSUS GRANOSUS* (LES ALLAVES, NIVEAU 6).

Les coefficients de variabilité des variables dimensionnelles sont très faibles car l'échantillon est composé uniquement d'adultes. Avec les indices, on retrouve une variabilité comparable à celle enregistrée chez d'autres populations.

. Analyse bivariée (Fig. 69, 70)

Elle souligne les liaisons très fortes entre paramètres de taille et l'absence de corrélation entre les autres variables. Seules corrélations susceptibles de retenir l'attention : la liaison entre gibbosité et hauteur (r = 0,551) ou gibbosité et périprocte (r = 0,560), entre RPP et PP (r = 0,626) et celles entre RBO et les variables liées à la taille (r<sub>RBO-VOL</sub> = 0,671).

. La relation longueur-largeur est différente de celle obtenue pour le niveau 5, puisque la disharmonie s'inverse et devient un peu plus prononcée. Cela conduit à un étirement longitudinal des gros oursins, responsable de la corrélation AMB-LL.

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
LL	/														
LA	0,964	/													
HT	0,858	0,845	/												
PP	0,724	0,712	0,882	/											
BO	0,980	0,957	0,909	0,774	/										
AP	0,952	0,902	0,831	0,736	0,925	/									
GL	0,953	0,932	0,810	0,710	0,932	0,936	/								
AMB	-0,294	-0,034	-0,204	-0,204	-0,287	-0,346	-0,288	/							
GIB	0,066	0,038	0,551	0,560	0,165	0,112	0,029	-0,144	/						
RPP	0,068	0,049	0,188	0,626	0,103	0,147	0,131	-0,090	0,324	/					
RBO	0,574	0,588	0,755	0,692	0,722	0,509	0,544	-0,090	0,509	0,220	/				
RAP	0,087	0,026	0,136	0,243	0,079	0,385	0,204	-0,271	0,205	0,285	-0,040	/			
RGL	0,215	0,223	0,158	0,235	0,207	0,297	0,498	-0,075	-0,020	0,243	0,141	0,361	/		
AGL	-0,109	-0,174	-0,042	-0,019	-0,129	0,055	-0,297	-0,197	0,157	0,010	-0,166	0,493	-0,634	/	
VOL	0,974	0,969	0,944	0,807	0,983	0,927	0,927	-0,188	0,247	0,109	0,671	0,068	0,205	-0,110	/

Fig. 69 - MATRICE DES CORRELATIONS DE L'ECHANTILLON LES ALLAVES, NIVEAU 6.

Toutes les autres équations sont caractérisées par de fortes ordonnées à l'origine négatives qui témoignent de la nature disharmonique majorante des régressions. Ces disharmonies traduisent des modifications de forme concomitantes de l'augmentation de taille, modifications d'autant plus remarquables que l'échantillon considéré ne renferme que des adultes. Ainsi, au cours de leur vie adulte, les *T. granosus granosus* du niveau 6 deviennent de plus en plus gibbeux, leur péripacte se déplace vers le haut (ce qui va à l'encontre de l'exocyclisme) et leur péristome migre très rapidement vers l'avant. Seules les positions de l'apex et de la plus grande largeur évoluent peu.

Aucun caractère n'étant stabilisé, il devient alors très difficile de définir une morphologie type de ces *Toxaster* et de chiffrer les positions relatives des différents caractères. Cependant, l'amplitude des variations liées à l'accroissement de taille n'est pas très importante et surtout elle est presque totalement masquée par les fluctuations individuelles qui affectent une taille donnée. Les indices moyens obtenus (Fig. 67, p. 80) peuvent donc être utilisés pour caractériser la population.

Caractères qualitatifs

21% des oursins ont un apex à ocellaire IV insérée, c'est-à-dire nettement plus que pour le niveau 5.

Paramètres Caractères	Equation de la régression	Sb	Da%	r	test z sur r
LA-LL	LA = 0,91 LL + 0,97	0,0354	3,26	0,964	HS
HT-LL	HT = 0,71 LL - 2,32	0,0539	6,86	0,859	HS
PP-LL	PP = 0,46 LL - 3,40	0,0499	10,13	0,726	HS
PP-HT	PP = 0,66 HT - 2,16	0,0497	7,56	0,879	HS
BO-LL	BO = 0,79 LL - 3,10	0,0246	2,75	0,980	HS
AP-LL	AP = 0,64 LL - 1,23	0,0285	3,85	0,954	HS
GL-LL	GL = 0,69 LL - 1,97	0,0323	4,08	0,955	HS

Fig. 70 - TABLEAU DES REGRESSIONS ET DE LEURS CARACTERISTIQUES (ECHANTILLON LES ALLAVES, NIVEAU 6).

+ Observations particulières

Un individu (AL550) présente une anomalie qui affecte la structure de l'appareil apical. Cet oursin, d'aspect assez primitif (sillon ambulacraire antérieur à peine esquissé, ambulacres pairs très droits), présente une extension des pores madréporiques (hydrotrèmes) en dehors de la plaque génitale 2. La génitale 1 est en effet criblée d'une quinzaine de pores (cf. Fig. 122, p.140).

+ Analyse de la variation latérale des faunes

Dans le niveau 6, la faiblesse de la plupart des récoltes limite toute analyse de variation latérale à une simple confrontation entre les Allaves et Carajuan. Les résultats des comparaisons de moyennes, auxquelles je me suis limité, sont regroupés sur le profil statistique de la figure 71 (p.84). Les deux gisements s'y révèlent très semblables en ce qui concerne les caractères dimensionnels. Pour les indices on note quelques différences (GIB, RPP, RBO) qui restent, malgré tout, très modestes.

COMPARAISON NIVEAU 5 - NIVEAU 6

Le passage du niveau 5 au niveau 6 ne marque-t-il chez *T. granosus granosus* par des modifications paramétriques sensibles ? La confrontation entre les faunes de ces deux niveaux a été conduite sur une même verticale - aux Allaves - à partir des deux échantillons les plus importants.

La simple observation visuelle n'a révélée aucune différence sensible entre les deux faunes.

La comparaison statistique, plus performante, a toutefois permis de déceler quelques écarts.

La différence majeure entre les deux populations réside dans la nature des relations qui lient entre eux les paramètres : sensiblement harmoniques, ou faiblement disharmoniques, pour les oursins du niveau 5, ces relations deviennent toutes disharmoniques majorantes au niveau 6. Seule la largeur,

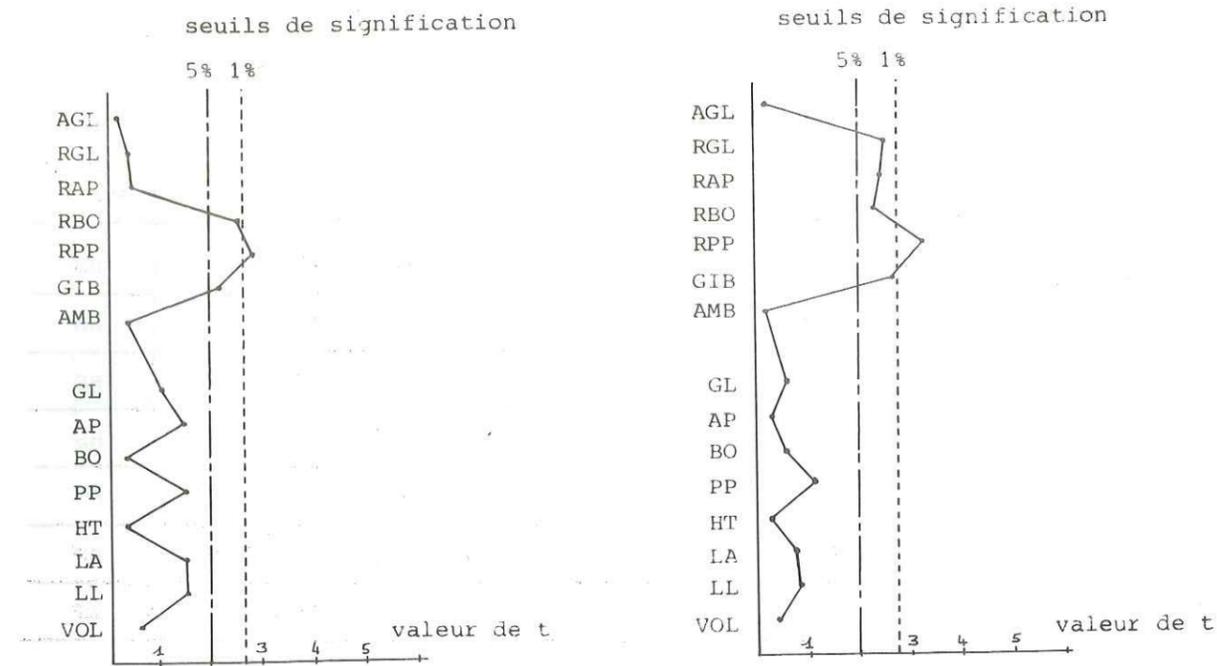


Fig. 71 - COMPARAISON STATISTIQUE ENTRE LES ECHANTILLONS DE *T.GRANOSUS GRANOSUS* DES NIVEAUX 6 DES ALLAVES ET DE CARAJUAN D'UNE PART (PROFIL GAUCHE) ET DES NIVEAUX 5 ET 6 DES ALLAVES D'AUTRE PART (PROFIL DROIT).

et par là le coefficient de forme de l'ambitus, témoigne d'une certaine stabilité. A la relative constance morphologique que présente un oursin du niveau 5 au fil de son développement, succède donc le comportement modificateur des *Toxaster* du niveau 6 qui voient leur forme se modifier avec l'accroissement de taille (voir ci-dessus paragraphe 5, p. 81). Toutefois, ce processus n'est concrètement décelable que sur la hauteur et sur le péripacte pour lesquels les régressions diffèrent sensiblement (Fig. 72a) surtout par leurs intercepts, les pentes restant quant à elles très semblables (les tests z' de comparaison de pentes réalisés n'ont révélé aucune différence statistiquement significative). Pour la bouche, il y a simplement accélération de la migration et pour apex et grande largeur rien n'est sensiblement modifié (Fig. 72b). Pour hauteur et péripacte, la divergence de comportement se marque surtout sur les petites tailles.

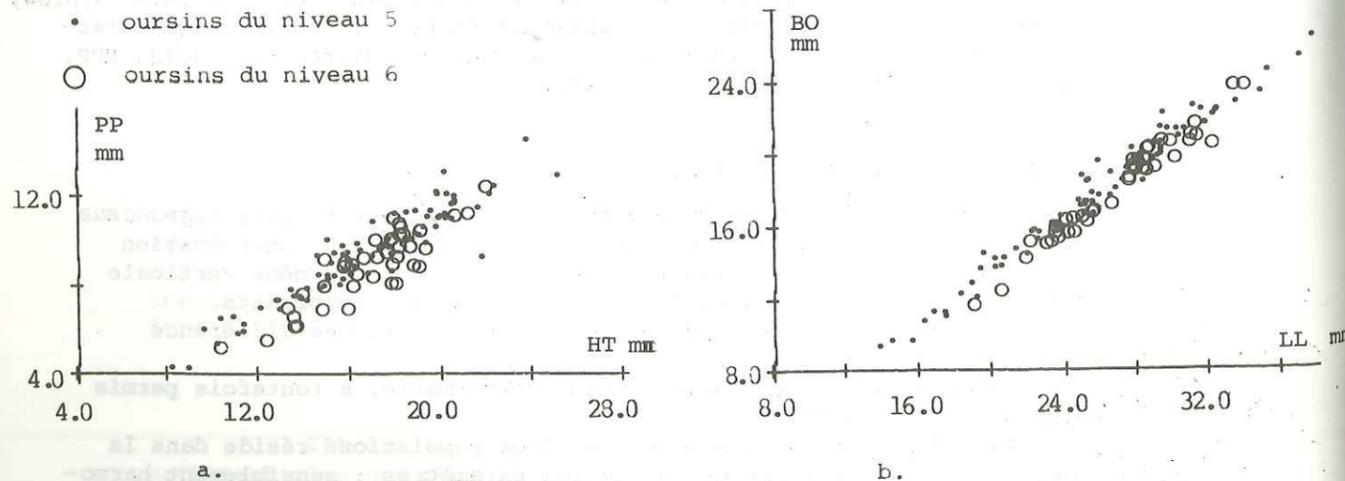


Fig. 72 - DIAGRAMMES DE DISPERSION COMPARATIFS DES *T.GRANOSUS GRANOSUS* DES NIVEAUX 5 ET 6 (LES ALLAVES).

Ainsi ce sont uniquement les petits oursins du niveau 6 qui seront plus aplatis et qui auront un péripacte plus bas que leurs ancêtres, les gros individus restant, quant à eux, très semblables. Ceci se matérialise, entre autre, par des indices moyens plus petits pour la population du niveau 6.

On trouve confirmation de ce phénomène sur le profil statistique des comparaisons de moyennes (Fig. 71, p. 84) où seules gibbosité et position relative du péripacte ressortent de façon hautement significative alors que pour la plupart des autres indices la valeur des tests t reste en deçà du seuil de signification. Quant aux paramètres de taille, ils sont tous rigoureusement identiques.

Enfin, bien que réelles, les différences observées demeurent ténues (0,2 pour GIB et 0,3 pour RPP) et n'altèrent en rien l'homogénéité taxinomique préétablie. D'autant plus qu'il est, au demeurant, tout à fait normal que deux populations séparées par quelques centaines de milliers d'années et issues de faciès différents divergent quelque peu.

#### REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET REMARQUES SEDIMENTOLOGIQUES

Les plus anciens *Toxaster granosus granosus* rencontrés dans la province de Castellane proviennent du sommet de la zone à Pertransiens du Point Sublime (niveau 4) où, associés à quelques *Disaster* et *Collyropsis*, ils sont cependant très rares.

A partir de la zone à *Campylotoxum* (niveau 5), cette sous-espèce s'épanouit en province hémipélagique dans des faciès carbonatés (80 à 90% de CaCO<sub>3</sub>) pauvres en microdébris organiques et en foraminifères mais où abondent les bivalves fouisseurs (*Pholadomya*, *Panopea*, *Trigonia*...). On trouve aussi quelques nautilus (*Cymatoceras nov. sp.*<sup>12</sup>) et de gros *Thurmanniceras*. D'autres échinides sont bien représentés, en particulier *Disaster subelongatus* dont on trouve des exemplaires de grande taille, et des échinides réguliers. Quelques brachiopodes et gastéropodes complètent l'association faunique.

Dans les marnes du niveau 6 et les calcaires du niveau 7 ces oursins restent abondants en domaine hémipélagique et se développent sensiblement en province néritique où, sans jamais pulluler, ils sont souvent présents. Dans le niveau 6, qui est un peu plus marneux, on retrouve approximativement la même faune riche en bivalves et *Collyropsis jaccardi* s'associe aux autres oursins. Dans les calcaires du niveau 7 se rencontrent en outre quelques polyptères isolés.

Aucun *T. granosus granosus* n'a été trouvé au-dessus de l'horizon repère à *Karakaschiceras*.

12) La forme de nautilus rencontrée dans ce niveau du Valanginien inférieur est une forme de transition, intermédiaire entre les *Cymatoceras berriasiens* (*Cymatoceras gr. euthymi*) et les *C. pseudoelegans* de l'Hauterivien (détermination H. TINTANT).

II - TOXASTER GRANOSUS KILIANI (J. LAMBERT)

-Planche 1, fig. 11 à 14 et Planche 2, fig. 1 à 5-

SYNONYMIE

- type -1895- *Toxaster* sp., LAMBERT, in KILIAN et LEENHARDT, p. 973, note infrapaginale
- 1902- *Toxaster kiliani* (LAMBERT), SAVIN, p. 4, pl. 1, fig. 19-20, pl. 2, fig. 1 à 6
- 1924- *Toxaster kiliani* (LAMBERT), LAMBERT et THIERY, p. 435, in litteris
- 1960- *Toxaster granosus* var. *kiliani* (LAMBERT), DEVRIES, p. 17, pl. 2, fig. 11 à 15
- 1963- *Toxaster granosus* var. *kiliani* (LAMBERT), THEVENIN, p. 78
- 1972- *Toxaster granosus* var. *kiliani* (LAMBERT), REY, p. 444, fig. 131 à 133, pl. 19, fig. 1-2.

DESCRIPTION

Cette seconde sous-espèce de *Toxaster granosus* étant assez voisine de la précédente, je soulignerai surtout les caractères pour lesquels elles divergent.

+ Forme

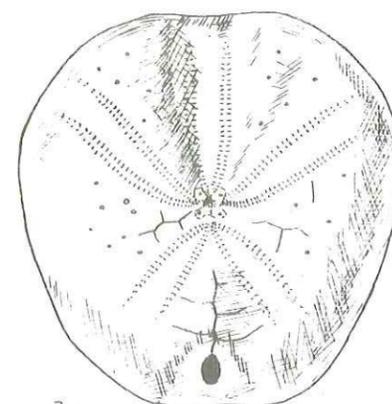
*T. granosus kiliani* est de taille plus réduite que *T. granosus granosus*; son test est plus court, plus gibbeux. La face supérieure est très bombée, l'inférieure est légèrement renflée. Le sillon ambulacraire antérieur, très évasé, est encore moins profond. La troncature arrière est très abrupte, presque verticale (Fig. 73a, b, et c, p.87).

+ Appareil apical

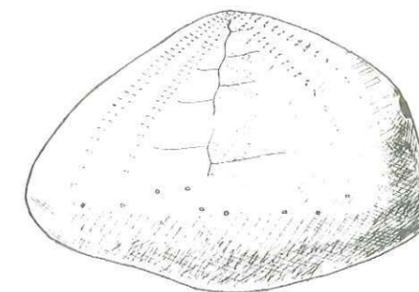
Il est légèrement en avant du sommet, sa structure est très souvent à ocellaire IV insérée (Fig. 73f, g et h, p.87).

+ Ornementation

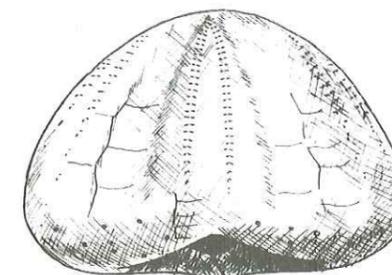
Elle est régulièrement dispersée sur le test et plus réduite que chez *T. granosus granosus*. Les radioles sont en général petits, fins et tronconiques. Ils sont néanmoins plus ou moins arrondis ou pointus à leur extrémité distale et certains peuvent avoir une forme spatulée. Ils s'élargissent à leur base au niveau de la tête d'articulation qui est surmontée par une couronne de petits granules. Le corps du radiole, finement canelé, est traversé par un canal médian (Fig. 73d, p.87), (planche 3, fig. 5-11).



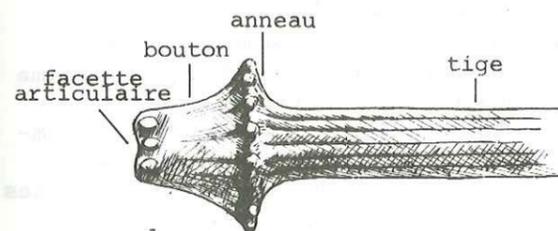
a. face apicale



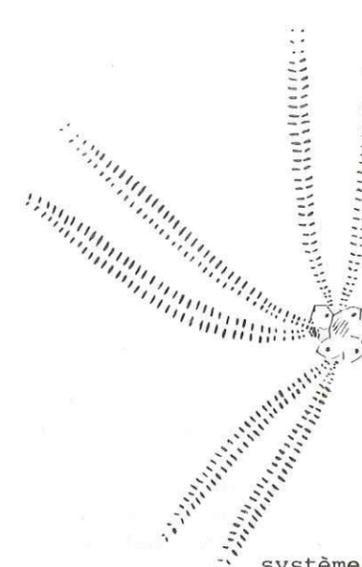
b. profil latéral gauche



c. profil antérieur



d. radiole (x50 environ)



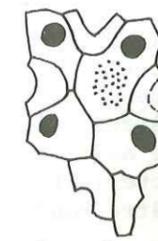
e. système ambulacraire (x4 environ) (exemplaire AL162)



f. apex à ocellaire IV inserte (x15) (exemplaire FF69)



g. apex à ocellaire IV inserte (x15) (exemplaire FF206)



h. apex à ocellaire IV exserte (x15) (exemplaire CA201)

Fig. 73 - TOXASTER GRANOSUS KILIANI (LAMBERT)

+ Ambulacres

Les ambulacres sont arqués, non sinueux et largement ouverts comme chez *T.granosus granosus*. Les pores ambulacraires sont de petite taille, identiques dans les cinq zones ambulacraires. Ils sont fréquemment égaux ; quelquefois les externes de chaque paire sont un peu plus allongés que les autres, de même que ceux des branches postérieures des ambulacres pairs antérieurs (Fig. 73e, p.87).

MATERIEL

*T.granosus granosus* pullule dans toute la province néritique de l'arc de Castellane, il demeure encore très abondant en province hémipélagique (Les Allaves, Les Brochiers) et ne devient rare qu'aux confins de ce domaine (Chabrières) au-delà duquel il disparaît. Stratigraphiquement cette sous-espèce s'est épanouie dans les deux épisodes marneux des niveaux 8 et 10. Elle connaît, dans ce dernier niveau, son épanouissement maximum : plus d'un millier d'oursins y a été récolté et sept cent cinquante ont fait l'objet de mesures.

ETUDE DE *T.GRANOSUS KILIANI* DU SOMMET DE LA ZONE A CAMPYLOTOXUM (NIVEAU 8)

1. Description de l'échantillon de Carajuan

Des Allaves à La Martre, le niveau 8 offre sensiblement la même richesse en oursins et aucun gisement, plutôt qu'un autre, ne s'imposait comme support de l'analyse biométrique. J'ai cependant préférentiellement retenu celui de Carajuan où la récolte a été menée de façon plus précise et plus complète qu'ailleurs. Ainsi, deux niveaux successifs y ont été distingués dans l'épisode marneux épais d'une vingtaine de mètres. Dans ces deux "horizons" les échinides sont de toutes tailles et leur état de conservation est moyen. Ils sont la plupart du temps encroûtés par une gangue calcaréo-argileuse qui a nécessité un décapage énergique.

+ Etude comparative des échantillons de la base et du sommet du niveau 8

Bien qu'arbitraire, la démarcation entre les deux lots coïncide avec un petit banc carbonaté situé aux deux tiers de l'épisode du niveau 8 (voir ci-dessus fig. 10, chapitre 2). Le lot basal est constitué de 26(28) individus et celui du sommet de 28(29). Leur confrontation a été restreinte à des tests t de comparaison de moyennes dont les résultats sont réunis sur le profil statistique de la figure 74. Aucune différence statistiquement significative ne se manifeste et les deux lots apparaissent rigoureusement identiques pour les quinze variables testées. *T.granosus kiliani* n'a donc pas subi d'évolution morphologique sensible au cours du niveau 8, dont le dépôt a sans doute été très rapide, et la caractérisation biométrique de ces *Toxaster* du sommet du Valanginien inférieur pourra être conduite à partir de l'échantillon complet de Carajuan de 81(85)<sup>13</sup> oursins.

13) Un tout venant de 27(29) exemplaires s'ajoute aux 54(57) issus des deux lots précédents.

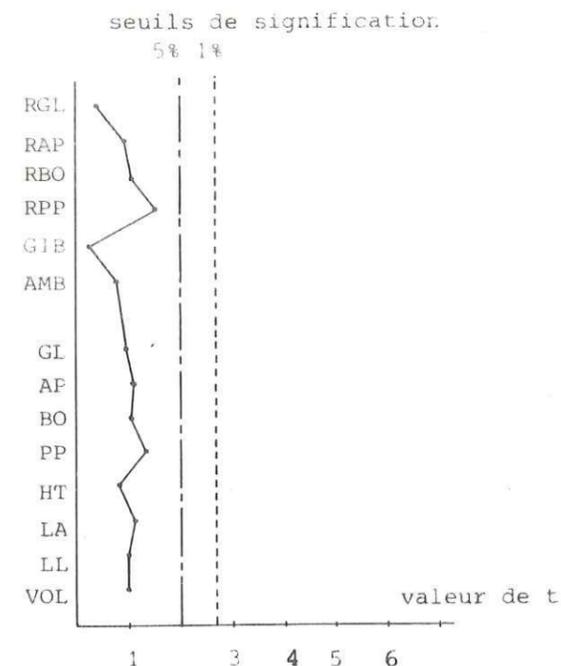


Fig. 74 - COMPARAISON STATISTIQUE DES ECHANTILLONS DE *T.GRANOSUS KILIANI* DE LA BASE ET DU SOMMET DU NIVEAU 8 (CARAJUAN).

+ Etude de l'échantillon complet

L'analyse biométrique a été réalisée en tenant compte de la réalité des phénomènes ontogéniques mis en évidence, chez cette espèce, au chapitre 6. J'ai ainsi parfois distingué les individus jeunes (de taille inférieure à 20 mm), des adultes.

. Analyse univariée (Fig. 75)

Elle concerne la population complète : jeunes et adultes confondus. Les coefficients de forme de l'ensemble des variables sont proches de zéro et dénotent l'homogénéité des histogrammes qui, en outre, s'ajustent tous remarquablement à des courbes de Gauss. La bimodalité due à la crise de croissance, révélée dans le niveau 10 de la Bastide de la Colle, ne s'exprime donc pas ici ; sans doute parce que les premiers stades, antérieurs à la crise, n'ont pas été conservés.

Paramètres Caractères	M	S <sup>2</sup>	S	S <sub>M</sub>	V%	γ <sub>1</sub>		γ <sub>2</sub>		χ <sup>2</sup>	v	
LL	22,42	16,07	4,01	0,43	17,88	0,261	ns	-0,054	ns	1,42	7	ns
LA	21,20	14,82	3,85	0,42	18,16	0,147	ns	-0,107	ns	6,36	8	ns
HT	15,33	8,55	2,92	0,32	19,07	-0,007	ns	-0,433	ns	7,64	6	ns
PP	8,70	2,30	1,52	0,17	17,44	-0,104	ns	-0,297	ns	1,55	3	ns
BO	14,96	8,25	2,87	0,32	19,19	0,128	ns	-0,140	ns	5,99	5	ns
AP	13,71	5,71	2,39	0,26	17,43	-0,011	ns	-0,272	ns	4,12	4	ns
GL	13,81	6,04	2,46	0,27	17,80	0,210	ns	0,247	ns	3,57	5	ns
AMB	0,95	0,00059	0,024	0,0026	2,58	0,012	ns	0,533	ns	2,76	4	ns
GIB	0,70	0,00197	0,044	0,0048	6,32	-0,213	ns	-0,051	ns	13,62	11	ns
RPP	0,57	0,00183	0,043	0,0048	7,48	-0,338	ns	0,026	ns	5,63	10	ns
RBO	0,67	0,00065	0,025	0,0028	3,81	-0,484	s	-0,123	ns	8,66	5	ns
RAP	0,61	0,00055	0,023	0,0025	3,84	0,192	ns	0,123	ns	3,06	4	ns
RGL	0,62	0,00059	0,024	0,0027	3,91	-0,173	ns	0,417	ns	9,93	5	ns
AGL	-0,005	0,00088	0,030	0,0033		-0,039	ns	-0,413	ns			
VOL	19,38	12,29	3,51	0,38	18,11	0,082	ns	-0,351	ns			

Fig. 75 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DE *T.GRANOSUS KILIANI* DU NIVEAU 8 DE CARAJUAN.

. Analyse bivariée (Fig. 76, 77)

Cette démarche a pour but de comprendre les relations entre les variables et, à partir de là, d'appréhender les mécanismes morphologiques de la croissance. La discrimination entre jeunes<sup>14</sup> et adultes s'impose donc ici. Elle n'a cependant pas été constamment faite, certains processus demeurant stables pendant tout le développement de l'oursin (voir ci-dessus le chapitre consacré à l'ontogénie de *T.granosus kiliani*).

En particulier, la matrice des corrélations a été calculée sur l'échantillon complet. Les positions relatives du périprocte et du péristome sont légèrement liées à la taille et on retrouve, comme chez *T.granosus granosus*, des corrélations assez fortes entre AGL et RGL ou RAP.

. La relation longueur-largeur est stable durant tout le développement ; elle est sensiblement harmonique et très peu dispersée.

. La hauteur est disharmonique par rapport à la longueur si l'on considère l'échantillon dans son ensemble. Elle devient, au contraire, harmonique si l'on ne prend en compte que les adultes. C'est-à-dire que la phase rapide de croissance en hauteur semble correspondre au stade jeune ; or, j'avais observé un phénomène inverse pour la population de la Bastide de la Colle. Cette inversion peut soit provenir d'une fluctuation d'échantillonnage, l'échantillon du niveau 8 de Carajuan comprenant moins de jeunes, soit correspondre à une évolution des processus de croissance entre les deux niveaux.

14) Je regroupe ici sous ce terme l'ensemble des individus non adultes de la population ; c'est-à-dire tous ceux qui appartiennent aux stades juvénile et préadulte tels qu'ils ont été décrits ci-dessus (chapitre 6).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
LL	/														
LA	0,990	/													
HT	0,941	0,935	/												
PP	0,810	0,797	0,911	/											
BO	0,984	0,973	0,947	0,838	/										
AP	0,977	0,962	0,924	0,806	0,958	/									
GL	0,980	0,968	0,927	0,786	0,962	0,963	/								
AMB	0,097	0,234	0,117	-0,013	0,027	0,064	0,015	/							
GIB	0,061	0,044	0,294	0,474	0,109	0,085	0,075	-0,113	/						
RPP	-0,457	-0,476	-0,384	0,024	-0,417	-0,429	-0,478	-0,205	0,151	/					
RBO	0,340	0,334	0,434	0,487	0,500	0,330	0,324	0,010	0,346	0,012	/				
RAP	-0,153	-0,174	-0,121	-0,033	-0,141	0,058	-0,096	-0,159	0,121	0,176	-0,047	/			
RGL	-0,082	-0,093	-0,036	-0,081	-0,090	-0,043	0,113	-0,100	0,183	-0,087	-0,072	0,231	/		
AGL	-0,041	-0,045	-0,046	0,044	-0,038	0,098	-0,167	-0,023	-0,037	0,213	0,024	0,612	-0,628	/	
VOL	0,991	0,989	0,974	0,854	0,983	0,969	0,973	0,151	0,170	-0,446	0,377	-0,150	-0,072	-0,043	/

Fig. 76 - MATRICE DES CORRELATIONS DE L'ECHANTILLON CARAJUAN, NIVEAU 8.

Paramètres Caractères	Equation de la régression	Sb	Da%	r	test z sur r
LA-LL	LA = 0,96 LL - 0,33	0,0147	2,55	0,990	HS
HT-LL	HT = 0,73 LL - 1,01	0,0269	6,30	0,941	HS
HT-LL (adultes)	HT = 0,68 LL + 0,19	0,0425	6,27	0,874	HS
PP-LL	PP = 0,38 LL + 0,18	0,0248	10,96	0,810	HS
PP-LL (adultes)	PP = 0,37 LL + 0,34	0,0389	11,14	0,599	HS
PP-HT	PP = 0,53 HT + 0,64	0,0241	7,79	0,911	HS
PP-HT (adultes)	PP = 0,55 HT + 0,20	0,0429	7,73	0,801	HS
BO-LL	BO = 0,72 LL - 1,16	0,0144	3,29	0,984	HS
AP-LL	AP = 0,60 LL + 0,35	0,0139	3,84	0,977	HS
GL-LL	GL = 0,62 LL + 0,006	0,0136	3,55	0,980	HS

Fig. 77 - TABLEAU DES REGRESSIONS ET DE LEURS CARACTERISTIQUES (ECHANTILLON CARAJUAN, NIVEAU 8).

Aussi bien dans la population complète que dans la seule fraction adulte, le périprocte évolue en harmonie avec la croissance en hauteur et avec la croissance en longueur ; il conserve donc une position stable tout au long du développement. On doit cependant remarquer que, sur le nuage de la relation  $PP = f(HT)$  (Fig. 78), la plupart des jeunes oursins sont situés au-dessus de la droite de régression, et que la relation est plus proche de l'harmonie pour les adultes seuls que pour la population globale. Ces deux éléments suggèrent que le périprocte a fait l'objet d'un déplacement disharmonique - voire allométrique - durant les stades jeunes, mode de croissance suivi d'un développement parfaitement harmonique à l'âge adulte. On retrouverait donc alors, avec ces deux stades successifs dans la migration du périprocte, le même schéma ontogénique que chez les *T.granosus kiliani* de la zone à Verrucosum.

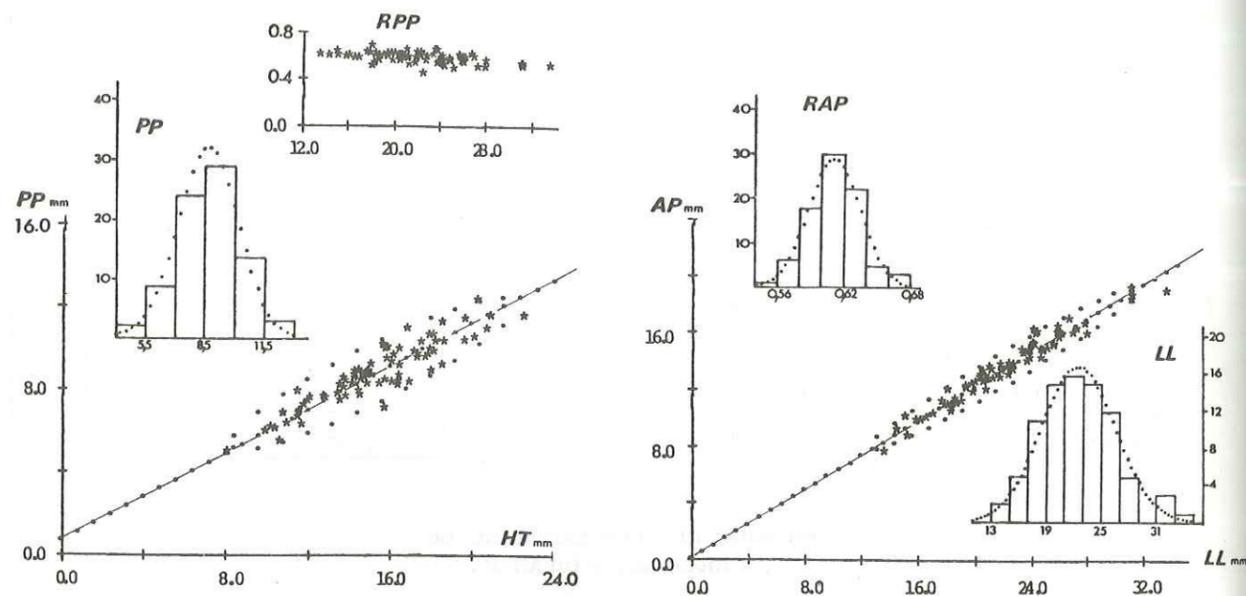


Fig. 78 - DIAGRAMMES DE DISPERSION ET HISTOGRAMMES DE QUELQUES VARIABLES CHEZ *T.GRANOSUS GRANOSUS KILIANI* (CARAJUAN, NIVEAU 8).

. Au fil de la croissance, la bouche se déplace légèrement en direction du bord antérieur du test. Ce caractère, toujours très précisément fixé ( $Da = 3,29\%$ ) et fortement corrélé à la taille ( $r = 0,984$ ), conserve continuellement la même disharmonie majorante vis à vis de la longueur.

. A travers les différents stades du développement, l'apex et plus encore la grande largeur, sont en parfaite harmonie avec la longueur et occupent une position stricte et immuable sur le test (Fig. 78).

. Caractères qualitatifs

Quatre vingt six structures apicales ont pu être déterminées : 80% d'entre elles sont à ocellaire IV insérée et confèrent à l'apex un aspect légèrement allongé (voir ci-dessus Fig. 73 f, g et h).

+ Observations particulières

Un seul cas d'anomalie a été constaté sur l'ensemble des oursins récoltés dans le niveau 8 de la région prospectée, soit près de quatre cents oursins. Il affecte l'exemplaire CA31 dont le dernier pore génital s'ouvre dans la plaque ocellaire IV, laissant la génitale 4 vide (Fig. 79).

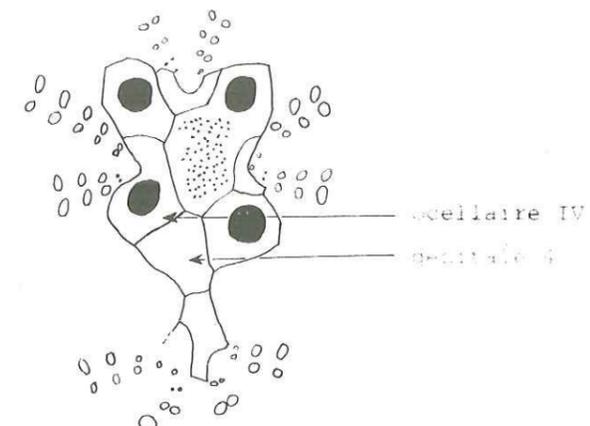


Fig. 79 - APEX DE *T.GRANOSUS KILIANI* A CONFIGURATION ANORMALE, UN PORE GENITAL S'OUVRANT DANS L'OCELLAIRE IV ; (EXEMPLAIRE CA31, X 15).

2. Description des autres échantillons

Dans toute la province néritique et jusqu'en domaine hémipélagique (Les Allaves) j'ai rencontré dans le niveau 8 des populations de *Toxaster* remarquablement semblables, avec des oursins en moyenne de petite taille et une fraction jeune toujours présente. Bien que chaque gisement exploité ait fourni de quoi réaliser une étude biométrique complète, j'ai borné leur description à un tableau succinct de quelques résultats essentiels.

. Les Allaves

Ce gisement est le seul du domaine hémipélagique franc. L'affleurement, de qualité moyenne, a livré 36(38) *T.granosus kiliani* mesurables (Fig. 80).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Moyenne	22,88	21,68	15,74	8,74	15,52	13,84	13,80	0,95	0,71	0,56	0,68	0,61	0,60	0,0039	19,83
Ecart type	3,34	3,32	2,78	1,63	2,51	2,01	2,21	0,028	0,046	0,046	0,024	0,023	0,025	0,029	3,07

Fig. 80 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 8 DES ALLAVES.

. La Palud

C'est l'affleurement du niveau 8 le plus spectaculaire. La faune de *Toxaster* y est abondante (48(50) exemplaires mesurés) (Fig. 81).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Moyenne	23,33	22,09	15,55	8,58	15,56	14,21	14,36	0,95	0,68	0,55	0,66	0,61	0,61	-0,0013	20,00
Ecart type	3,08	2,94	2,26	1,43	2,28	1,90	2,16	0,026	0,039	0,047	0,021	0,028	0,026	0,029	2,68

Fig. 81 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 8 DE LA PALUD.

. Bastide de la Colle

Le niveau 8 y affleure aussi très bien : 40(44) mesures (Fig. 82).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Moyenne	20,52	19,35	13,72	7,93	13,72	12,73	12,74	0,94	0,69	0,58	0,67	0,62	0,62	-0,0049	17,59
Ecart type	3,47	3,33	2,34	1,25	2,38	2,22	2,13	0,021	0,035	0,043	0,019	0,030	0,021	0,035	2,97

Fig. 82 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 8 DE LA BASTIDE DE LA COLLE.

. Font Fraye (La Martre)

L'affleurement est plus médiocre et seulement 34(35) oursins ont été mesurés (Fig. 83).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Moyenne	20,47	19,42	18,99	8,01	13,53	12,51	12,30	0,95	0,70	0,58	0,66	0,61	0,60	0,015	17,71
Ecart type	2,78	2,78	2,11	1,01	2,06	1,71	1,71	0,028	0,041	0,044	0,024	0,028	0,019	0,026	2,49

Fig. 83 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 8 DE FONT FRAVE (LA MARTRE).

3. Analyse de la variation latérale

La qualité de l'ensemble de ces gisements permet d'entreprendre une analyse de variation latérale des faunes très complète afin d'apprécier l'importance de la composante géographique de la variation.

+ Comparaison des moyennes et des variances

J'ai consigné dans deux tableaux à double entrée les résultats des tests de comparaison entre moyennes et entre variances (Fig. 84).

COMPARAISON DES VARIANCES					
	Les Allaves	La Palud	Carajuan	B. de la Colle	Font Fraye
Les Allaves				AMB GIB	PP
La Palud	GIB RBO		LL LA HT BO AP VOL		PP RGL
Carajuan	RGL	GIB RPP		HT GIB RAP	LL LA HT PP BO GL VOL
Bastide de la Colle	LL LA HT PP AP GL VOL	LL LA HT PP BO AP GL VOL	LL LA HT BO AP GL VOL		AMB
Font Fraye	LL LA HT PP BO AP GL VOL	LL LA HT BO AP GL VOL	LL LA HT PP BO AP GL VOL	RGL AGL	
COMPARAISON DES MOYENNES					

Fig. 84 - TABLEAU DES RESULTATS DES COMPARAISONS ENTRE LES MOYENNES ET LES VARIANCES DES ECHANTILLONS DES DIFFERENTS GISEMENTS (NIVEAU 8). LES VARIABLES QUI DIFFERENT SIGNIFICATIVEMENT (SEUIL DE 5%) SONT CONSIGNEES EN CARACTERES ORDINAIRES ; CELLES DIFFERANT DE MANIERE HAUTEMENT SIGNIFICATIVE (SEUIL DE 1%) LE SONT EN CARACTERES GRAS. LES DIFFERENCES DE MOYENNES SONT DANS LA PARTIE GAUCHE, LES DIFFERENCES DE VARIANCE DANS LA PARTIE DROITE.

Deux lots se détachent du tableau de la figure 84. Un premier constitué des gisements des Allaves, de Carajuan et de La Palud et un second comprenant la Bastide de la Colle et Font Fraye. Ces deux groupes se distinguent essentiellement sur les variables dimensionnelles (les sept paramètres et l'indice volumétrique). Au sein d'un même groupe les populations sont, en effet, strictement

identiques entre elles pour ces variables, mais chacune d'elles diffère très fortement de toutes les populations de l'autre lot. Ce clivage s'exprime particulièrement bien sur les coefficients volumétriques moyens qui sont de 17 dans le second groupe, alors qu'ils avoisinent 19 dans le premier ; les *T. granosus kiliani* des gisements du premier lot sont donc sensiblement plus gros. Avec les indices cette bipartition s'estompe et on retrouve une population d'ensemble homogène où, même si quelques différences se manifestent de façon significative, elles ne jouent que sur un à trois pourcents et restent qualitativement négligeables (voir ci-dessus les écarts entre indices dans les tableaux des figures 75 et 80 à 83).

+ Analyse factorielle en composantes principales

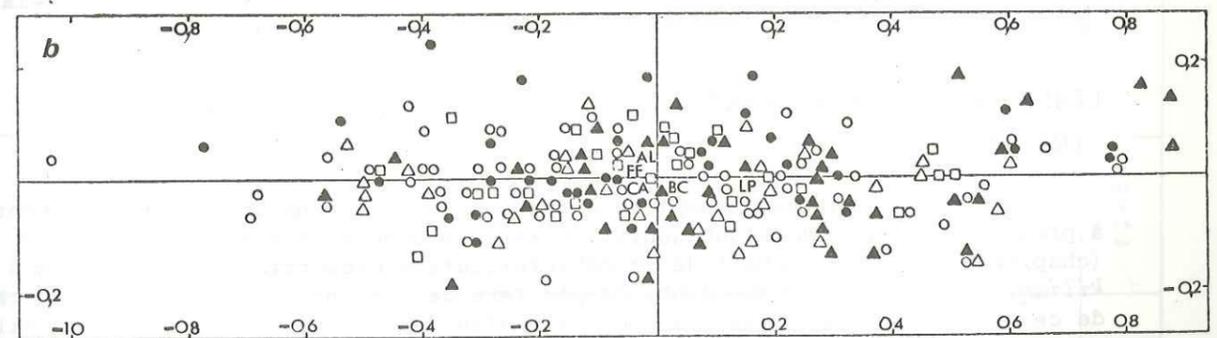
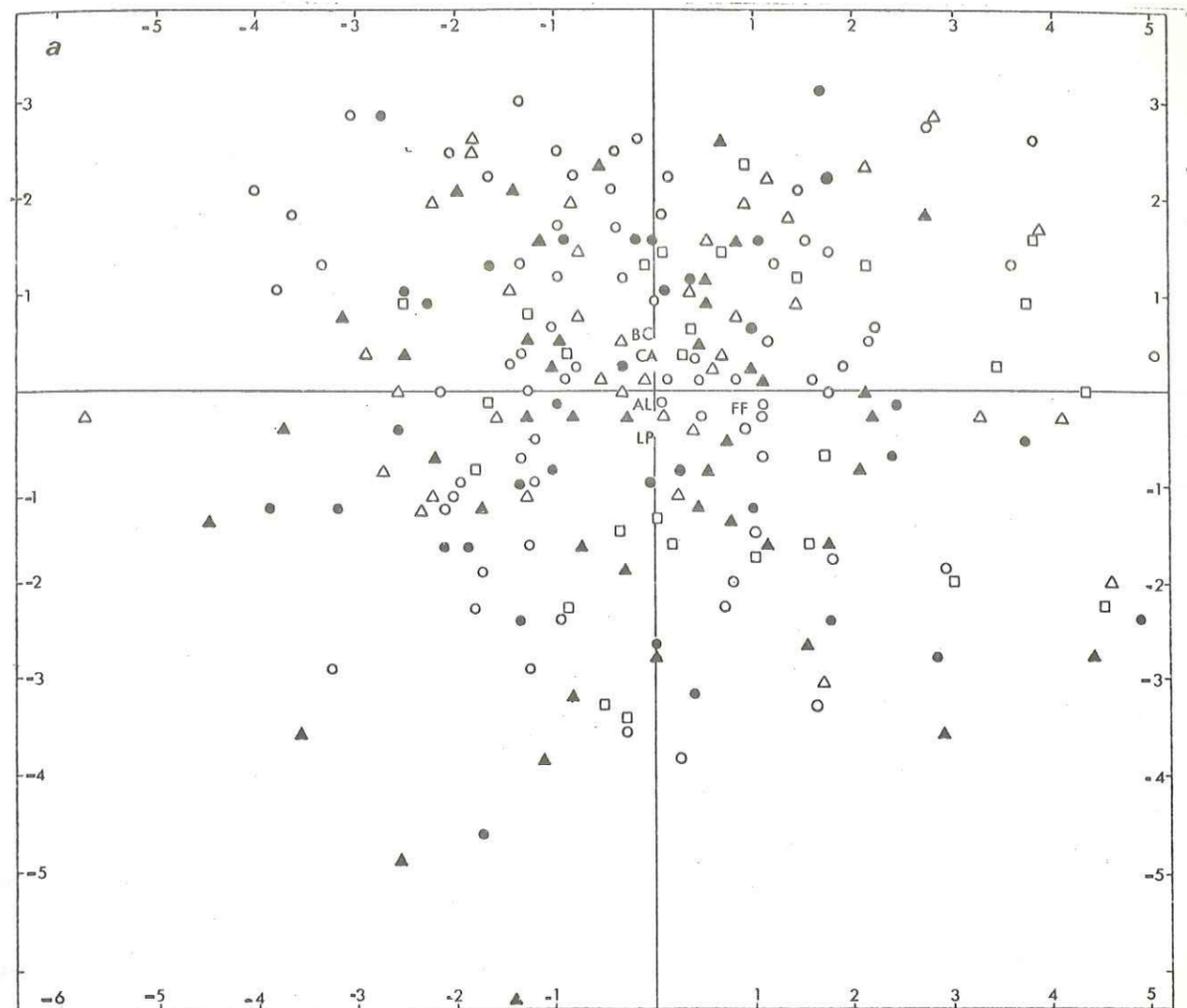
Cette démarche a pour but de tester l'homogénéité de l'ensemble des *T. granosus kiliani* des cinq gisements étudiés.

Deux types d'analyse ont été exécutés : l'un sur les sept paramètres, l'autre sur les sept indices indépendants de la taille. Les nuages des points individus sont très homogènes sur toutes les projections réalisées et nulle part il n'est possible de discriminer les gisements entre eux (Fig. 85, p. 97). Les facteurs responsables de la variation sont, pour l'essentiel, la taille (92,7% de la variance totale) sur le premier type d'analyse factorielle, l'écart relatif entre l'apex et la plus grande largeur, les positions relatives de l'apex, de la plus grande largeur, de la bouche et la gibbosité sur le second type d'analyse factorielle (Fig. 86, 87).

Composantes	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
LL	- 0,9875	0,1313	0,0217
LA	- 0,9775	0,1479	0,0838
HT	- 0,9692	- 0,1447	0,1325
PP	- 0,8688	- 0,4876	- 0,0558
BO	- 0,9840	0,0702	0,0641
AP	- 0,9712	0,1030	- 0,1809
GL	- 0,9763	0,1235	- 0,0727
Poids de la composante	92,7	4,7	1
Poids cumulé	92,7	97,4	98,4

Fig. 86 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (*T. granosus kiliani*, NIVEAU 8 ; PARAMETRES) : VECTEURS PROPRES.

Les écarts enregistrés à partir des comparaisons de moyennes ne se transcrivent pas sur les analyses multivariées, puisque les projections retenues sont toutes indépendantes de la taille, la seule projection liée à la taille (axes 1 et 2 des paramètres) étant indéchiffrable (voir la remarque faite à ce propos précédemment).



• Les Allaves ▲ La Palud ○ Carajuan △ Bastide de la Colle □ Font Fraye

Fig. 85 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES. PROJECTIONS DES 239 POINTS INDIVIDUS DE *T. GRANOSUS KILIANI* DU NIVEAU 8 SUR LES DEUX PREMIERES COMPOSANTES DES INDICES (a) ET SUR LES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES DES PARAMETRES (b).

Composantes	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
AMB	-0,2292	-0,3583	-0,4747
GIB	0,0351	0,6491	-0,4737
RPP	0,4285	0,4714	0,1203
RBO	-0,3209	0,4768	-0,6057
RAP	0,7089	0,4141	0,0995
RGL	-0,4058	0,6677	0,4196
AGL	0,9345	-0,1888	-0,2550
Poids de la Composante	26,9	23,6	15,4
Poids Cumulé	26,9	50,5	65,9

Fig. 87 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (*T.granosus kiliani*, NIVEAU 8 ; indices) : VECTEURS PROPRES.

+ Conclusion

La confrontation des cinq échantillons atteste indéniablement de l'homogénéité de la population du niveau 8 dans l'ensemble de l'arc de Castellane. Cette unité morphologique est cependant contrariée par des écarts de taille sensibles entre les populations des gisements les plus néritiques (BC et FF) et celles des affleurements plus hémipélagiques (CA, LP et AL). Cette variation spatiale peut être l'expression d'un tri mécanique ou correspondre à une incidence écologique (température, profondeur, abondance de la matière organique dans le sédiment, concurrence biologique etc ...) qui, favorisant le développement de ces *Toxaster granosus kiliani* en domaine hémipélagique, aurait abouti à des individus, en moyenne, plus volumineux.

ETUDE DE TOXASTER GRANOSUS KILIANI DE LA ZONE A VERRUCOSUM (NIVEAU 10)

Une population complète du niveau 10 a été analysée minutieusement à propos de l'étude de l'ontogénie. Je renvoie donc à ce précédent chapitre (chapitre 6) pour le détail de la caractérisation biométrique des *T.granosus kiliani* de ce niveau. Cependant, compte tenu de l'étonnante richesse en *Toxaster* de ce bref épisode marneux, je donnerai, afin de pouvoir établir des comparaisons, les caractéristiques essentielles des différents échantillons collectés.

1. Echantillon des Allaves

Ce gisement du domaine hémipélagique est relativement moins riche que ceux de la province néritique. Il a malgré tout livré soixante quinze oursins mesurables dont seulement six ont moins de 20 mm de long (Fig. 88).

2. Echantillon de La Palud

Avec ce gisement commence la série des affleurements à abondance exceptionnelle où la récolte a été volontairement limitée à cent cinquante ou deux cents oursins mesurables. Parmi ceux-ci l'échantillon de La Palud est

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Ensemble															
Moyenne	24,29	23,23	16,78	9,50	16,60	14,27	14,75	0,96	0,71	0,57	0,68	0,59	0,61	-0,019	21,14
Ecart type	3,57	3,45	2,87	1,72	2,79	2,02	2,24	0,047	0,050	0,048	0,023	0,023	0,024	0,029	3,18
Adultes															
Moyenne	24,82	23,75	17,20	9,71	17,01	14,58	15,07	0,96	0,71	0,56	0,68	0,59	0,61	-0,019	21,63
Ecart type	3,15	3,03	2,56	1,62	2,47	1,75	2,00	0,046	0,050	0,046	0,021	0,022	0,024	0,029	2,78

Fig. 88 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 10 DES ALLAVES.

spécialement remarquable par l'importance qu'y occupe la fraction adulte de la population (94%). L'étude biométrique de cet échantillon a donc été intégralement réalisée, afin d'établir une référence de la variation adulte des *T.granosus kiliani* du niveau 10. Seuls les oursins de plus de 20 mm de long ont donc été pris en compte, ils sont cent quarante et un.

. Analyse univariée (Fig. 89)

Paramètres	M	S <sup>2</sup>	S	S <sub>M</sub>	V%	γ <sub>1</sub>	γ <sub>2</sub>	χ <sup>2</sup>	v			
LL	26,45	8,94	2,99	0,25	11,31	0,264	ns	0,294	ns	6,77	6	ns
LA	25,43	8,98	3,00	0,25	11,78	0,300	ns	0,547	ns	3,70	6	ns
HT	17,92	5,71	2,39	0,20	13,34	0,307	ns	2,242	HS	6,02	4	ns
PP	10,31	1,92	1,39	0,12	13,44	0,127	ns	1,589	HS	13,23	3	S
BO	18,26	5,21	2,28	0,19	12,50	0,141	ns	0,531	ns	3,89	6	ns
AP	15,47	2,76	1,66	0,14	10,74	0,185	ns	0,164	ns	4,00	4	ns
GL	16,09	3,40	1,85	0,27	11,47	-0,437	ns	-0,033	ns	5,16	5	ns
AMB	0,96	0,00055	0,024	0,0020	2,44	-0,636	HS	2,855	HS	6,34	4	ns
GIB	0,69	0,00244	0,049	0,0042	7,15	0,404	S	0,097	ns	7,88	11	ns
RPP	0,58	0,00149	0,039	0,0033	6,70	0,127	ns	-0,677	S	14,74	9	ns
RBO	0,69	0,00053	0,023	0,0019	3,34	-0,322	ns	0,475	ns	11,29	5	S
RAP	0,59	0,00061	0,025	0,0021	4,22	0,198	ns	0,614	ns	7,48	6	ns
RGL	0,60	0,00066	0,026	0,0038	4,26	0,266	ns	-0,072	ns	2,58	4	ns
AGL	-0,029	0,00097	0,031	0,0045		-0,050	ns	-0,416	ns			
VOL	22,94	7,40	2,72	0,23	11,86	0,309	ns	0,926	S			

Fig. 89 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON ADULTE DE *T.granosus kiliani* DU NIVEAU 10 DE LA PALUD.

Du fait de l'exclusion des jeunes, la variabilité des paramètres dimensionnels est faible. Les coefficients de forme sont, pour la plupart, proches des valeurs normales ; seuls ceux d'AMB (pour γ<sub>1</sub> et γ<sub>2</sub>) et de HT et PP (pour γ<sub>2</sub>) s'en écartent un peu. Les tests χ<sup>2</sup> viennent confirmer le bon ajustement des histogrammes à la loi de Gauss.

. Analyse bivariée

Aucune corrélation exceptionnelle ne se détache de la matrice de corrélation de la figure 90, exceptée celle entre gibbosité et hauteur qui n'est qu'une conséquence de la forte disharmonie de croissance qui lie HT et LL (voir ci-dessous).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
LL	/														
LA	0,979	/													
HT	0,805	0,823	/												
PP	0,686	0,686	0,816	/											
BO	0,968	0,945	0,815	0,719	/										
AP	0,924	0,888	0,711	0,627	0,874	/									
GL	0,932	0,913	0,811	0,757	0,920	0,898	/								
AMB	0,088	0,290	0,225	0,128	0,073	0,010	-0,011	/							
GIB	0,031	0,056	0,604	0,486	0,095	-0,007	-0,016	0,110	/						
RPP	-0,280	-0,304	-0,342	0,246	-0,239	-0,221	0,010	-0,161	-0,159	/					
RBO	0,260	0,245	0,341	0,393	0,493	0,170	0,385	-0,026	0,254	0,065	/				
RAP	-0,312	-0,343	-0,320	-0,220	-0,352	0,071	-0,201	-0,197	-0,083	0,184	-0,261	/			
RGL	-0,038	-0,031	-0,032	0,052	0,008	0,015	0,324	0,003	-0,024	0,223	0,185	0,123	/		
AGL	-0,153	-0,187	-0,179	-0,297	-0,190	0,034	-0,405	-0,136	-0,042	-0,299	-0,224	0,572	-0,743	/	
VOL	0,965	0,972	0,927	0,774	0,948	0,874	0,912	0,212	0,268	-0,324	0,304	-0,341	-0,034	-0,179	/

Fig. 90 - MATRICE DES CORRELATIONS DE L'ECHANTILLON LA PALUD, NIVEAU 10 (ADULTES).

. Une disharmonie majorante lie la largeur à la longueur, traduisant ainsi l'allongement progressif des gros adultes. La forme de l'ambitus reste toutefois un caractère très précisément déterminé (Da = 2,39% et r = 0,979) (Fig. 91).

. Comme je l'ai montré sur la population complète de la Bastide de la Colle, la hauteur croît plus rapidement que la longueur durant le stade adulte, et la relation HT = f(LL) est une disharmonie fortement majorante.

Paramètres Caractères	Equation de la régression	Sb	Da%	r	test z sur r
LA-LL	LA = LL - 1,08	0,0174	2,39	0,979	HS
HT-LL	HT = 0,80 LL - 3,22	0,0372	6,92	0,833	HS
PP-LL	PP = 0,46 LL - 1,95	0,0284	9,20	0,686	HS
PP-HT	PP = 0,58 HT - 0,08	0,0238	6,74	0,873	HS
BO-LL	BO = 0,76 LL - 1,93	0,0162	2,97	0,968	HS
AP-LL	AP = 0,56 LL + 0,77	0,0179	4,35	0,924	HS
GL-LL	GL = 0,63 LL - 0,70	0,0333	4,11	0,932	HS

Fig. 91 - TABLEAU DES REGRESSIONS ET DE LEURS CARACTERISTIQUES (ECHANTILLON LA PALUD, NIVEAU 10 ADULTES).

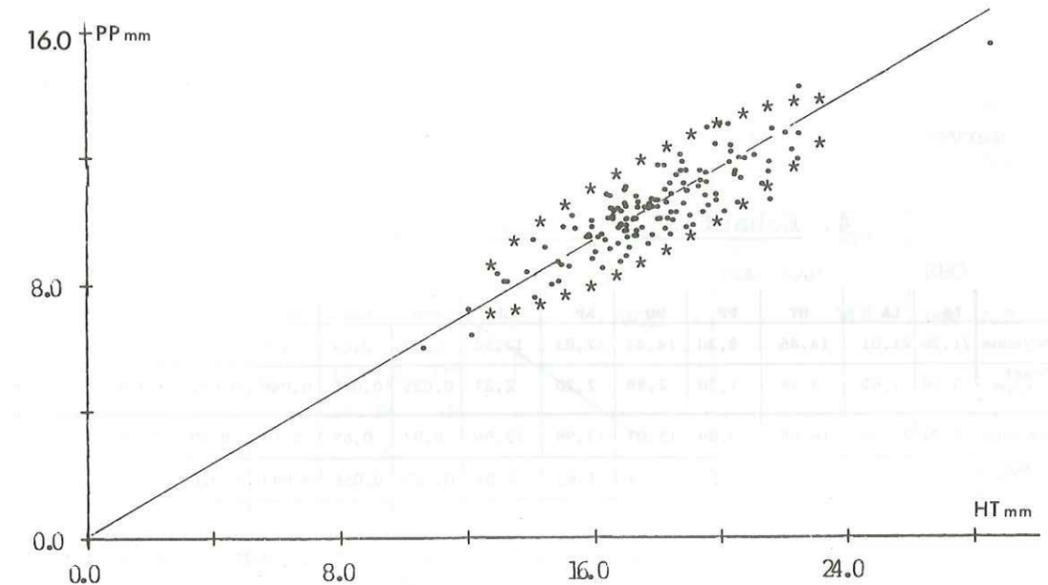


Fig. 92 - DIAGRAMME DE DISPERSION DE LA POSITION DU PERIPROCTE EN FONCTION DE LA HAUTEUR ; ECHANTILLON DE *T.granosus kiliani* ADULTES DU NIVEAU 10 DE LA PALUD.

. Le périprocte est solidaire de la hauteur et il s'élève en harmonie avec la croissance verticale (l'intercept de la relation PP = f(HT) est quasiment nul) (Fig. 92). Sa position relative sur la hauteur demeure constante et la relation qui le lie à la longueur est par conséquent une disharmonie majorante.

. La bouche migre progressivement en direction de l'avant (la relation BO = f(LL) est une disharmonie majorante).

. Les positions de l'apex et de la grande largeur demeurent sensiblement stables.

L'ensemble de ces relations montre que l'on retrouve à La Palud ce qui avait été observé à la Bastide de la Colle et confirme l'ontogénèse comme un phénomène majeur insensible aux fluctuations locales.

Caractères qualitatifs

Ces oursins ont une structure de l'apex peu variable et presque tous possèdent une ocellaire IV insérée (86%) et un apex légèrement allongé.

3. Echantillon de Carajuan (Fig. 93)

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Ensemble															
Moyenne	22,71	21,90	15,29	8,64	15,19	13,67	14,30	0,96	0,68	0,57	0,67	0,60	0,61	-0,013	19,66
Ecart type	3,97	3,90	3,09	1,67	3,05	2,34	2,70	0,021	0,043	0,051	0,027	0,022	0,024	0,029	3,59
Adultes															
Moyenne	23,93	23,10	16,15	9,02	16,08	14,38	14,94	0,97	0,69	0,56	0,67	0,60	0,61	-0,017	20,74
Ecart type	2,82	2,76	2,41	1,48	2,31	1,63	2,19	0,021	0,044	0,042	0,024	0,021	0,023	0,023	2,61

Fig. 93 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 10 DE CARAJUAN.

La plupart des *Toxaster* de l'échantillon de Carajuan ont été récoltés en place à la base des marnes du niveau 10. Ils sont dans l'ensemble bien conservés ; les jeunes y représentent 17% de la population.

4. Echantillon de Font Fraye (Fig. 94)

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
Ensemble															
Moyenne	21,76	21,01	14,46	8,30	14,42	12,83	12,50	0,97	0,67	0,58	0,66	0,59	0,59	-0,000	18,75
Ecart type	3,78	3,69	3,26	1,78	2,88	2,20	2,27	0,025	0,055	0,046	0,027	0,029	0,035	0,039	3,53
Adultes															
Moyenne	23,79	22,97	16,08	9,09	15,93	13,98	13,86	0,97	0,69	0,57	0,69	0,59	0,59	0,001	20,62
Ecart type	2,80	2,77	2,72	1,62	2,24	1,63	2,01	0,025	0,056	0,043	0,026	0,030	0,029	0,032	2,72

Fig. 94 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DU NIVEAU 10 DE FONT FRAYE.

Dans ce vallon on retrouve un éventail de variation de taille complet, avec des oursins très petits et une fraction jeune du même ordre d'importance qu'à la Bastide de la Colle (un tiers de la population).

5. Echantillon de Chabrières

Les quelques *T.granosus kiliani* rassemblés sur cette coupe sont en moyenne de petite taille et bien conservés.

6. Analyse de la variation latérale

Cette analyse a pour but de déceler d'éventuelles fluctuations

morphologiques entre les populations synchrones de différents gisements. Il est donc nécessaire de contrôler les autres sources de variation qui pourraient masquer les fluctuations écologiques ou géographiques. Ainsi, j'ai éliminé celles, particulièrement importantes, induites par l'ontogénèse en n'effectuant des comparaisons que sur les seules fractions adultes des échantillons.

+ Comparaison des valeurs moyennes

Le tableau de la figure 95 regroupe l'ensemble des résultats des tests de comparaison de moyennes entre les cinq gisements principaux. L'échantillon de la Palud se détache des quatre autres pour les variables dimensionnelles et l'indice volumétrique car les *T.granosus kiliani* y sont, en moyenne, plus gros que dans les autres localités. Une similitude morphologique entre les oursins des Allaves et de La Palud se manifeste, en outre, au niveau des indices. Pour le reste, les échantillons diffèrent peu entre eux, les écarts n'affectant que quelques indices sans qu'il soit possible de distinguer des affinités particulières entre les gisements.

COMPARAISON DES INDICES CALCULES						
	Les Allaves	La Palud	Carajuan	B.de la Colle	Font Fraye	
Les Allaves			GIB RBO RAP	AMB GIB RBO RAP	GIB RBO RGL AGL VOL	
La Palud	LL LA HT PP BO AP GL		RPP RBO RAP VOL	AMB RPP RBO RAP	RBO RGL AGL VOL	
Carajuan	LL HT PP BO	LL LA HT PP BO AP GL		RAP VOL	RAP RGL AGL	
Bastide de la Colle		LL LA HT PP BO AP GL	LL LA HT		RAP RGL AGL VOL	
Font Fraye	LL HT PP BO GL	LL LA HT PP BO AP GL	GL	LL LA HT GL		
COMPARAISON DES PARAMETRES MESURES						

Fig. 95 - TABLEAU DES RESULTATS DES COMPARAISONS ENTRE LES MOYENNES DES ECHANTILLONS ADULTES DES DIFFERENTS GISEMENTS (NIVEAU 10). LES VARIABLES QUI DIFFERENT SIGNIFICATIVEMENT (SEUIL DE 5%) SONT CONSIGNEES EN CARACTERES ORDINAIRES ; CELLES DIFFERANT DE MANIERE HAUTEMENT SIGNIFICATIVE (SEUIL DE 1%) LE SONT EN CARACTERES GRAS.

+ Analyse multivariée

Des analyses factorielles en composantes principales ont été réalisées sur cinq indices indépendants de la taille (la position de la plus grande largeur n'a pas été mesurée sur tous les oursins, c'est pourquoi RGL et AGL n'ont pas été pris en compte). Sur la projection en termes des premier et deuxième axes principaux, ainsi que sur celle en termes des premier et troisième axes, tous les individus des Allaves et de La Palud se regroupent en un nuage homogène qui se démarque sensiblement des autres échantillons (Fig. 96, p.105).

La discrimination s'opère essentiellement le long du premier axe factoriel et joue principalement sur la position de la bouche et la gibbosité (Fig. 97). Cette disjonction atteste de la parfaite identité morphologique des populations des Allaves et de La Palud, identité qui avait déjà été entrevue lors des tests de comparaison de moyennes, et témoigne, en outre, de la réalité de variations latérales - de la morphologie des oursins - au sein même des marnes de la zone à Verrucosum.

Composante	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
AMB	0,0281	-0,6954	0,0620
GIB	-0,7592	0,0238	0,4910
RPP	-0,1079	0,6760	-0,4803
RBO	-0,8544	0,0954	-0,0962
RAP	0,3529	0,5441	0,6714
Poids de la Composante	28,9	24,9	18,7
Poids Cumulé	28,9	53,8	72,5

Fig. 97 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (*T.granosus kiliani*, NIVEAU 10 ; INDICES) : VECTEURS PROPRES.

+ Conclusion

A partir d'une reconstitution globale de la sédimentation de l'Eocène, P. COTILLON (1971) avait situé la série de Carajuan dans la sous-zone isoséquentielle IVa et le synclinal de La Palud dans la sous-zone immédiatement plus néritique (IVb). En fait, dans sa fraction hauterivienne et probablement valanginienne supérieure, la série de La Palud offre de nombreuses similitudes avec celle des Allaves (domaine hémipélagique), alors qu'à Carajuan - géographiquement très proche du synclinal de Trigance - on observe une série voisine de celle de la Bastide de la Colle. Il est donc probable qu'il faille replacer le synclinal de La Palud dans un contexte plus pélagique que celui de Carajuan. Dans un tel cadre zonéographique les gisements des Allaves et de La Palud deviennent les plus hémipélagiques et leur comportement marginal sur les diagrammes en composantes principales s'ordonne alors selon un gradient de "pélagisme" croissant. Le déterminisme de la variation latérale semble donc en liaison avec la profondeur et témoigne de l'incidence des conditions de milieu sur la morphologie des *T.granosus kiliani* (en particulier sur RBO et GIB). Les variations enregistrées conservent toutefois une ampleur très réduite (aucune distinction n'est possible de visu) et l'ensemble des cinq populations étudiées constitue un chronodème parfaitement homogène. Il est néanmoins intéressant de

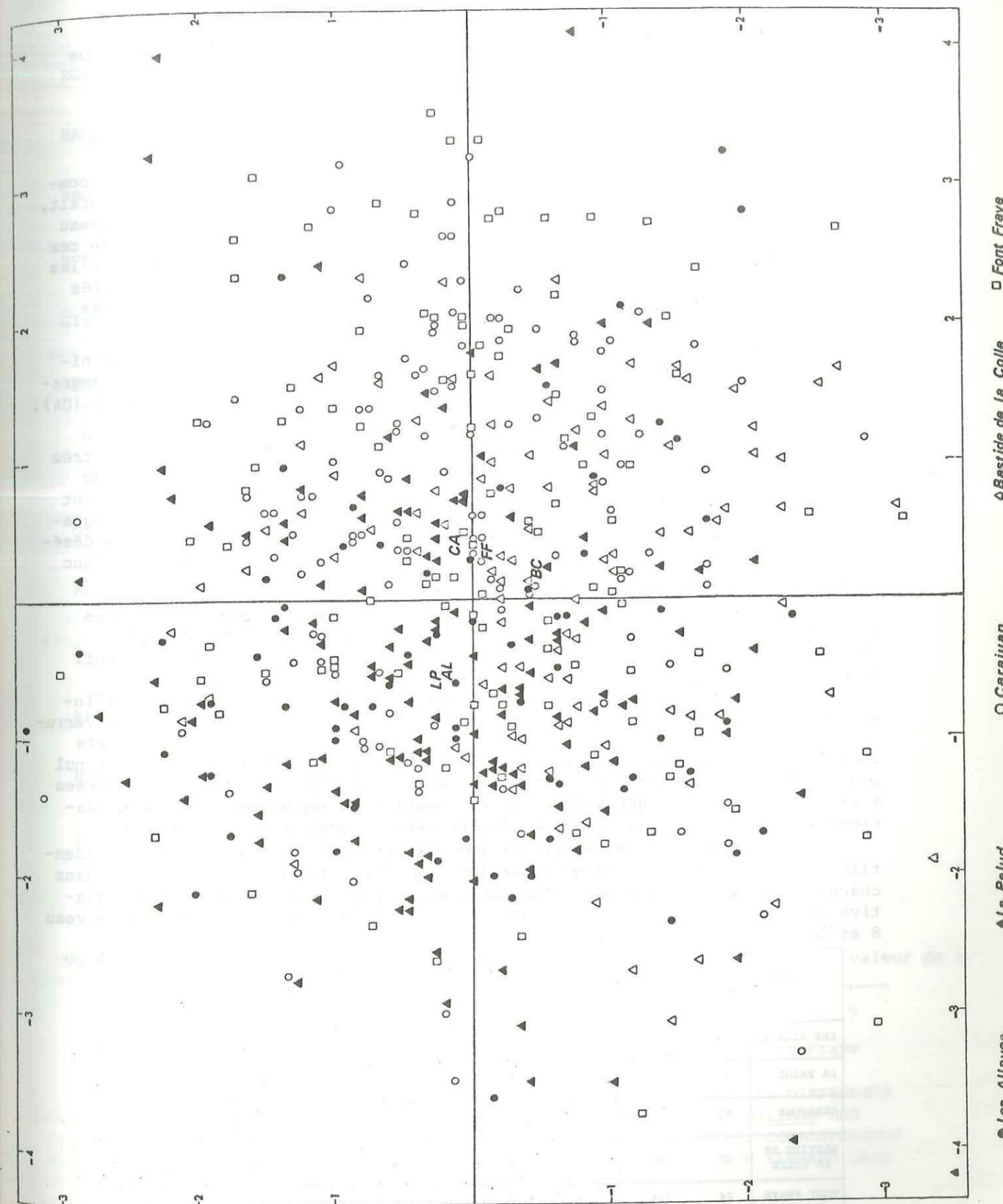


Fig. 96 - PROJECTION DES 551 POINTS INDIVIDUS DE *T.GRANOSUS KILIANI* ADULTES DU NIVEAU 10 EN FONCTION DES PREMIERE ET DEUXIEME COMPOSANTES PRINCIPALES (ANALYSE EFFECTUEE SUR LES INDICES)

constater que l'on retrouve le même facteur de variation (la profondeur) que pour les populations du niveau 8.

ETUDE COMPARATIVE DES ECHANTILLONS DU NIVEAU 8 ET DU NIVEAU 10

J'ai réalisé des tests de comparaison à partir des populations complètes (jeunes et adultes regroupés). Une élimination des stades jeunes aurait, en effet, considérablement restreint les effectifs des échantillons du niveau 8, empêchant alors toute analyse statistique. La prise en considération de ces stades introduit, bien sûr, un léger biais (dû au rôle de l'ontogenèse sur les fluctuations morphologiques) dans les comparaisons, mais celui-ci reste très faible car les amplitudes de variation de taille sont globalement analogues d'un niveau à l'autre (à l'exception de La Palud).

J'ai uniquement confronté entre elles les populations des deux niveaux issues d'un même gisement afin d'éliminer le facteur de variation géographique qui, comme je l'ai montré ci-dessus, est loin d'être négligeable (p.104).

Pour les paramètres mesurés et le volume (Fig. 98, p.107; partie inférieure de la figure), les *T.granosus kiliani* des niveaux 8 et 10 sont très semblables dans tous les gisements sauf à La Palud où, comme les oursins du niveau 10 sont en moyenne plus gros (il n'y a plus les jeunes), ils diffèrent statistiquement pour tous les paramètres de taille. Il est cependant remarquable que toutes ces différences, significatives ou non, correspondent à un déséquilibre volumétrique en faveur des oursins du niveau 10 qui s'affirment donc comme légèrement plus gros que ceux du niveau 8.

Les comparaisons des indices font ressortir quelques différences entre les deux niveaux (Fig. 98, p.107; partie supérieure de la figure). L'écart le plus sensible s'enregistre sur la position relative de l'appareil apical qui apparaît systématiquement plus antérieure chez les *Toxaster* du niveau 8 (dans les cinq gisements cet écart est de 0,024 en moyenne). A l'inverse la forme de l'ambitus est plus carrée chez les oursins de la zone à *Verrucosum* (écart moyen de 0,018). Pour les autres indices, la plupart des écarts sont non significatifs (écarts moyens de 0,013 pour GIB, 0,008 pour RPP et nul pour RBO). De plus, parmi les rares différences sensibles, celles enregistrées à La Palud sur RBO et RPP doivent probablement être imputables à des fluctuations de taille, ces indices se modifiant sensiblement avec la croissance.

La comparaison des structures des appareils apicaux confirme l'identité morphologique des *T.granosus kiliani* des deux niveaux et, aussi bien dans chacun des gisements que pour l'ensemble de la population, l'importance relative de chaque configuration apicale est statistiquement stable entre le niveau 8 et le niveau 10 (Fig. 99).

GISEMENT	NIVEAU 8				NIVEAU 10				RESULTAT	
	Ocellaire IV inserte		Ocellaire IV exserte		Ocellaire IV inserte		Ocellaire IV exserte			
LES ALLAVES	43	86%	7	14%	54	71%	22	29%	3,806	ns
LA PALUD	41	91%	4	9%	30	86%	5	14%	0,572	ns
CARAJUAN	69	80%	17	20%	58	77%	17	23%	0,202	ns
BASTIDE DE LA COLLE	40	78%	11	22%	59	76%	19	24%	0,134	ns
FONT FRAYE	24	75%	8	25%	28	80%	7	20%	0,243	ns
ENSEMBLE	217	82%	47	18%	229	77%	70	23%	2,677	ns

Fig. 99 - COMPARAISON DE L'IMPORTANCE RELATIVE DE CHAQUE CONFIGURATION APICALE ENTRE LES NIVEAUX 8 ET 10.

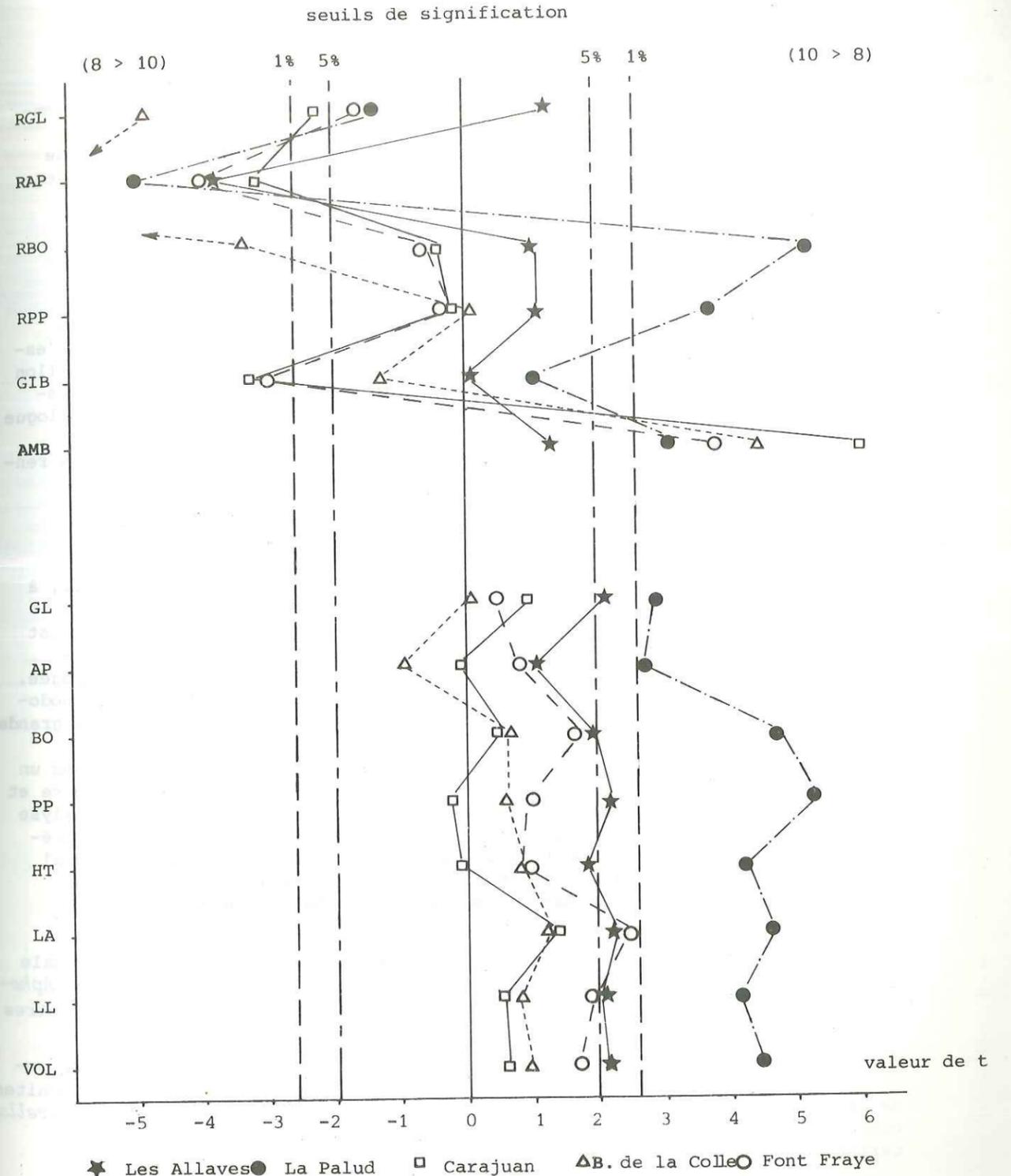


Fig. 98 - PROFILS STATISTIQUES DE COMPARAISON, DANS LES DIFFERENTS GISEMENTS, DES ECHANTILLONS DE *T.GRANOSUS KILIANI* DES NIVEAUX 8 ET 10. LES VALEURS DE t NEGATIVES CORRESPONDENT AUX VARIABLES QUI PRENNENT DES VALEURS PLUS ELEVEES DANS LE NIVEAU 8 QUE DANS LE NIVEAU 10.

Les populations de *T.granosus kiliiani* du sommet de la zone à Campylotoxum et de la zone à Verrucosum se révèlent indéniablement très semblables. Aucune différence morphologique majeure ne vient les séparer et elles ne diffèrent que très peu par la forme de l'ambitus et la position de l'appareil apical. Une analyse multivariée confirmera d'ailleurs cette identité morphologique plus loin dans ce chapitre (p.112).

AFFINITES

Les différences morphologiques majeures qui séparent *Toxaster granosus kiliiani* de *T.granosus granosus* ont déjà été entrevues lors de la description de cette première sous-espèce (voir ci-dessus, p.86 ). Pour l'essentiel *T.granosus kiliiani* est une forme plus courte et plus haute, au sillon ambulacraire antérieur moins déprimé, que *T.granosus granosus* ; cette sous-espèce des niveaux 8 et 10 apparaît donc beaucoup plus ronde que son homologue des niveaux 5 et 6.

J'envisagerai les différences qui la sépare des autres espèces rencontrées au moment de l'étude de celles-ci.

REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET REMARQUES SEDIMENTOLOGIQUES

*T.granosus kiliiani* apparaît au sommet du Valanginien inférieur, à la base de la dernière séquence de la zone à Campylotoxum : on trouve les premiers représentants de cette sous-espèce dans le niveau 8. Cet oursin est ensuite absent de l'épisode carbonaté de la petite lumachelle, mais on le retrouve à la base du niveau 10 (zone à Verrucosum) où il atteint son apogée. Au-dessus, il est encore fréquent dans le reste du niveau 10 (zone à Trinodosum), puis disparaît de la seconde barre de calcaires bioclastiques : la grande lumachelle.

Dans le niveau 8 les *T.granosus kiliiani* se sont développés dans un faciès de calcaires argileux (70 à 80% de carbonates), d'apparence marneuse et à débit en plaquettes. L'aperçu sédimentologique sommaire donné par l'analyse du sédiment aux rayons X (diagrammes de poudres) a permis de déceler la présence de dolomite (probablement synsédimentaire) dans ce niveau. Ce minéral n'est pas présent partout où le niveau 8 existe (je ne l'ai trouvé qu'aux Allaves, à Carajuan et à la Bastide de la Colle), mais il n'existe jamais ailleurs que dans ce niveau. Pourquoi ?

Outre cette particularité sédimentologique, le niveau 8 se signale par l'association de deux espèces de *Toxasteridae* : *T.granosus kiliiani* et *Aphelaster integer*<sup>15</sup>, type d'association qui n'a été retrouvé dans aucun des autres niveaux de l'Eocrétacé de la région de Castellane.

Le reste de la faune est classiquement composé de *Disaster subelongatus* (en petit nombre), seul autre Spatangoïde, de lamellibranches, d'ammonites, de crustacés et surtout de brachiopodes qui avec la petite Zeilleiridé *Tamarella*, connaissent un pullulement extraordinaire à la base du niveau 8 ("noyaux de cerises").

15) Jusqu'à présent *A.integer* était considéré comme une forme hauterivienne et c'est la première fois qu'elle est signalée dans des niveaux aussi anciens du Crétacé inférieur. Ceci n'est d'ailleurs pas étonnant dans la mesure où cette forme est de caractère très primitif ; J.LAMBERT (1924, p.439) écrivait d'ailleurs "*Aphelaster* [...] rappelle encore étroitement certains *Proccassiduloida* et [...] semble réaliser ce qui fut la forme primitive des *Spatangoida*".

La microfaune, bien qu'assez pauvre, est remarquable par la présence d'*Everticyclammina*, foraminifère lié à des apports terrigènes fins et vivant sur des fonds vaseux. Par contre, les microdébris organiques sont assez abondants : en particulier les débris d'échinodermes (fragments de test, radioles) et d'annélides.

Le cadre sédimentologique et paléoécologique de l'épanouissement extraordinaire de *T.granosus kiliiani* dans la zone à Verrucosum sera étudié en détail au cours d'un chapitre à venir consacré à l'écologie (p.163).

III - COMPARAISON TOXASTER GRANOSUS GRANOSUS  
- T. GRANOSUS KILIANI -

Cette comparaison a pour objet de mieux préciser les caractères qui séparent les deux sous-espèces de *T. granosus* et par là de les infirmer ou de les confirmer en tant qu'unités infraspécifiques. Je me limiterai donc, dans ce paragraphe, à une simple analyse comparative sans chercher à discerner de tendances évolutives. Cette dernière démarche sera ultérieurement suivie dans un contexte plus général, englobant l'ensemble des taxons étudiés.

ANALYSE UNIVARIEE

J'ai regroupé dans le tableau de la figure 100 les valeurs moyennes prises par les indices de forme et de position, dans les échantillons étudiés au cours de ce chapitre : Les Allaves niveaux 5 et 6 pour *T. granosus granosus*, Carajuan niveau 8 et La Palud niveau 10 pour *T. granosus kiliani*. Ces valeurs concernent, presque exclusivement, les fractions adultes de chaque échantillon ; seul l'échantillon du niveau 5 des Allaves renferme quelques jeunes, mais qui sont très peu nombreux.

	<i>T. granosus granosus</i>		<i>T. granosus kiliani</i>	
	Les Allaves Niveau 5	Les Allaves Niveau 6	Carajuan Niveau 8	La Palud Niveau 10
AMB	0,94	0,94	0,95	0,96
GIB	0,67	0,65	0,71	0,69
RPP	0,56	0,53	0,56	0,58
RBO	0,68	0,67	0,67	0,69
RAP	0,61	0,60	0,61	0,59
RGL	0,62	0,61	0,62	0,60
AGL	-0,018	-0,016	-0,003	-0,029

Fig. 100 - TABLEAU COMPARATIF DES INDICES OBSERVES CHEZ LES DEUX SOUS-ESPECES DE *T. granosus*.

*T. granosus kiliani* se distingue nettement de *T. granosus granosus* par les trois premiers indices, alors que, pour les autres indices, ces deux sous-espèces se ressemblent beaucoup. Le *T. granosus kiliani* adulte est ainsi plus carré et plus gibbeux que son homologue *T. granosus granosus* ; son péri-procte s'ouvre, en outre, relativement plus haut sur la face arrière du test. Ces différences qui apparaissent à l'analyse, sont parfaitement discernables à l'observation visuelle et je les avais déjà soulignées lors de la description des sous-espèces.

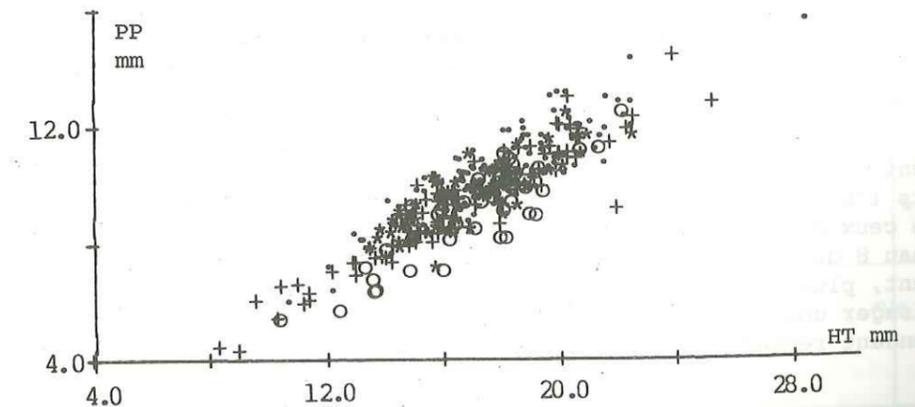
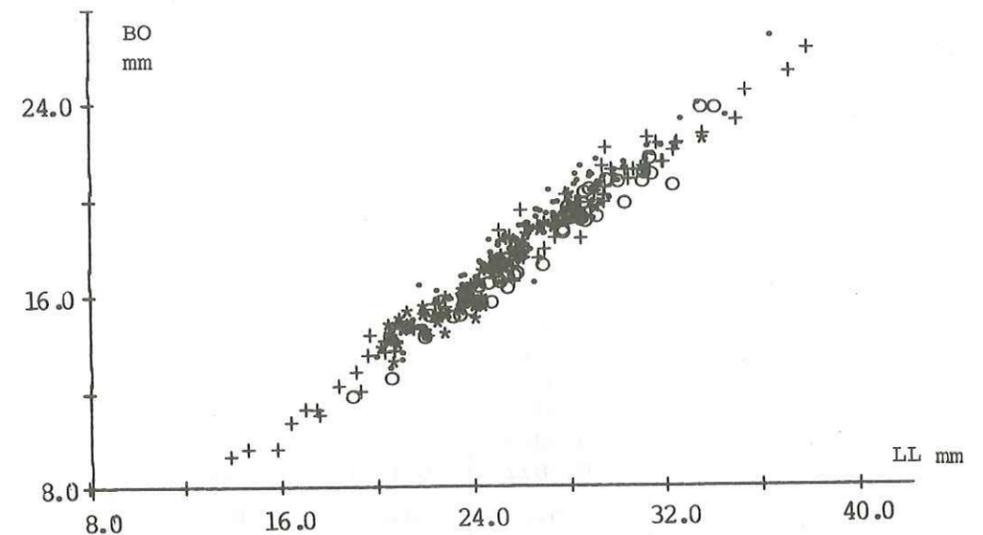
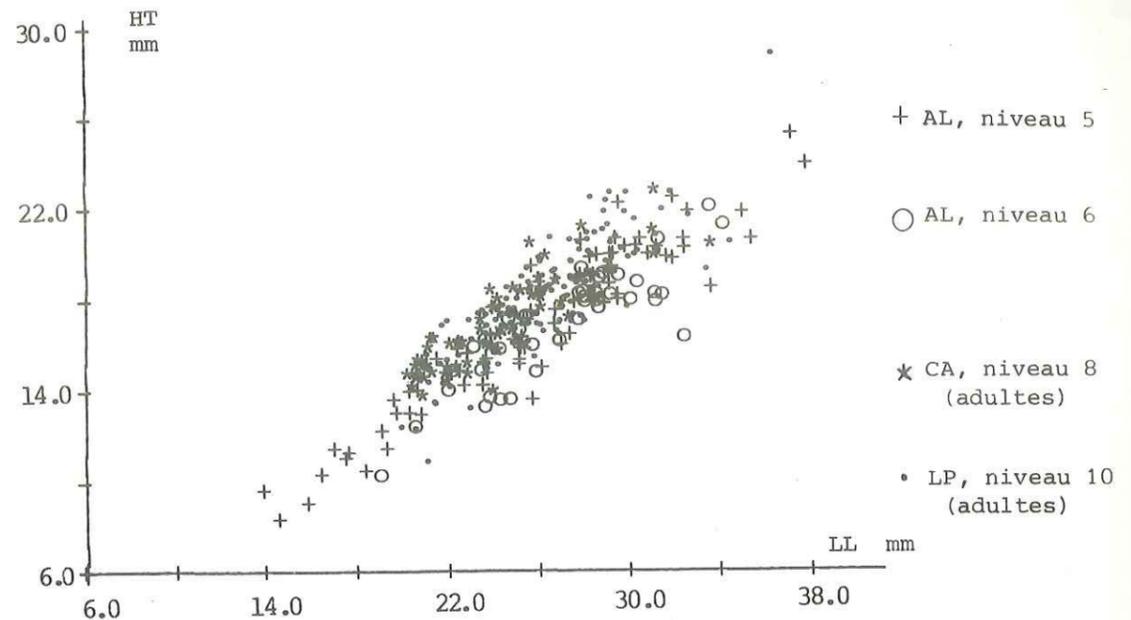


Fig. 101 - DIAGRAMMES DE DISPERSION COMPARATIFS DES DEUX SOUS ESPECES DE *TOXASTER GRANOSUS* DES NIVEAUX 5,6,8 et 10.

ANALYSE BIVARIEE

On retrouve avec certaines relations, mais considérablement amoindris, les écarts révélés par l'analyse univariée. Ainsi, les deux sous-espèces se distinguent-elles de façon sensible sur le diagramme de dispersion de HT en fonction de LL, qui retranscrit leur différence de gibbosité (Fig. 101, p. 111). Bien que les *T.granosus granosus* du niveau 6 se distinguent quelquefois par des relations un peu différentes<sup>16</sup>, on constate dans l'ensemble une bonne homogénéité des relations qui lient entre eux les paramètres. Cela exprime une relative constance des modalités de croissance des adultes entre les deux sous-espèces.

ANALYSE MULTIVARIEE

J'ai réalisé deux analyses en composantes principales, sur les sept paramètres mesurés, à partir de regroupements d'échantillons comprenant des *T.granosus granosus* et des *T.granosus kiliani*.

Tout d'abord, j'ai réuni les oursins des niveaux 5 et 6 des Allaves avec ceux du niveau 8 de Carajuan et du niveau 10 de la Bastide de la Colle, ma démarche ayant été guidée par la qualité intrinsèque de chacun de ces échantillons. La projection des points individus sur les deuxième et troisième axes principaux dessine un nuage elliptique où les *T.granosus kiliani* apparaissent nettement distincts des *T.granosus granosus* (Fig. 102, p.113). La ségrégation s'opère essentiellement le long du second axe sur lequel intervient surtout la position du périprocte (Fig. 103).

Composante	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
LL	-0,9924	0,1028	0,0162
LA	-0,9877	0,0793	0,0772
HT	-0,9745	-0,1492	0,1315
PP	-0,9196	-0,3818	-0,0824
BO	-0,9907	0,0667	0,0169
AP	-0,9807	0,1220	-0,1002
GL	-0,9822	0,1331	-0,0642
Poids de la Composante	95,2	3,2	0,6
Poids Cumulé	95,2	98,4	99,00

Fig. 103 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (*Toxaster granosus*, NIVEAUX 5 à 10 ; PARAMETRES) : VECTEURS PROPRES.

Il est remarquable que les deux échantillons de *T.granosus kiliani* soient presque confondus alors que ceux de *T.granosus granosus* sont assez distants l'un de l'autre. L'écart morphologique qui sépare les oursins du niveau 5 de ceux du niveau 6 semble donc plus important que celui qui sépare ceux du niveau 8 de ceux du niveau 10, bien que les deux premiers soient, très certainement, plus proches l'un de l'autre dans le temps. Cette constatation laisse envisager une possibilité d'interprétation évolutive à laquelle je ne pourrai cependant répondre faute d'arguments majeurs que, seule, pourrait me fournir

16) J'ai analysé ces différences par rapport au niveau 5, ci-dessus dans ce même chapitre (p. 84).

Fig. 104 - Projection des 237 points individus de *Toxaster granosus* des Allaves en fonction des deux premières composantes principales (analyse effectuée sur les paramètres).

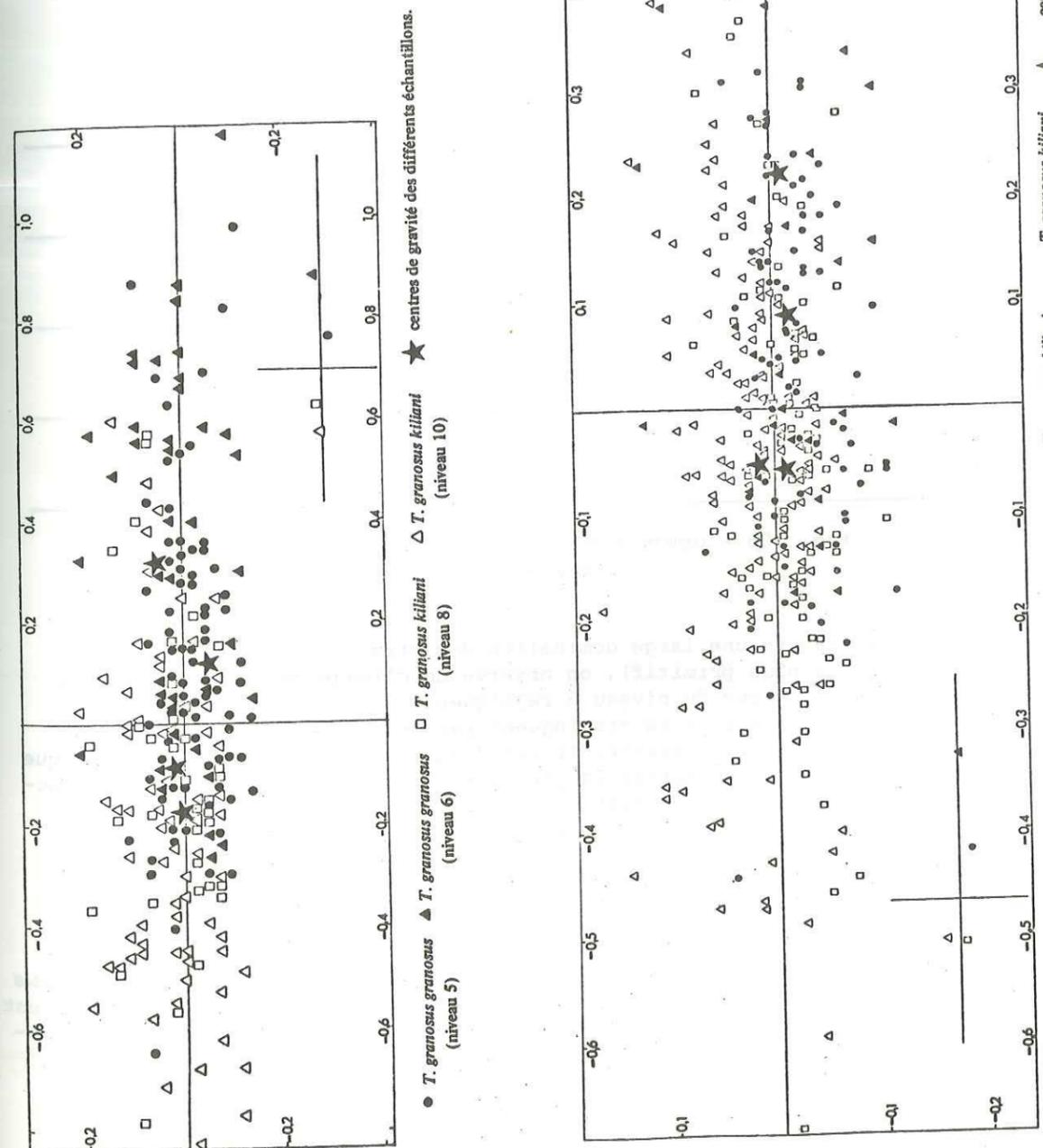


Fig. 102 - Projection des 357 points individus de *Toxaster granosus* des niveaux 5, 6, 8 et 10 en fonction des deux premières composantes principales (analyse effectuée sur les paramètres).

une compréhension complète des relations interspécifiques dans le genre *Toxaster*.

Dans un deuxième temps, j'ai regroupé les lots issus d'un même gisement, en l'occurrence celui des Allaves qui, seul, a fourni un échantillonnage de *T.granosus granosus* représentatif. Une éventuelle perturbation des résultats par les fluctuations géographiques étant ainsi écartée, on constate, sur la projection en termes des deuxième et troisième composantes, le même type de ségrégation le long du second axe (Fig. 104, p.113). Là encore, l'écart entre les *T.granosus granosus* des niveaux 5 et 6 est sensiblement plus important que celui qui sépare les *T.granosus kiliani*.

### CARACTERES QUALITATIFS

J'ai regroupé l'ensemble des structures apicales recensées chez les deux sous-espèces de *T.granosus*, soit près de neuf cents (Fig. 105).

NIVEAU LITHOLOGIQUE	STRUCTURES A OCELLAIRE IV Inserte	STRUCTURES A OCELLAIRE IV Exserte
10	229 77%	70 23%
8	217 82%	47 18%
6	91 83%	19 17%
5	135 63%	78 37%

Fig. 105 - DENOMBREMENT DES STRUCTURES APICALES CHEZ *Toxaster granosus*.

A travers une large domination des structures à ocellaire IV inserte (type le plus primitif), on observe un clivage en deux lots ; mais les *T.granosus granosus* du niveau 6 rejoignent ici les *T.granosus kiliani*, alors que ceux du niveau 5 se distinguent par un pourcentage relativement élevé d'apex à ocellaire exserte. Il est d'ailleurs étonnant de constater que le niveau le plus ancien abrite la plus forte proportion de *Toxaster* à structure apicale "évoluée" ; fluctuation toutefois ramenée à sa juste dimension quand on la replace dans la succession des espèces au cours de l'Eocrétacé (voir ci-dessous, p.158).

### CONCLUSION

Des différences notables, entre les deux sous-espèces de *T.granosus* comparées, se manifestent au cours de plusieurs étapes de l'analyse et viennent confirmer l'observation visuelle. La distinction de ces deux entités taxinomiques s'avère donc pleinement justifiée.

Mais il est troublant de constater qu'à diverses reprises, les *Toxaster* du niveau 6 se désolidarisent sensiblement de ceux du niveau 5, en particulier pour la structure de l'appareil apical. Faut-il voir dans l'importance (toute relative) de ces différences un signe d'anagenèse et considérer les *T.granosus granosus* du niveau 6 comme des formes de passage aux *T.granosus kiliani* ?

TOXASTER LORIOLI (LAMBERT) 1895

- Planche 2, Fig. 8 - 11 -

SYNONYMIE

J. LAMBERT créa en 1895 l'espèce *T. lorioli* à laquelle il rattacha des *Toxaster* que P. de LORIOLO (1873) avait précédemment attribués à *T. ricordeanus* (COTTEAU). Dans sa diagnose originale, LAMBERT ne donne d'ailleurs aucune figuration et renvoie à celle de P. de LORIOLO.

- NON -1851- *Toxaster ricordeanus* COTTEAU, p. 293
- 1873- *Echinospatagus ricordeanus* (COTTEAU), de LORIOLO, p. 347, pl. 28, fig. 5
- Type -1895- *Toxaster lorioli* LAMBERT, in KILIAN et LEEHNARDT, p. 974, note infrapaginale, figuration de P. de LORIOLO (1873)
- ? -1903- *Toxaster cf lorioli* (LAMBERT), SAVIN, p. 28
- 1920- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), LAMBERT, p. 10, pl. 3, Fig. 3
- 1920- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), LAMBERT, p. 12
- 1924- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), LAMBERT et THIERY, p. 436, in litteris
- 1934- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), DENIZOT, p. 140, pl. 5, fig. 1
- 1935- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), LAMBERT, p. 364, in litteris
- ? -1939- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), DENIZOT, p. 10, in litteris
- 1948- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), CHARLES, p. 108
- 1963- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), THEVENIN, p. 82, pl. 5, fig. 7
- 1965- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), HUMBERT, p. 68, in litteris
- 1976- *Toxaster lorioli* (LAMBERT), HUMBERT, in MASSE et HUMBERT, p. 49, in litteris.

DESCRIPTION

1. Forme

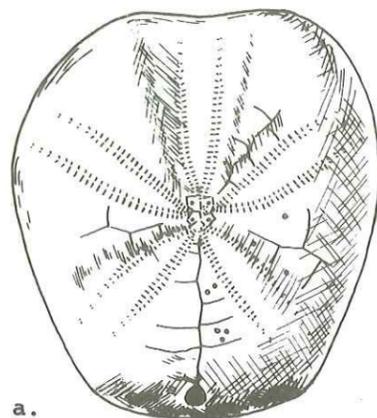
Espèce de taille moyenne à petite, au test renflé (les exemplaires de mon échantillon sont cependant assez aplatis), à peine rétréci à l'arrière avec un rebord postérieur très large qui donne à la forme de l'ambitus un aspect rectangulaire ; face supérieure régulièrement convexe se terminant par une tron-cature arrière oblique et très atténuée ; sillon ambulacraire antérieur peu pro-fond, aux bords faiblement déclives, qui échancre timidement l'ambitus (Fig. 106 a,b et c, p. 118).

2. Périprocte

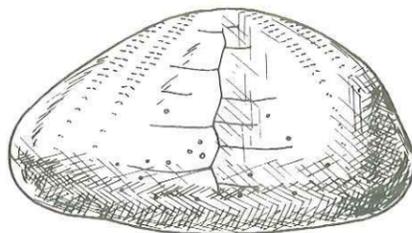
Il est classiquement situé au sommet de la troncature arrière.

3. Appareil apical

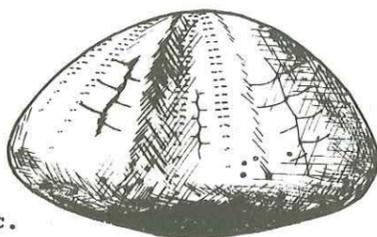
Assez compact, il possède une ocellaire IV soit rentrante soit sor-tante (Fig. 106 e,f, p. 118).



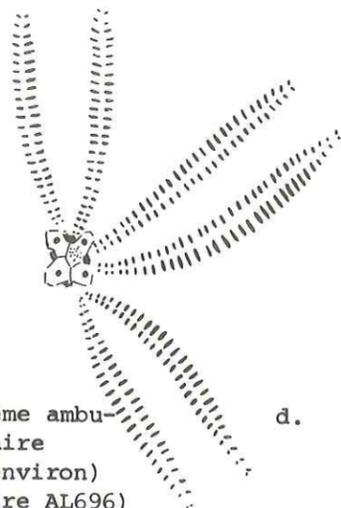
a. face apicale



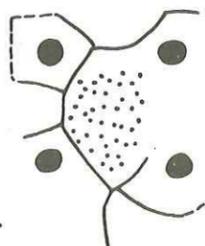
b. profil latéral gauche



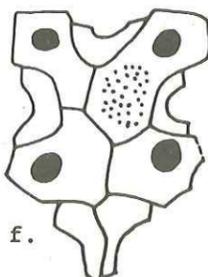
c. profil antérieur



d. système ambulacraire (x4 environ) (exemplaire AL696)



e. apex à ocellaire IV inserte (x15) (exemplaire AL629)



f. apex à ocellaire IV exserte (x15) (exemplaire AL167)

Fig. 106 - TOXASTER LORIOLI (LAMBERT)

#### 4. Ambulacres

Les ambulacres pairs sont étroits, à fleur de test, longs et peu flexueux. Les pores ambulacraires sont identiques dans les cinq ambulacres ; ils sont transverses et allongés, semblables dans les différentes branches ambulacraires comme dans chaque zygapore où les internes sont à peine plus courts que les externes (Fig. 106 d, p.118).

#### MATERIEL

L'essentiel des *Toxaster lorioli* que j'ai rencontrés proviennent du synclinal des Allaves en domaine hémipélagique où cette espèce n'est présente que dans le niveau 12 (Valanginien terminal). Elle y est d'ailleurs peu abondante et la faiblesse numérique de l'échantillon (5(6) exemplaires mesurés) a interdit toute analyse quantitative. Il est cependant probable que *T. lorioli* a une extension plus large : quatre exemplaires des collections du Département des Sciences de la Terre de Lyon proviennent de Peyroules (Alpes de Haute Provence) et deux de Comps (Var) ; de plus le docteur A. GUEBHARD en a recueilli en abondance à La Roque Esclapon, La Martre, Escragnolles 17... Mais le niveau 12 manque fréquemment à l'affleurement soit par lacune stratigraphique (comme à Font Fraye), soit à la suite de conditions morphostructurales défavorables (comme à la Bastide de la Colle ou à La Palud) ce qui explique l'indigence de mon échantillonnage.

On rencontre aussi cette espèce, mais beaucoup plus rarement, dans la barre calcaire à *Acanthodiscus radiatus* (comme à Carajuan, par exemple).

#### AFFINITES

*T. lorioli* se distingue de *T. granosus granosus* par son ornementation plus réduite, sa taille plus petite et par l'ensemble des caractères qui le différencient aussi de *T. granosus kiliani*. Il diffère de ce dernier par son sillon antérieur un peu plus accusé, sa troncature arrière atténuée, sa face inférieure plus plane et son apex compact à ocellaire IV plus souvent exserte. Ses pores ambulacraires plus développés, son bivium étroitement rapproché du trivium et ses pétales antérieurs pairs moins droits confèrent en outre à l'ensemble du système ambulacraire de *T. lorioli* un aspect moins primitif.

#### REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET REMARQUES SEDIMENTOLOGIQUES

Hormis sa présence très discrète dans la barre calcaire à *Acanthodiscus radiatus*, *Toxaster lorioli* n'existe pratiquement que dans le bref épisode marneux du niveau 12 qui correspond au sommet de la zone à *Callidiscus* (Valanginien terminal). Cette période de transition entre deux étages a souvent été le cadre d'une sédimentation perturbée avec lacune du niveau 12 ou dépôt d'un niveau glauconieux et phosphaté condensé (le niveau glauconieux du Pont de Pas d'Escaie regroupe tout le Valanginien supérieur en 0,40 m).

Là où il y a eu dépôt, *T. lorioli* s'est développé dans un milieu carbonaté (75% de carbonates), probablement vaseux, très riche en pyrite et hématite ; ces deux minéraux sont présents sous forme de nodules.

17) Dans certains gisements *T. lorioli* a pu être confondu avec *T. neocomiensis* de l'Hauterivien inférieur qui est beaucoup plus fréquent.

Dans cet environnement, où les foraminifères constituaient l'essentiel d'une microfaune benthique abondante, *T. lorioli* est associé à *Disaster subelongatus* et *Collyropsis ovulum* qui sont extraordinairement abondants puisqu'ils constituent environ les deux tiers de la population de Span- tagoïdes. Les échinides réguliers sont également présents (j'ai trouvé quel- ques radioles épineux). Le reste de la macrofaune renferme des lamellibranches, des brachiopodes (grosses térébratules), des poissons (découverte de deux dents) et de nombreux céphalopodes : ammonites, nautilus et surtout bélemnites, aux rostrales auréolés par la silicification, parmi lesquelles les *Duvaliidae* sont particulièrement abondants.

TOXASTER NEOCOMIENSIS (D'ORBIGNY) 1853

- Planche 2, Fig. 12 à 15 -

SYNONYMIE

- type -1853- *Echinospatagus neocomiensis* A. d'ORBIGNY, p. 162, pl.842
- 1858- *Toxaster neocomiensis* (COTTEAU), DESOR, p. 353
- 1863- *Echinospatagus neocomiensis* (d'ORBIGNY), COTTEAU, p. 124, pl. 61, fig. 7-11
- 1889- *Echinospatangus neocomiensis* (d'ORBIGNY), LAMBERT, p. 45 ...
- 1920- *Toxaster neocomiensis* (d'ORBIGNY), LAMBERT, p. 10
- VU. -1924- *Toxaster neocomiensis* (d'ORBIGNY), LAMBERT, et THIERY, p. 436, pl. 13, fig. 4
- 1960- *Toxaster neocomiensis* (d'ORBIGNY), DEVRIES, p. 18, pl. 3, fig. 17-24
- 1963- *Toxaster neocomiensis* (d'ORBIGNY), THEVENIN, p. 79
- 1965- *Toxaster neocomiensis* (d'ORBIGNY), HUMBERT, p. 63, in litteris

DESCRIPTION

1. Forme

Test légèrement polygonal, s'élargissant à l'avant et se terminant par une troncature oblique à l'arrière ; bord postérieur assez souvent sinueux. La face supérieure régulièrement arrondie en avant de l'apex voit sa convexité diminuer au-delà ; la face inférieure est sensiblement plane ce qui confère au test une forme générale moyennement gibbeuse. Le sillon ambulacraire antérieur profond se marque sur le bord antérieur par une importante sinuosité. Sur la face aborale l'échancrure est franche avec des rebords aux arêtes vives (fig. 107 a,b, et c, p.122).

2. Périprocte

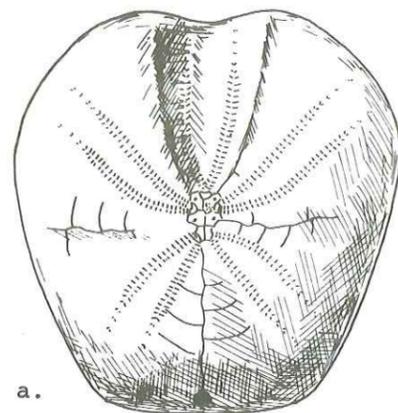
Comme chez les autres espèces, il est ovale et s'ouvre au niveau de la troncature arrière.

3. Péristome

Bouche en forme de pentagone arrondi, proche du bord antérieur.

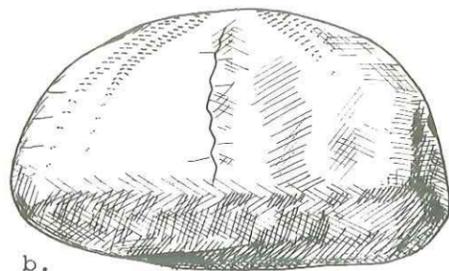
4. Appareil apical

Il est situé légèrement en avant du sommet. Sa structure est compacte avec une ocellaire IV toujours exserte (Fig. 107 e, p.122).



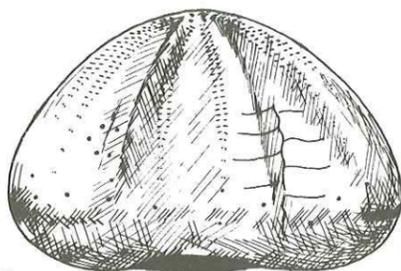
a.

face apicale



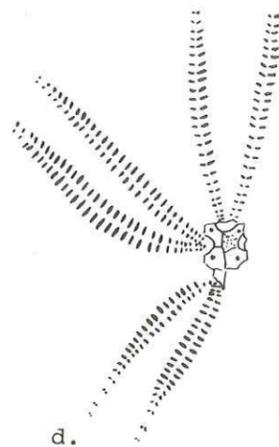
b.

profil latéral gauche



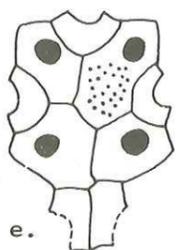
c.

profil antérieur



d.

système ambulacraire  
(x4 environ)  
(exemplaire LP244)



e.

apex (x15) (exemplaire LP320)

Fig. 107 - TOXASTER NEOCOMIENSIS (d'ORBIGNY)

### 5. Ornementation

D'après J. LAMBERT (1920 b), l'ornementation de *Toxaster neocomiensis* est tout à fait remarquable par la présence fréquente, chez l'adulte, de gros tubercules scrobiculés qui entament plus de la moitié de l'épaisseur du test. Ce type de vestiture ne deviendra, en effet, banal qu'au Crétacé supérieur et au Tertiaire. J'ai pu examiner un exemplaire de la collection LAMBERT possédant de tels tubercules. Ceux-ci sont aisément identifiables et ne pourraient être altérés que par une usure extrême du test ; leur présence n'échapperait donc pas à une observation même très succincte. Cependant, tous les exemplaires rattachés à cette espèce ne présentent pas ces tubercules et certains auteurs (DEVRIES, par exemple) n'en font même pas mention. Aucun des individus que j'ai pu, pour ma part, récolter dans les Alpes du Sud n'en possède et leur ornementation reste très timide.

### 6. Ambulacres

Les ambulacres pairs sont superficiels et flexueux (surtout les pairs antérieurs). Bibium et trivium sont rapprochés.

Dans chaque branche ambulacraire les pores internes sont petits et courts alors que les externes sont allongés en fentes transverses. Cette dissymétrie s'accompagne d'une nette disposition en chevron dans l'ambulacre impair dont les pores sont, en outre, plus petits. Souvent, les branches postérieures des ambulacres sont plus développées (essentiellement dans les zones II et IV) (Fig. 107 d, p. 122). Il existe donc chez *T. neocomiensis* une double hétérogénéité des pores ambulacraires : une première entre les ambulacres, et une seconde entre les pores de chaque zygopore. C'est l'hétéropodie généralisée de DEVRIES (1960 a, p. 39).

### 7. Remarque

La caractérisation de cette espèce semble cependant quelquefois délicate puisque E. DESOR (1858) notait "il se pourrait que cette espèce ne fut qu'une variété du *Toxaster complanatus*..." (*Toxaster retusus* auct.) et que P. de LORIOU (1873) préférerait n'y voir "qu'un individu un peu monstrueux d'*Echinospatagus cordiformis*"... (*Toxaster retusus* auct.).

### MATERIEL

Je n'ai rencontré *Toxaster neocomiensis* que dans deux des localités prospectées : à La Palud où un échantillon important a pu être recueilli et à Font Fraye où le gisement n'a livré que quelques individus en bon état. Dans ces deux localités *T. neocomiensis* provient essentiellement de la base de la formation des marnes à bélemnites.

### ETUDE DE L'ECHANTILLON DE LA PALUD

Seul cet échantillon est suffisamment important pour servir de base à une caractérisation biométrique de l'espèce. Il regroupe environ quatre vingt dix exemplaires dont une cinquantaine ont été mesurés.

Dès la collecte, j'ai été surpris par la petite taille de ces *Toxaster* dont le plus gros exemplaire mesuré atteint 25 mm et dont la longueur moyenne est inférieure à 20 mm. Malgré une fossilisation dans des marnes, ceci a préservé les oursins de la déformation et a permis leur bonne conservation.

1. Etude biométrique

. Analyse univariée (Fig. 108)

Le coefficient d'asymétrie ne dépasse que rarement et faiblement le seuil de signification de 5% (pour BO et GL) ; le coefficient d'acuité reste toujours en deçà du seuil. Pour cette espèce on remarque encore le caractère faiblement mais régulièrement platykurtique des distributions (seul RBO est leptokurtique). Les tests  $\chi^2$  témoignent de l'homogénéité de la population en confirmant le parfait ajustement de tous les histogrammes (paramètres et indices) à une courbe de Gauss.

Paramètres	M	S <sup>2</sup>	S	S <sub>M</sub>	V%	$\gamma_1$		$\gamma_2$		$\chi^2$	v	
LL	19,79	11,50	3,39	0,46	17,13	-0,513	ns	-0,512	ns	6,80	7	ns
LA	18,39	11,05	3,32	0,45	18,07	-0,489	ns	-0,661	ns	9,14	6	ns
HT	11,79	5,01	2,24	0,30	18,99	-0,270	ns	-0,796	ns	2,33	5	ns
PP	7,03	1,34	1,16	0,17	16,45	-0,160	ns	-0,573	ns	0,26	1	ns
BO	13,55	6,00	2,45	0,36	18,08	-0,661	S	-0,184	ns	4,53	2	ns
AP	11,52	3,78	1,94	0,26	16,87	-0,385	ns	-0,630	ns	4,78	3	ns
GL	12,71	4,95	2,22	0,32	17,50	-0,596	S	-0,475	ns	5,47	3	ns
AMB	0,93	0,00061	0,025	0,0034	2,66	-0,126	ns	-0,176	ns	2,92	7	ns
GIB	0,62	0,00127	0,036	0,0048	5,78	-0,402	ns	-0,337	ns	12,16	8	ns
RPP	0,59	0,00214	0,046	0,0067	7,84	0,246	ns	-0,070	ns	5,81	5	ns
RBO	0,68	0,00040	0,020	0,0029	2,95	0,397	ns	0,882	ns	2,17	2	ns
RAP	0,58	0,00057	0,024	0,0032	4,08	0,356	ns	-0,397	ns	2,95	4	ns
RGL	0,64	0,00041	0,020	0,0030	3,19	-0,262	ns	-0,150	ns	2,47	3	ns
AGL	-0,053	0,00093	0,030	0,0044		0,039	ns	-0,858	ns			ns
VOL	16,25	8,38	2,90	0,39	17,85	-0,451	ns	-0,666	ns			

Fig. 108 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DE *T. neocomiensis* DE LA PALUD (BASE DES MARNES A BELEMNITES).

Les coefficients de variabilité sont un peu plus réduits que ceux calculés chez les autres espèces. Ils sont cependant toujours importants pour les variables dimensionnelles chez lesquelles la taille intervient. Parmi les indices on note, de même que chez toutes les autres espèces, la variabilité plus accusée de RPP et GIB et celle plus réduite de RBO. Ceci est dû d'une part au caractère fluctuant des variables périprocte et hauteur et d'autre part à la nature disharmonique du développement de ces paramètres.

. Analyse bivariée (Fig. 109 et 110)

La matrice des corrélations (Fig. 109) ne donne aucune indication remarquable hormis l'existence de liaisons entre premièrement la position relative du périprocte (RPP) et la taille ( $r_{RPP-VOL} = -0,545$ ) et deuxièmement entre RPP et AMB ( $r = -0,463$ ) ; ces liaisons ne sont toutefois que la transcription de disharmonies de croissance (voir ci-après).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
LL	/														
LA	0,990	/													
HT	0,944	0,951	/												
PP	0,875	0,856	0,916	/											
BO	0,989	0,979	0,947	0,891	/										
AP	0,971	0,958	0,906	0,835	0,958	/									
GL	0,983	0,971	0,953	0,888	0,968	0,955	/								
AMB	0,338	0,463	0,422	0,186	0,294	0,293	0,277	/							
GIB	0,063	0,085	0,378	0,315	0,041	0,041	0,074	0,159	/						
RPP	-0,518	-0,560	-0,536	-0,160	-0,480	-0,513	-0,492	-0,463	-0,074	/					
RBO	0,302	0,296	0,318	0,408	0,436	0,272	0,266	0,095	0,123	0,016	/				
RAP	-0,237	-0,255	-0,257	-0,267	-0,255	-0,001	-0,233	-0,237	-0,050	0,087	-0,176	/			
RGL	-0,015	-0,028	0,064	0,125	-0,042	-0,007	0,170	-0,109	0,250	0,107	-0,209	0,050	/		
AGL	-0,178	-0,190	-0,242	-0,290	-0,169	-0,000	-0,293	-0,161	-0,168	-0,006	0,002	0,751	-0,622	/	
VOL	0,990	0,992	0,979	0,894	0,982	0,955	0,979	0,415	0,185	-0,545	0,309	-0,255	0,009	-0,208	/

Fig. 109 - MATRICE DES CORRELATIONS DE L'ECHANTILLON LA PALUD, MARNES A BELEMNITES (BASE).

. A la forte corrélation longueur-largeur ( $r = 0,990$ ) s'ajoute une faible dispersion ( $D_a = 2,44\%$ ) qui font de la forme de l'ambitus un caractère très stable à une taille donnée. Mais la nature de la relation, disharmonie au coefficient de pente voisin de 1, implique une évolution de la forme au cours de la croissance, AMB augmentant corrélativement avec la taille.

. La liaison hauteur-longueur est, comme toujours, nettement plus dispersée et la relation disharmonique reflète une accentuation de la gibbosité.

Les *T. neocomiensis* deviennent donc de plus en plus carrés (puisque AMB s'accroît) et de plus en plus trapus (puisque GIB augmente) en vieillissant.

Paramètres Caractères	Equation de la régression	Sb	Da%	r	test z sur r
LA-LL	LA = 0,98 LL - 1,01	0,0185	2,44	0,990	HS
HT-LL	HT = 0,66 LL - 1,28	0,0296	5,89	0,944	HS
PP-LL	PP = 0,34 LL + 0,33	0,0237	8,57	0,875	HS
PP-HT	PP = 0,52 HT + 0,83	0,0302	7,41	0,916	HS
BO-LL	BO = 0,71 LL - 0,65	0,0153	2,60	0,989	HS
AP-LL	AP = 0,57 LL + 0,18	0,0187	4,12	0,971	HS
GL-LL	GL = 0,65 LL - 0,18	0,0175	3,24	0,983	HS

Fig. 110 - TABLEAU DES REGRESSIONS ET DE LEURS CARACTERISTIQUES (ECHANTILLON DE LA PALUD, BASE DES MARNES A BELEMNITES).

. Au cours du développement le périprocte évolue sur la hauteur en direction de la base du test ; son déplacement s'exprime globalement par une relation disharmonique minorante entre PP et HT. Cependant, bien que ratifié par un fort coefficient de corrélation ( $r=0,916$ ), ce modèle linéaire n'est pas satisfaisant. En effet tous les oursins de petite taille (HT inférieure à 11mm, c'est-à-dire LL inférieure à 18,6mm) sont au-dessus, ou sur, la droite de régression (Fig. 111).

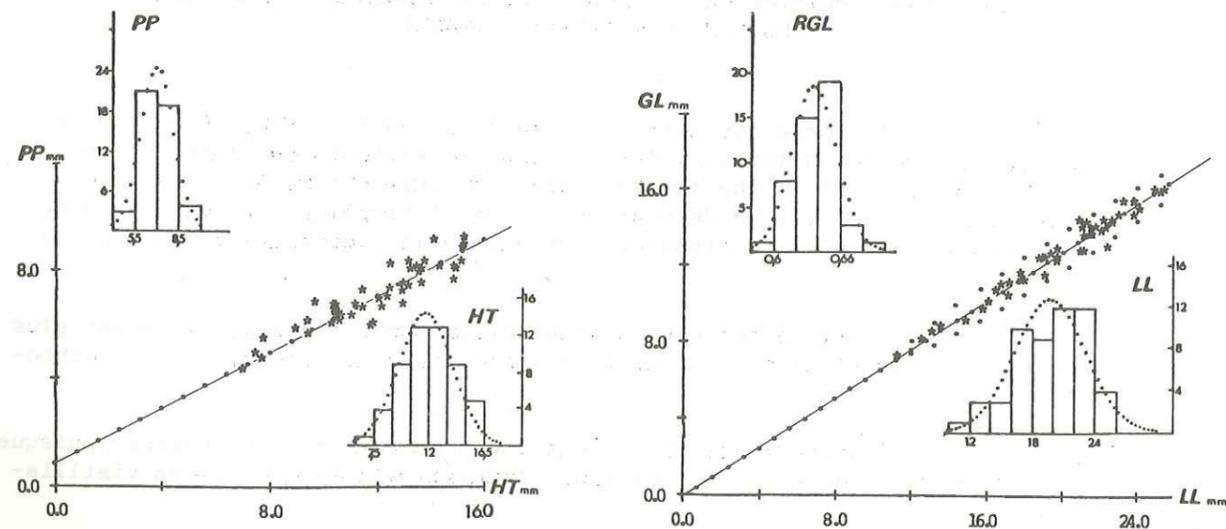


Fig. 111 - DIAGRAMMES DE DISPERSION ET HISTOGRAMMES DE QUELQUES VARIABLES CHEZ *T. neocomiensis* (LA PALUD).

Il semble donc qu'il faille, comme chez *T. granosus kiliani* du niveau 10, distinguer deux stades successifs au cours de la croissance, avec un déplacement du périprocte plus rapide au cours du premier stade (relation PP-HT simplement disharmonique ou allométrique ?). L'effectif limité de l'échantillon n'a toutefois pas permis d'établir correctement les expressions analytiques de chacun de ces stades.

. Comme chez les autres espèces, la bouche est un caractère très fortement lié à la taille et peu variable ( $Da = 2,60\%$ ). Elle se rapproche légèrement du rebord antérieur du test au cours de la croissance (relation disharmonique).

. Les positions de l'apex et de la plus grande largeur, très corrélées à la taille, varient peu et ne se modifient pas du tout pendant l'ontogénèse de l'oursin (Fig. 111).

## 2. Caractères qualitatifs

L'apex ne présente pratiquement aucune variabilité de structure puisque sur les cinquante six appareils apicaux observés un seul possède une ocellaire IV exserte et les seules fluctuations enregistrées proviennent de son degré de compaction plus ou moins important.

## ANALYSE DE LA VARIATION LATÉRALE

La faiblesse numérique de l'échantillon de Font Fraye rend précaire toute comparaison statistique des valeurs moyennes entre les deux gisements et j'ai simplement réalisé une analyse en composantes principales à partir des sept paramètres. Aucun indice de variation latérale ne peut être suspecté sur la projection en termes des deuxième et troisième composantes (Fig. 112). L'observation de visu vient corroborer cette homogénéité.

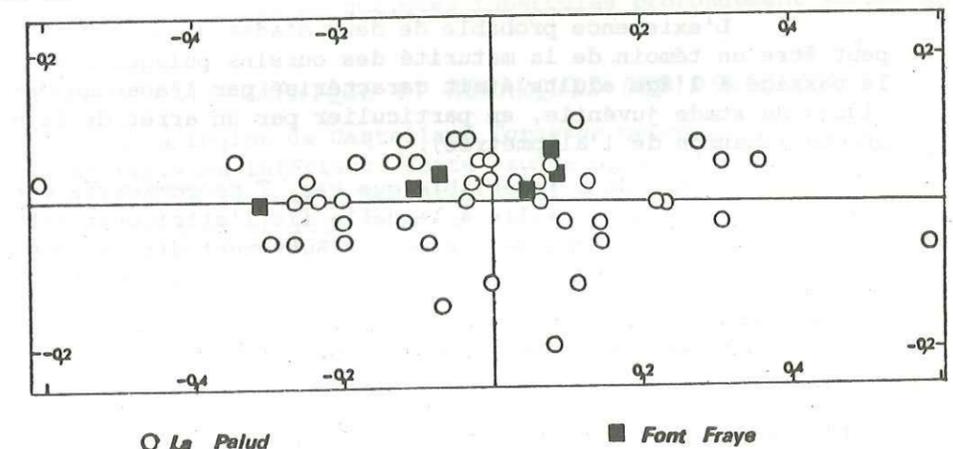


Fig. 112 - PROJECTION EN TERMES DES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES PRINCIPALES DES POINTS INDIVIDUS DE *T. neocomiensis*, (ANALYSE EFFECTUEE SUR LES PARAMETRES).

## LE NANISME

J'ai déjà signalé au début de ce chapitre la taille particulièrement petite de tous les *Toxaster neocomiensis* recensés : le coefficient volumétrique moyen de l'échantillon de La Palud est en effet très faible (VOL = 16,25) et la longueur moyenne est inférieure à 20 mm (LL = 19,79 mm). Or les échantillons des collections rattachés à cette espèce sont de taille bien supérieure. L'holotype de d'ORBIGNY mesure 41 mm et l'exemplaire figuré par COTTEAU en 1863, 42 mm. LAMBERT (1889) a appuyé son étude du développement ontogénique de ces *Toxaster* sur un échantillon de l'Hauterivien de l'Yonne au sein duquel les tailles variaient de 4,5 mm à 38 mm. Enfin en 1963, M. THEVENIN a inventorié dans les collections du département des Sciences de la Terre de Lyon trente trois *T. neocomiensis* dont la longueur varie entre 27 et 40 mm, c'est-à-dire qui sont tous plus gros que ceux que j'ai récoltés à Castellane.

Deux hypothèses sont envisageables pour expliquer la petitesse de ces oursins : soit il y a eu un tri et la population fossilisée correspond alors uniquement à une fraction de la population initiale (il manque tous les gros adultes) ; soit on se trouve en présence d'une population naine et complète.

### 1. Arguments ontogéniques

Comme chez les oursins du Valanginien, la maturité sexuelle est atteinte très rapidement chez *T. neocomiensis* et ce phénomène est trop précoce pour savoir si les pores génitaux s'ouvrent notablement plus tôt dans l'échantillon de Castellane que dans une population de taille normale.

Les pores ambulacraires sont déjà bien différenciés.

La courbe de croissance de la hauteur se rapproche de celle observée pour les adultes de *T. granosus kiliani*.

L'existence probable de deux stades dans le déplacement du périprocte peut être un témoin de la maturité des oursins puisque chez *T. granosus kiliani* le passage à l'âge adulte était caractérisé par l'abandon des processus ontogéniques du stade juvénile, en particulier par un arrêt de la migration du périprocte (abandon de l'allométrie).

Il est donc indéniable que ces *T. neocomiensis* ont largement atteint l'âge adulte, mais la taille à laquelle ils l'atteignent est-elle sensiblement plus petite que la norme de l'espèce ? Autrement dit la population de La Palud est-elle globalement naine ou bien manque-t-il simplement les adultes les plus gros ?

Si l'on admet la limite jeune-adulte à une longueur de 18,6 mm (voir ci-dessus, p. 126) l'échantillon étudié comprend alors 70% d'adultes, chiffre très comparable à celui obtenu chez *T. granosus kiliani* (66%). Cette identité semble témoigner, sous réserve que la proportion d'adultes soit approximativement constante d'une espèce à l'autre, de l'intégralité de la population de *T. neocomiensis*, qui serait alors complète et naine.

### 2. Arguments écologiques

BUCHANAN (1966) a observé des peuplements d'*Echinocardium cordatum* en mer du Nord. Il a constaté que les oursins des peuplements 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 signale donc comme un caractère très mobile que des variations de biotope suffisent à faire fluctuer considérablement. La rigueur du milieu vis à vis d'une espèce s'avère suffisante pour induire un phénomène de nanisme chez celle-ci.

Le caractère très discontinu de la répartition spatiale des *Toxaster neocomiensis* de Castellane peut être l'indice d'un habitat aux marges de l'aire de peuplement dans des conditions extrêmes. Cette implantation très dispersée viendrait ainsi corroborer la thèse du nanisme.

### 3. Conclusion

Bien que de petite taille, les oursins de cette population devaient avoir atteint leur développement maximum et la thèse d'une population naine et complète semble s'imposer d'autant plus que les séries marneuses de l'Hauterivien inférieur ont dû se déposer dans des conditions très calmes incapables d'exercer un tri taphonomique efficace.

## AFFINITES

*Toxaster neocomiensis* se différencie de *T. granosus* par son profil plus aplati (surtout vis à vis de celui de *T. granosus kiliani*), ses pétales pairs antérieurs légèrement flexueux, ses pores ambulacraires plus allongés et, surtout, par son sillon antérieur profond aux parois abruptes, caractère qui le sépare aussi de *T. lorioli*. Son apex, compact, à ocellaire IV exserte et son bivium proche du trivium achèvent enfin de la distinguer des *Toxaster* valanginiens. LAMBERT (1920b, p. 10) insistait, en outre, sur "la présence, inconstante d'ailleurs, mais fréquente de quelques tubercules profondément scrobiculés".

## REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET REMARQUES SEDIMENTOLOGIQUES

Dans la région de Castellane *Toxaster neocomiensis* ne se rencontre que dans l'Hauterivien inférieur. Cette espèce apparaît timidement dans la séquence calcaire de la zone à Radiatus où elle est associée à de très nombreux céphalopodes (nautilus et ammonites) et où, bien que rares, les oursins semblent de taille normale.

Elle se développe ensuite plus amplement dans la zone à Loryi où *T. neocomiensis* et de très nombreux *Disaster subelongatus* et *Collyropsis ovulum* se partagent un milieu carbonaté riche en apports terrigènes fins (argiles) et pauvre en microfaune et en débris organiques.

*T. neocomiensis* n'atteint pas la zone à Nodosoplicatum.

TOXASTER GIBBUS (AGASSIZ ET DESOR) 1847

- Planche 3, Fig. 1 à 4 -

*Toxaster nicaensis* fut créé en 1843 par E. SISMONDA pour un important échantillon d'échinides du Crétacé inférieur de la région de Nice - en principe issu des grès verts de l'Albien.

En 1847, AGASSIZ et DESOR définirent une forme très semblable, *Toxaster gibbus*, dans le Néocomien de Castellane tout en conservant l'espèce de SISMONDA. Mais par la suite, de nombreux auteurs, négligeant le hiatus stratigraphique, ont regroupé *T. nicaensis* avec *T. gibbus* (A. GRAS, P. de LORIOU), voire même avec *T. retusus* (A. d'ORBIGNY, G. COTTEAU). D'autres échinologistes ont, tout simplement, ignoré cette espèce qui n'a jamais été vraiment retrouvée. Mais la stratigraphie de 1843 était-elle à l'abri d'une confusion entre l'Hauterivien supérieur et l'Albien ?

*Toxaster nicaensis* est ainsi peu à peu tombé en désuétude, laissant *T. gibbus* rassembler sous son nom tous les *Toxaster* à morphologie trapue et gibbeuse du Crétacé inférieur. Il est donc vraisemblable que ces deux espèces sont des synonymes. Je pense alors que l'usage doit prévaloir sur la règle et c'est le nom, très couramment employé, de *gibbus* qui doit être conservé pour l'espèce, malgré l'antériorité de celui de *nicaensis* tombé dans l'oubli.

SYNONYMIE

- ? -1843- *Toxaster nicaensis*, SISMONDA, p. 19, pl. 1, fig. 6-8
- type -1847- *Toxaster gibbus*, AGASSIZ et DESOR, p. 26
- ? -1847- *Toxaster nicaensis* (SISMONDA), AGASSIZ et DESOR, p. 26
- 1848- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ et DESOR), GRAS, p. 59
- 1851- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ), COTTEAU, p. 293
- 1852- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ), GRAS, p. 26
- 1853- *Echinospatagus gibbus* (ORBIGNY), d'ORBIGNY, p. 160, pl. 841
- 1858- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ et DESOR), DESOR, p. 353
- 1864- *Echinospatagus gibbus* (ORBIGNY), COTTEAU, p. 483
- 1873- *Echinospatagus gibbus* (AGASSIZ), de LORIOU, p. 349
- 1889- *Echinospatagus gibbus* LAMBERT, p. 58, in litteris
- 1899- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ), ANTHULA, p. 65
- 1905- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ), SAVIN, p. 19
- 1920- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ), LAMBERT, p. 12
- 1960- *Toxaster gibbus* (ORBIGNY), DEVRIES, p. 17, pl. 3, fig. 1 à 8
- 1963- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ), THEVENIN, p. 78
- 1965- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ et DESOR), HUMBERT, p. 68, in litteris
- 1976- *Toxaster gibbus* (AGASSIZ et DESOR), HUMBERT in MASSE, p. 49.

DESCRIPTION

1. Forme

Test de grande taille, trapu et massif ; forme un peu polygonale, élargie à l'avant mais surtout très haute et très gibbeuse. La face supérieure très bombée est régulièrement convexe de l'avant jusqu'à la troncature arrière qui est abrupte. La face inférieure simplement un peu renflée au niveau du plastron reste assez plane. Le sillon ambulacraire antérieur, bien marqué, est large et profond ; il remonte jusqu'à l'apex. (Fig. 113 a, b et c, p.133).

2. Périprocte

Il est ovale et s'inscrit au niveau de la troncature arrière dans une zone légèrement déprimée : l'aréa anale.

3. Péristome

La bouche est pentagonale et très excentrée vers l'avant, elle s'ouvre dans le prolongement du sillon ambulacraire antérieur.

4. Appareil apical

L'apex, bien que toujours compact, se présente cependant quelquefois avec une ocellaire IV insérée (Fig. 113 e, f, p.133).

5. Ornementation

Elle est bien développée sur tout le test, notamment dans les interambulacres. Mais elle est particulièrement importante au sommet du test où les tubercules d'articulation des radioles sont plus gros que chez aucune autre espèce.

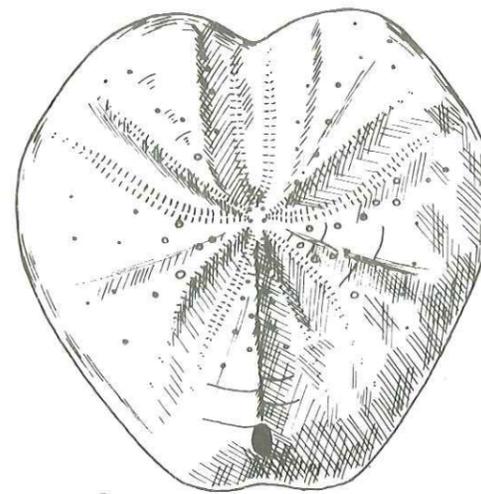
6. Ambulacres

Les ambulacres pairs sont larges, ouverts, un peu fluxueux et situés dans de légères dépressions ce qui fait apparaître une ébauche de carène entre les deux pétales postérieurs. Bivium et trivium sont étroitement rapprochés.

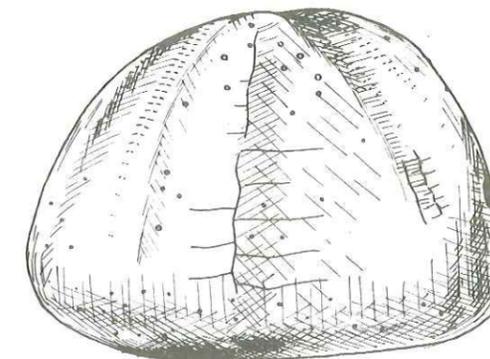
Mis à part un étirement à peine moins marqué dans l'ambulacre impair, les pores sont identiques dans les cinq ambulacres. Ils sont allongés et rapprochés, sensiblement plus gros au niveau des branches postérieures des ambulacres pairs et sur les bords externes des ambulacres (Fig. 113 d, p.133).

MATERIEL

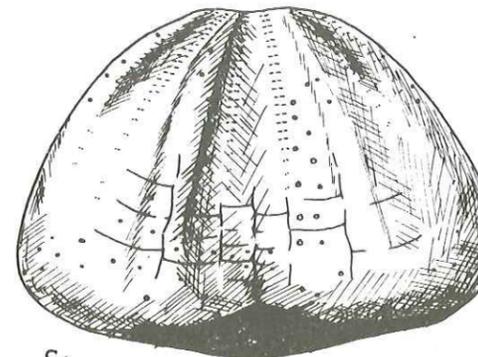
L. AGASSIZ a décrit *Toxaster gibbus* à partir d'individus provenant de Castellane, Grasse, Escagnolles ... Un topodème a donc pu être constitué à partir des gisements prospectés où *T.gibbus* est toujours présent avec une abondance cependant très variable. Ce *Toxaster* a une amplitude de répartition géographique très importante et il a essaimé avec plus ou moins de bonheur des confins de la province néritique (Logis Neuf) ou domaine hémipélagique



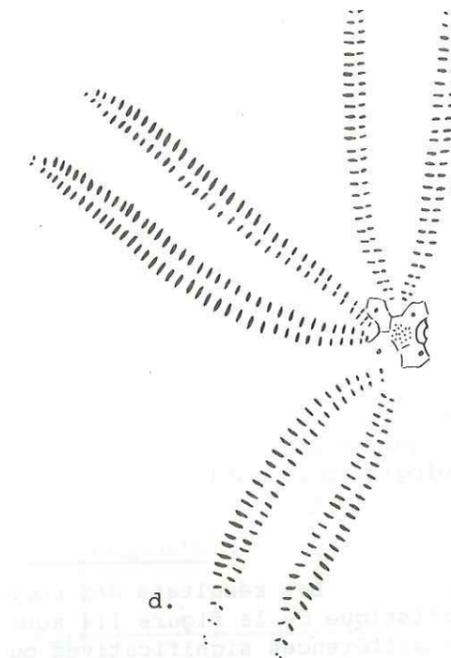
a. face apicale



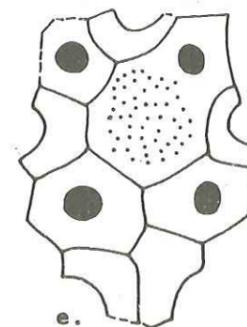
b. profil latéral gauche



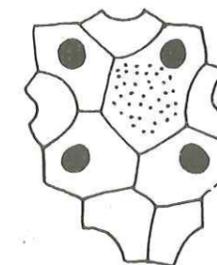
c. profil antérieur



d. système ambulacraire (x4 environ) (exemplaire AL637)



e. apex à ocellaire IV insérée (x15) (exemplaire AL679)



f. apex à ocellaire IV exserte (x15) (exemplaire LP343)

Fig. 113 - TOXASTER GIBBUS (AGASSIZ et DESOR)

(Les Allaves, Les Brochiers au-delà desquels je ne l'ai plus trouvé).

On le rencontre dans les parties médiane et supérieure du complexe des marnes à bélemnites où il n'est pas rare, lorsque les conditions d'affleurement sont suffisamment propices et les récoltes auraient pu être très abondantes si les fossiles n'avaient été victimes d'une intense déformation. Les contraintes diagénétiques puis tectoniques, laissées libres quant à leur effet par un faciès très marneux, se sont en effet exercées à loisir sur ces oursins que leur grande taille rendait particulièrement vulnérables à l'écrasement.

ETUDE D'UN ECHANTILLON DE L'HAUTERIVIEN SUPERIEUR

Il n'y a qu'aux Allaves qu'ont pu être rassemblés plus de trente exemplaires mesurables (48(60) individus mesurés). La population y est représentative de toutes les classes d'âge et les exemplaires récoltés sont de toutes tailles.

La récolte, s'étageant au sein d'une série calcaréo-argileuse très puissante (environ 80 m), a pu être subdivisée en deux lots : l'un basal issu de la zone à Sayni, l'autre sommital provenant de la zone à Ligatus.

1. Etude comparative des échantillons des zones à Sayni et à Ligatus

Visuellement il est incontestable que les oursins de ces deux lots sont tous des *T.gibbus*. Les éventuelles variations décelées par l'analyse mathématique ne pourront donc être interprétées que comme de légères fluctuations écologiques ou phylogénétiques.

. Analyse univariée

Les résultats des comparaisons de moyennes reportés sur le profil statistique de la figure 114 sont catégoriques, la plupart des tests t révélant des différences significatives ou hautement significatives entre les deux lots.

seuils de signification

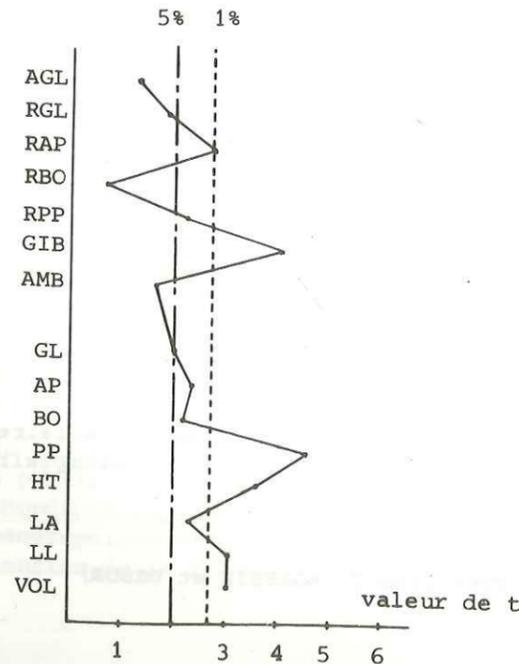


Fig. 114 - COMPARAISON STATISTIQUE DES ECHANTILLONS DE *T.GIBBUS* DES ZONES A SAYNI ET A LIGATUS (LES ALLAVES).

Cependant, il est probable que la plupart de ces différences soient directement imputables à des écarts de taille, les oursins de la zone à Ligatus, qui sont exclusivement des adultes, étant nettement plus volumineux que ceux de la zone à Sayni. L'hypothèse d'une évolution entre les *T.gibbus* des deux zones n'est toutefois pas à exclure bien que je ne dispose d'aucun argument qui vienne l'étayer.

. L'analyse bivariée

Elle est plus nuancée et si sur le graphique LA = f(LL) (Fig. 115a) elle fait ressortir les points individus de la zone à Ligatus sous le nuage de ceux de la zone à Sayni, pour les autres diagrammes les oursins du sommet s'alignent parfaitement sur ceux de la base (Fig. 115 b).

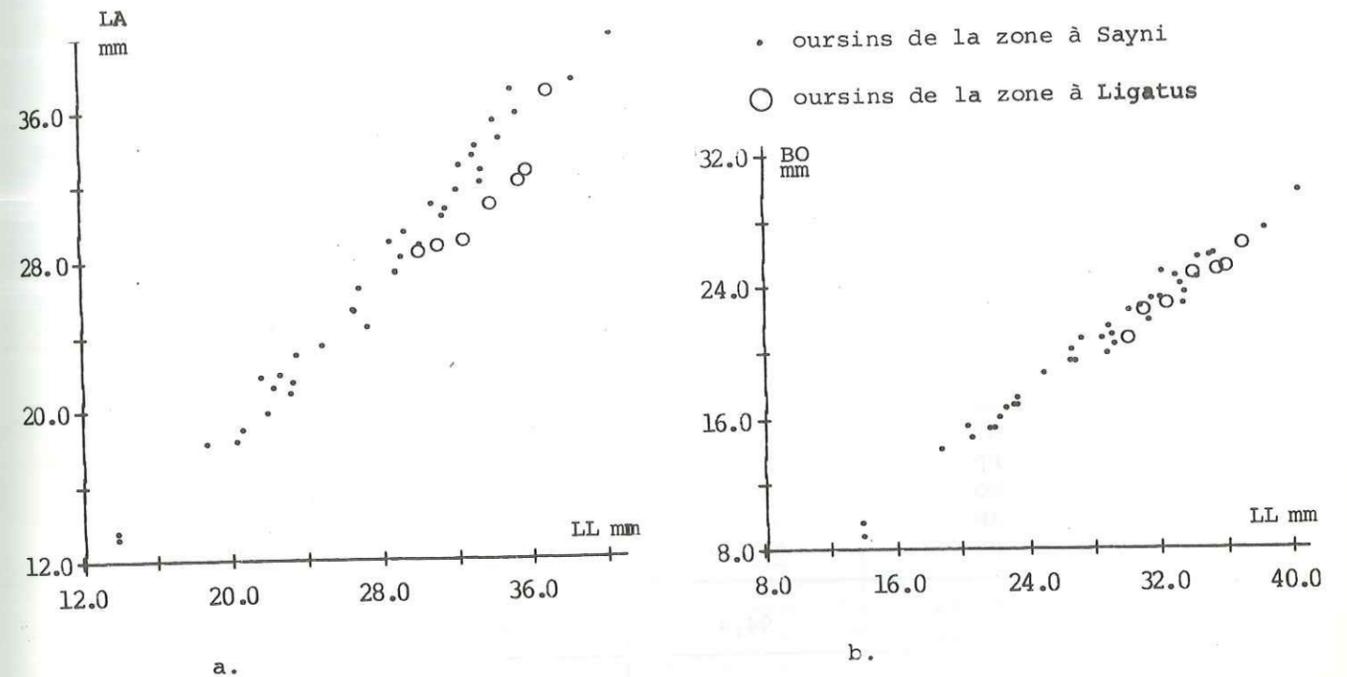


Fig. 115 - DIAGRAMMES DE DISPERSION COMPARATIFS DES *TOXASTER GIBBUS* DE LA ZONE A SAYNI ET DE LA ZONE A LIGATUS (LES ALLAVES).

. Enfin, l'analyse en composantes principales réalisées sur les sept paramètres discrimine les deux lots le long du second axe principal (Fig. 116). Les échinides de la zone à Ligatus, bien que mélangés à ceux de la zone à Sayni, y apparaissent concentrés sur la marge gauche du nuage des points individus. La discrimination ainsi mise en évidence ne peut être impliquée à un effet de taille, les oursins de la zone à Sayni situés sur cette marge étant issus de toutes les classes d'âge. Ecartant ainsi une éventuelle incidence de la croissance, on peut interpréter cette disposition comme une réduction de la variation et comme le "choix" d'une morphologie par les *T.gibbus* de la zone à Ligatus. Ce choix s'exercerait surtout sur le périprocte qui a une influence pondérale majeure sur le second facteur (Fig. 117).

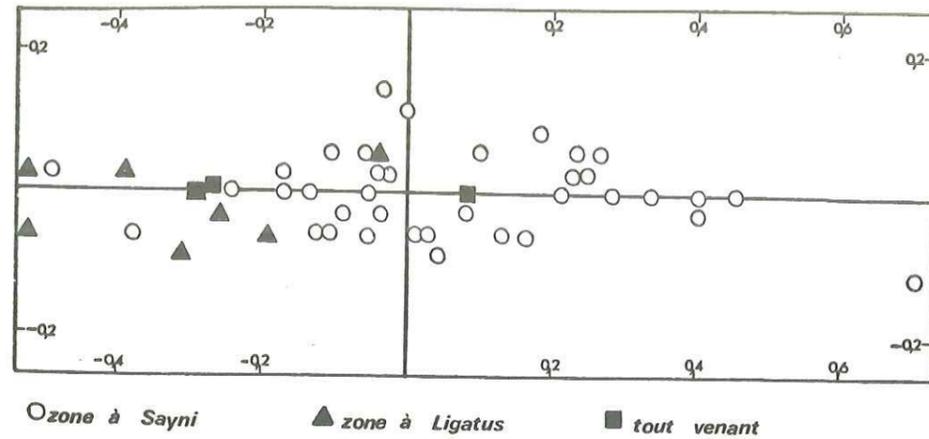


Fig. 116 - PROJECTION EN TERMES DES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES PRINCIPALES DES POINTS INDIVIDUS DE TOXASTER GIBBUS (LES ALLAVES) (ANALYSE EFFECTUEE SUR LES PARAMETRES).

Composantes	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
LL	-0,9940	0,0692	0,0056
LA	-0,9813	0,1316	0,1231
HT	-0,9804	-0,1067	0,0856
PP	-0,8905	-0,4509	-0,0424
BO	-0,9879	0,0639	0,0401
AP	-0,9737	0,1470	-0,1534
GL	-0,9876	0,1032	-0,0637
Poids de la Composante	94,4	3,9	0,7
Poids Cumulé	94,4	98,3	99,0

Fig. 117 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (TOXASTER GIBBUS, LES ALLAVES ; PARAMETRES) : VECTEURS PROPRES.

Conclusion

Bien que les légères différences mises en évidence entre les deux lots soient une réalité, il faut malgré tout tenir compte du fait que l'échantillon de la zone à Ligatus est très réduit (7(12) exemplaires), qu'il n'est représentatif que des gros adultes et qu'enfin les écarts enregistrés ne jouent que sur quelques pourcents de la variation globale.

La remarque préliminaire dans laquelle j'incitais à la pondération, s'avère donc plus que jamais essentielle, l'unité taxinomique des deux peuplements ne pouvant en aucun cas être remise en question.

2. Etude de l'échantillon complet

Elle porte sur l'ensemble de la population de *T.gibbus* de l'Haute-rivien supérieur des Allaves.

Analyse univariée (Fig. 118)

Paramètres Caractères	N	S <sup>2</sup>	S	S <sub>H</sub>	V%	Y <sub>1</sub>		V <sub>2</sub>		X <sup>2</sup>	v	
LL	28,65	37,30	6,11	0,79	21,68	-0,267	ns	-0,402	ns	4,82	5	ns
LA	27,58	40,81	6,39	0,82	23,47	-0,128	ns	-0,542	ns	3,03	5	ns
HT	18,42	22,02	4,69	0,61	26,25	0,025	ns	-0,186	ns	5,82	4	ns
PP	9,57	5,71	2,39	0,34	24,96	0,062	ns	-0,195	ns	1,58	2	ns
BO	20,60	20,98	4,58	0,66	22,44	-0,571	S	-0,135	ns	4,39	3	ns
AP	17,50	13,42	3,66	0,47	21,52	-0,129	ns	-0,079	ns	3,29	4	ns
GL	17,95	15,35	3,92	0,57	21,83	-0,433	ns	-0,095	ns	2,65	2	ns
AMB	0,96	0,00157	0,040	0,0051	4,21	0,032	ns	-0,873	S	6,83	4	ns
GIB	0,65	0,00252	0,050	0,0065	7,42	-0,221	ns	-0,386	ns	2,51	4	ns
RPP	0,53	0,00302	0,055	0,0079	10,42	-0,132	ns	-1,114	HS	4,18	4	ns
RBO	0,72	0,00065	0,026	0,0037	3,55	-1,264	HS	3,689	HS	0,34	1	ns
RAP	0,61	0,00087	0,029	0,0038	4,84	0,210	ns	-0,112	ns	0,36	2	ns
RGL	0,63	0,00046	0,021	0,0031	3,42	0,717	S	-0,329	ns	14,69	2	HS
AGL	-0,015	0,00068	0,026	0,0038		0,198	ns	-0,538	ns			
VOL	24,40	31,38	5,60	0,72	22,95	-0,165	ns	-0,388	ns			

Fig. 118 - TABLEAU DES PARAMETRES DE L'ECHANTILLON DE T.GIBBUS DES MARNES A BELEMNITES DES ALLAVES (LA BEGUDE).

J'ai choisi des intervalles de classe plus importants que pour les autres espèces (respectivement 4 mm et 0,4 pour les paramètres et les indices) à cause d'une part d'un effectif relativement faible (48(60) exemplaires) et d'autre part d'une amplitude de variation exceptionnelle. Cette variabilité tient en partie à la très grande taille que peuvent atteindre les *T.gibbus* mais peut aussi avoir une signification phylétique et représenter, alors, l'augmentation de variation qui précède une étape évolutive. Ce mécanisme est, toutefois, très délicat à saisir dans le contexte limité de cette étude.

Quelques écarts par rapport à la normalité se manifestent dans la forme des histogrammes qui sont parfois dissymétriques (BO, RBO, RGL). Comme chez les autres espèces, les courbes restent légèrement platykurtiques pour toutes les variables sauf pour RBO qui a une acuité très prononcée, mais cela tient surtout à la très faible amplitude de variation de cet indice. Celle de RGL exceptée, les distributions sont toutes normales et traduisent l'homogénéité de la population. Le regroupement des *T.gibbus* de la zone à Sayni avec ceux de la zone à Ligatus est ainsi a posteriori justifié.

Les coefficients de variabilité sont un peu plus élevés que ceux enregistrés chez les autres espèces.

. Analyse bivariée (Fig. 119 et 120)

Quelques corrélations remarquables sont à signaler : la gibbosité et la position relative du périprocte sont moyennement corrélées avec les variables dimensionnelles ; RPP est lié à AMB ( $r=-0,646$ ) et RGL à RAP ( $r=0,517$ ).

	LL	LA	HT	PP	BO	AP	GL	AMB	GIB	RPP	RBO	RAP	RGL	AGL	VOL
LL	/														
LA	0,985	/													
HT	0,949	0,945	/												
PP	0,856	0,811	0,912	/											
BC	0,991	0,979	0,952	0,852	/										
AP	0,973	0,958	0,917	0,806	0,961	/									
GL	0,988	0,973	0,953	0,835	0,975	0,981	/								
AMB	0,379	0,532	0,412	0,163	0,388	0,366	0,377	/							
GIB	0,335	0,315	0,595	0,718	0,435	0,306	0,447	0,051	/						
RPP	-0,430	-0,515	-0,389	0,014	-0,422	-0,472	-0,463	-0,646	0,031	/					
RBO	0,231	0,237	0,212	0,221	0,352	0,201	0,210	0,122	0,093	-0,062	/				
RAP	-0,240	-0,236	-0,253	-0,288	-0,226	-0,015	-0,124	-0,107	-0,166	-0,135	-0,189	/			
RGL	-0,005	-0,001	0,014	-0,079	-0,025	0,114	0,142	0,033	0,051	-0,246	-0,034	0,517	/		
AGL	-0,233	-0,233	-0,243	-0,261	-0,237	-0,072	-0,258	-0,161	-0,172	0,051	-0,187	0,709	-0,237	/	
VOL	0,990	0,989	0,980	0,871	0,984	0,961	0,982	0,449	0,430	-0,449	0,229	-0,248	0,003	-0,240	/

Fig. 119 - MATRICE DES CORRELATIONS DE L'ECHANTILLON LES ALLAVES (LA BEGUDE), MARNES A BELEMNITES.

Paramètres Caractères	Equation de la régression	Sb	Da%	r	test z sur r
LA-LL	LA = 1,04 LL - 2,26	0,0266	4,01	0,984	HS
HT-LL	HT = 0,78 LL - 3,86	0,0316	6,58	0,959	HS
PP-LL	PP = 0,39 LL - 1,45	0,0288	11,84	0,856	HS
PP-HT	PP = 0,50 LL + 0,47	0,0294	10,91	0,912	HS
BO-LL	BO = 0,74 LL - 0,53	0,0142	2,92	0,991	HS
AP-LL	AP = 0,61 LL + 0,13	0,0203	5,05	0,973	HS
GL-LL	GL = 0,63 LL - 0,12	0,0138	3,31	0,988	HS

Fig. 120 - TABLEAU DES REGRESSIONS ET DE LEURS CARACTERISTIQUES (ECHANTILLON DES ALLAVES, MARNES A BELEMNITES).

. La relation longueur-largeur accuse une disharmonie négative notable qui commande une augmentation de AMB. L'oursin s'élargit en grandissant et de légèrement allongé à 20 mm (AMB inférieur à 0,93) il devient presque carré à 40 mm (AMB supérieur à 0,98). La dispersion, relativement plus importante que de coutume, confirme la variabilité déjà soulignée par l'analyse univariée.

. La hauteur est fortement corrélée à la longueur ( $r=0,959$ ). Ces deux paramètres sont liés par une disharmonie majorante très accusée qui conduit à une nette augmentation de la gibbosité. Le gonflement en hauteur des gros oursins est d'ailleurs aisément discernable à l'oeil puisque GIB varie presque de 10% entre 20 et 40 mm. (Fig. 121).

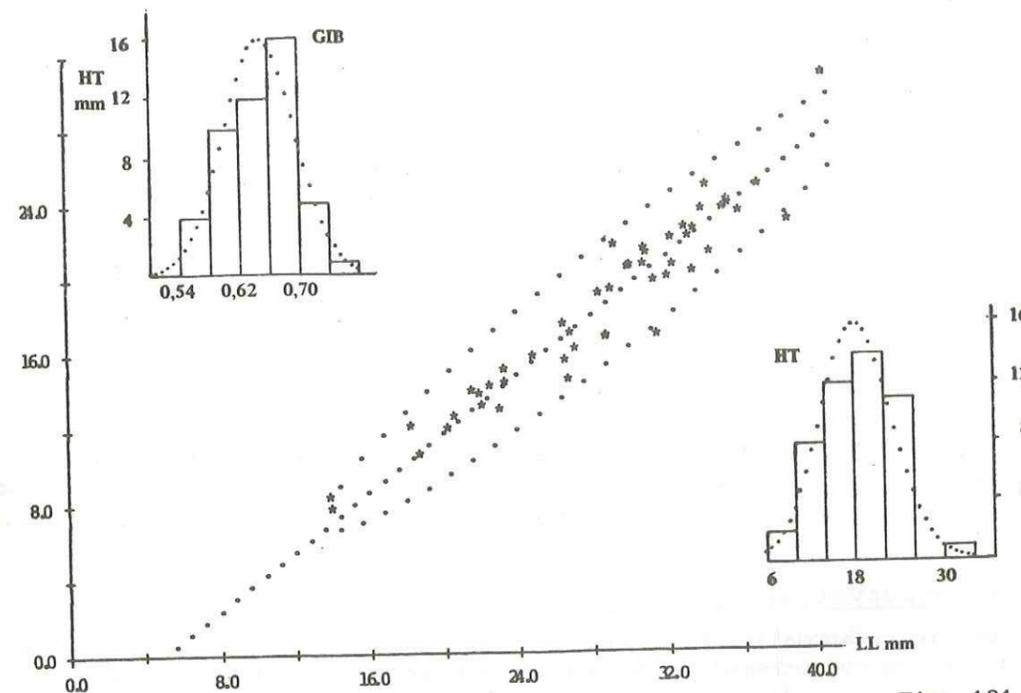
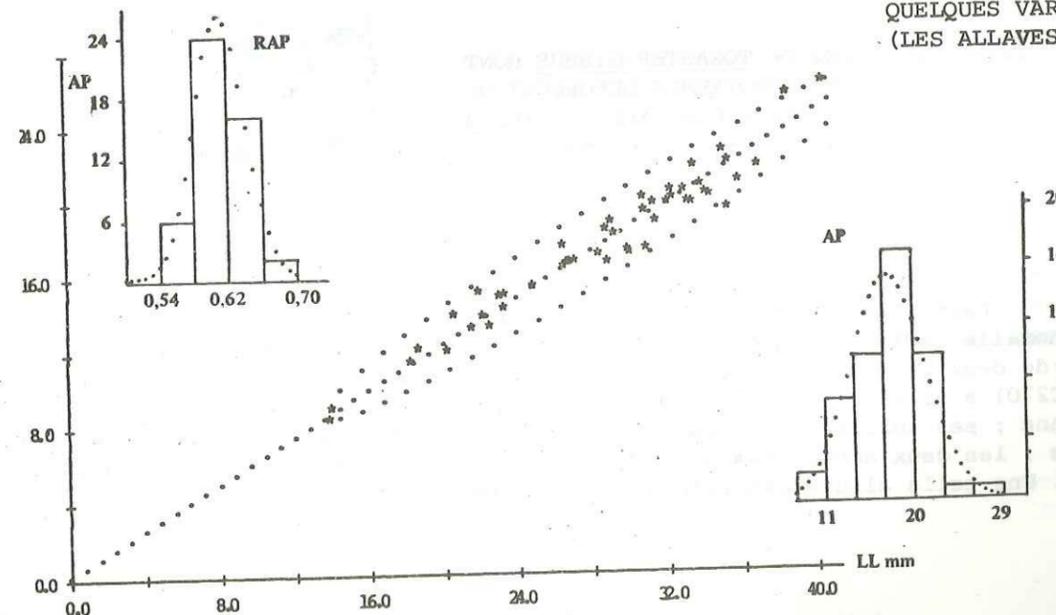


Fig. 121 - DIAGRAMMES DE DISPERSION ET HISTOGRAMMES DE QUELQUES VARIABLES CHEZ T.GIBBUS (LES ALLAVES).



On retrouve le même type d'évolution de la forme que chez toutes les espèces étudiées, une modification du profil de l'oursin se faisant toujours dans le sens d'une accentuation de la gibbosité au cours de la croissance. Ce processus semble donc commun à tous les *Toxaster*.

Les quelques jeunes présents dans l'échantillon ne sont pas assez nombreux pour permettre la distinction de deux stades dans l'évolution du périprocte sur la hauteur et la relation linéaire qui est parfaitement représentative de l'ensemble du nuage de points ( $r=0,912$ ), est donc satisfaisante. L'équation de cette relation a un intercept négligeable, le périprocte occupe donc constamment la même position sur la hauteur ( $RPP=0,53$ ).

La bouche est le caractère le plus précisément fixé ( $Da=2,92\%$ ) et la corrélation BO-LL est très forte ( $r=0,991$ ). Quant à la relation elle est quasiment harmonique, le péristome demeurant stable sur la longueur.

Comme toujours, l'apex et l'emplacement de la plus grande largeur ont des comportements très semblables. Les deux relations qui les lient à la longueur sont parfaitement harmoniques et ces paramètres occupent des positions remarquablement constantes tout au long de la vie de l'oursin ( $RAP=0,61$  et  $RGL=0,63$ ) (Fig. 121).

Durant l'ontogenèse, *T.gibbus* évolue donc sensiblement vers des formes plus hautes et plus carrées, par contre les différents organes ou appareils visibles à la surface du test conservent strictement leur position.

Caractères qualitatifs

*Toxaster gibbus* a un apex toujours compact avec une ocellaire IV le plus souvent exserte (Fig. 113 f, p.133). Cette ocellaire peut quelquefois être rentrante sans pour autant altérer la compaction de l'ensemble ; 14% d'oursins sont à ocellaire IV insérée sur les quatre vingt treize observés (Fig. 113 e, p.133).

3. Observations particulières

Plusieurs anomalies de l'apex sont à signaler, elles relèvent toutes d'une extension des hydrotrèmes en dehors de la madréporite (AL632 et AL654) (Fig. 122).

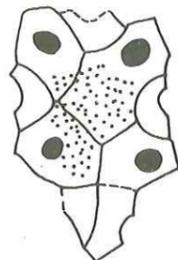


Fig. 122 - APEX DE *TOXASTER GIBBUS* DONT LES HYDROTREMES DEBORDENT DE LA PLAQUE GENITALE 2 ; (EXEM-PLAIRE AL632, x 10 ENVIRON).

Parmi les *T.gibbus* récoltés dans d'autres gisements on retrouve la même anomalie (LN13) à laquelle s'adjoint l'ouverture d'un pore génital sur la limite de deux plaques : l'ocellaire IV et la génitale 4 (LN12). Enfin, un oursin (BC270) a un aspect bizarre pour un *T.gibbus* : sa face supérieure est presque plane ; ses ambulacres pairs très déprimés font ressortir les interambulacres carénés ; les deux ambulacres postérieurs se ferment et tendent à devenir péla-loïdes. Une telle allure générale annonce celle des *Epiaster*.

ANALYSE DE LA VARIATION LATÉRALE

La vaste répartition géographique de *Toxaster gibbus* le prête particulièrement bien à une analyse de variation latérale. Cependant, la faiblesse trop fréquente des effectifs exclue la possibilité de comparer les valeurs moyennes. J'ai donc seulement effectué des analyses en composantes principales sur les sept paramètres d'une part et sur les indices indépendants de la taille (tous sauf VOL) d'autre part. Les comparaisons portent sur six gisements : Les Allaves, La Palud, Carajuan, La Bastide de la Colle, Font Fraye et le Logis Neuf.

Les centres de gravité de ces différents gisements se répartissent en ordre quelque peu dispersé le long du second axe de l'analyse factorielle des paramètres et le long du premier axe de celle des indices. Cette dispersion suit d'ailleurs un ordre identique le long de ces deux axes (Fig. 123).

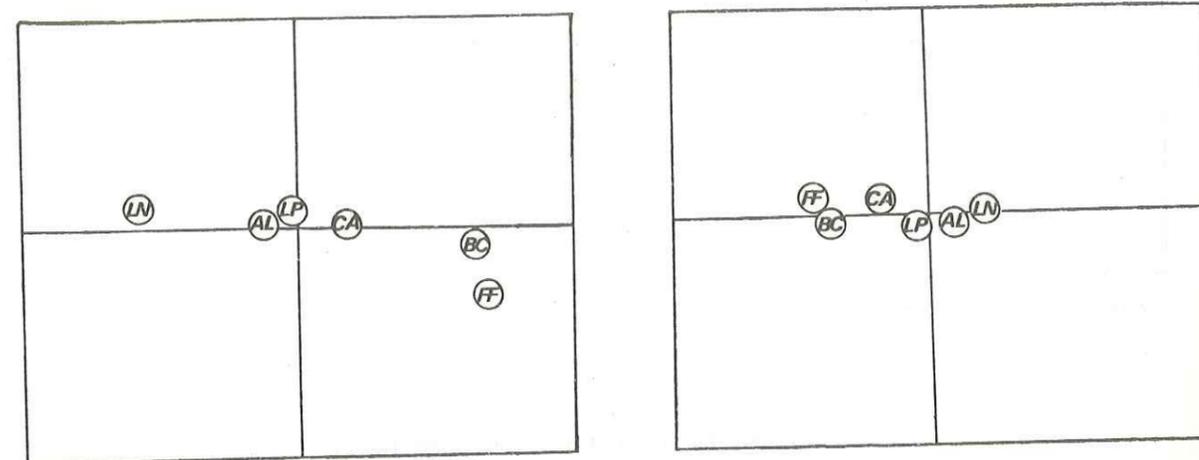
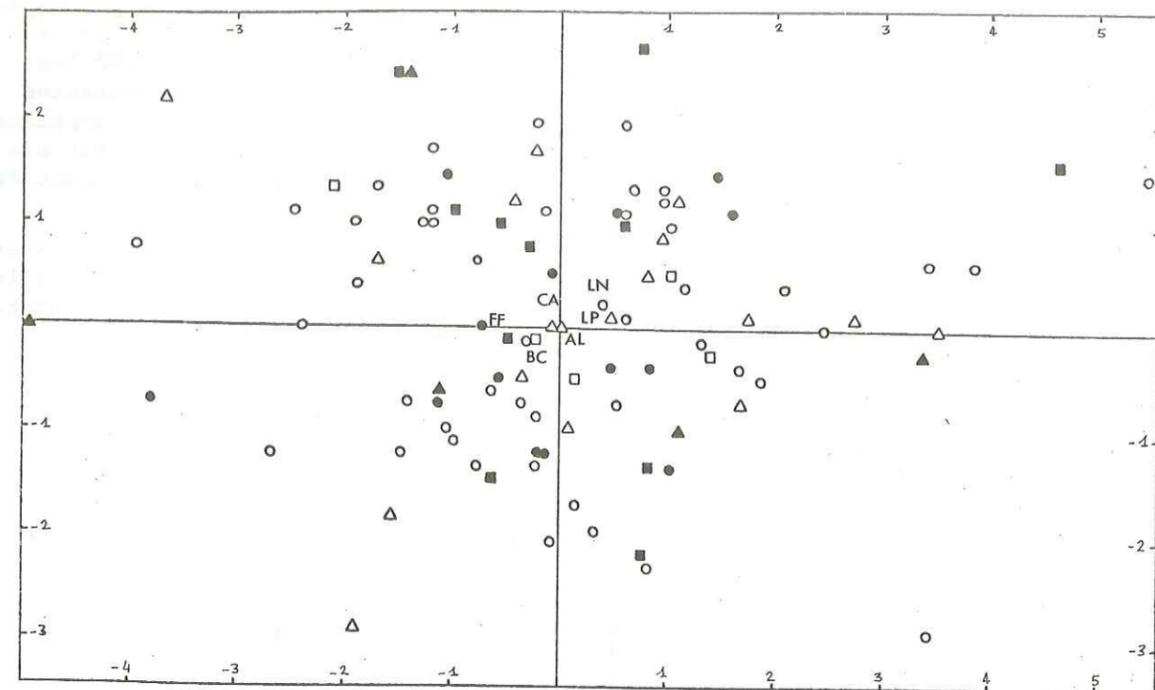


Fig. 123 - ANALYSES EN COMPOSANTES PRINCIPALES. CENTRES DE GRAVITE DES SIX ECHANTILLONS DE *TOXASTER GIBBUS* : PROJECTION SUR LES DEUX PREMIERES COMPOSANTES DES INDICES (GRAPHIQUE GAUCHE) ET SUR LES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES DES PARAMETRES (GRAPHIQUE DROIT).

Il n'est cependant pas possible de distinguer les échantillons au sein des nuages de points. En outre, il ne faut pas oublier que Font Fraye et Carajuan ne sont chacun représentés que par cinq et quatre individus. La dispersion des centres de gravité ne traduit donc pas nécessairement l'hétérogénéité des peuplements, d'autant plus qu'aucun gradient logique de classement n'est esquissé, le Logis Neuf avoisinant les Allaves sur les graphiques. Tout se regroupe d'ailleurs remarquablement sur les deuxième et troisième axes principaux de l'analyse des indices (Fig. 124).

Aucun signe probant de variation n'est franchement indiqué et l'unité du peuplement de l'ensemble de l'arc semble quasiment certaine, d'autant plus que *T.gibbus* est présent partout sans aucune discontinuité géographique.



○ Les Allaves △ La Palud □ Carajuan ● Bastide de Font Fraye ■ Logis Neuf  
▲ la Colle

Fig. 124 - PROJECTION DES 103 POINTS INDIVIDUS DE *T. GIBBUS* SUR  
LES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES PRINCIPALES  
(ANALYSE REALISEE SUR LES INDICES).

### AFFINITES

*Toxaster gibbus* se distingue aisément des espèces précédemment décrites par sa forme trapue et haute qui lui donne une silhouette massive. Sa taille, qui peut être imposante pour un *Toxaster*, l'importance de son ornementation dorsale, la position déprimée de ses ambulacres pairs et son système ambulacraire aux pores déjà allongés et identiques dans les cinq ambulacres achèvent de le singulariser.

### REPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET REMARQUES SEDIMENTOLOGIQUES

Dans toutes les coupes qui ont été relevées avec précision, l'apparition de *Toxaster gibbus* coïncide exactement avec celle de *Subsaxnella sayni*, donc avec le début de l'Hauterivien supérieur. Ces échinides atteignent leur abondance maximum à la base de la zone à Sayni, ils sont ensuite rares, réapparaissent en moindre quantité dans la zone à Ligatus et disparaissent quand la série devient franchement calcaire (zone à Angulicostata).

Dans la région de Castellane, cette espèce s'épanouit dans un faciès d'apparence marneuse qui renferme cependant 50 à 80% de CaCO<sub>3</sub> ; on y trouve aussi des granules de pyrite et d'hématite. Elle est associée à *Disaster sublongatus*, invariable depuis le Valanginien inférieur ; quelques *T. amplus*

viennent parfois s'égarer au milieu des *T. gibbus* (sommet des marnes à bélemnites à La Palud), mais ces formes sont très isolées. En 1960, L. GINSBURG a cité *T. gibbus* en association avec *T. amplus*, *T. africanus* et *Aphelaster integer* dans l'Hauterivien dusynclinal de Caussol (zone très néritique située au pied du chevauchement de l'Audibergue et comparable à la coupe du Logis Neuf). Enfin la microfaune est souvent riche et les microdébris (crustacés, radioles...) abondants.

TOXASTER SEYNSIS (LAMBERT) 1920

SYNONYMIE

- type -1920- *Miotoxaster seynensis* LAMBERT, p. 12, pl. 3, fig. 4  
-1920- *Toxaster seynensis* (LAMBERT), LAMBERT, p. 14  
-1924- *Toxaster (Miotoxaster) seynensis* (LAMBERT), LAMBERT et THIERY,  
p. 436, in litteris  
-1935- *Toxaster seynensis* (LAMBERT), LAMBERT, p. 364  
-1965- *Toxaster seynensis* (LAMBERT), HUMBERT, p. 68, in litteris  
-1976- *Toxaster seynensis* (LAMBERT), HUMBERT, in MASSE et HUMBERT,  
p. 49, in litteris.

DESCRIPTION

1. Forme

Le test est de taille moyenne à grande, son pourtour est allongé et cordiforme ; la convexité de la face supérieure peut être interrompue par un méplat dorsal, la face inférieure est plane. Ces caractères confèrent à l'oursin un aspect d'ensemble souvent trapu. Le sillon ambulacraire antérieur, assez profond, échancre le rebord antérieur du test (Fig. 125a,b, et c, p.146).

2. Péristome

Il a tendance à être un peu arrondi.

3. Appareil apical

Il est compact avec l'ocellaire IV en position toujours exserte. Les quatre pores génitaux dessinent un quadrilatère approximativement carré. (Fig. 125 e, p. 146).

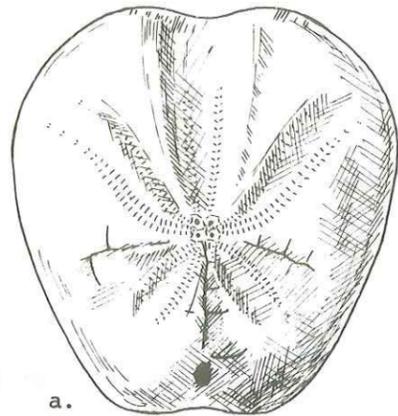
4. Ornementation

Elle semble assez importante, notamment sur la face ventrale.

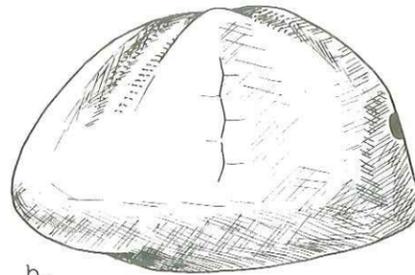
5. Ambulacres

Les pétales pairs sont sinueux et légèrement enfoncés dans le test. Bivium et trivium sont très proches. Les pairs postérieurs ont tendance à se fermer distalement, adoptant ainsi une forme pétaloïde.

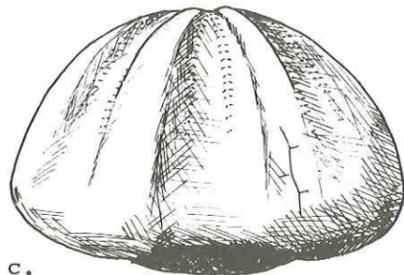
Dans l'ambulacre impair les pores sont franchement disposés en chevrons ; ils sont inégaux : les externes transverses et allongés, les internes obliques, courts et elliptiques. Les pores des ambulacres pairs sont un peu plus développés, parfois inégaux dans chaque zygopore, l'interne étant alors moins long que l'externe ; souvent ceux des branches postérieures sont plus étirés, en particulier au niveau des pétales pairs antérieurs (Fig. 125 d, p. 146).



a.  
face apicale



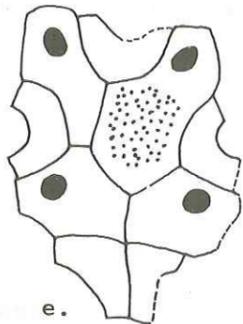
b.  
profil latéral gauche



c.  
profil antérieur



d.  
système ambulacraire  
(x4 environ) (d'après les  
exemplaires AL694 et BC361)



e.  
apex (x15)  
(d'après les exemplaires CA357 et AL694)

Fig. 125 - TOXASTER SEYNENSIS (LAMBERT)

*T. seynensis* réalise donc l'hétéropodie vraie décrite par DEVRIES (1960, p. 39), avec une double hétérogénéité ambulacraire : au niveau de chaque zygopore d'une part et entre les ambulacra (impair différent des autres) d'autre part.

#### MATERIEL

*Toxaster seynensis* existe partout dans l'arc de Castellane et je l'ai rencontré dans tous les gisements prospectés. Mais il est toujours très rare et, sur l'ensemble de la récolte, je n'en ai recueillis que trois exemplaires mesurables (au total moins de quarante exemplaires en y ajoutant les oursins déformés). Ces quelques individus récoltés offrent un état de conservation très médiocre ; la plupart sont brisés ou très usés.

Stratigraphiquement cette espèce est barrémienne et la nature lithologique du Barrémien (calcaire) ainsi que les conditions topographiques de son affleurement (en falaise) n'ont pas facilité les recherches.

#### AFFINITES

*T. seynensis* qui appartient à l'ancien genre, devenu sous-genre puis simple groupe des "Miotoxaster", ne peut être confondu avec aucune des autres espèces rencontrées à Castellane. Avec ses ambulacra pairs profondément déprimés, son ambulacre impair bien différencié aux pores en chevrons, son apex très compact, il apparaît comme nettement plus évolué que les formes précédemment décrites. Par contre cette espèce est très proche de *T. ricordeaui* COTTEAU du Bassin de Paris dont "elle ne constitue sans doute qu'une variété méditerranéenne" comme l'écrivait déjà LAMBERT dans la diagnose originale, tout en lui conférant le statut d'espèce (1920 b, p. 12). Elle en diffère cependant "par sa forme moins courte, par les pores externes de son pétale impair plus souvent légèrement allongés dans les séries externes" (op. cit.).

#### REPARTITION STRATIGRAPHIQUE

Dans la région de Castellane, *Toxaster seynensis* a une extension verticale apparemment limitée au Barrémien. L'espèce apparaît dans le Barrémien basal (horizon à *Nicklesia pulchella*) et se rencontre jusque dans le Barrémien moyen. La médiocrité des conditions d'affleurement - dans une optique paléontologique - n'a toutefois pas permis une datation parfaite.

On rencontre *T. seynensis* avec de rares térébratules et bélemnites auxquelles s'associent quelques ammonites (*Pulchelliidae*, *Desmoceratidae* ...).

### CONCLUSION SYSTÉMATIQUE

En guise de conclusion à cette étude systématique j'ai brièvement comparé entre elles les quatre espèces et sous-espèces ayant fait l'objet d'une analyse biométrique.

Ces unités taxinomiques se distinguent mal sur les nuages de dispersion de l'analyse bivariée, la plupart des processus ontogénétiques étant probablement fixés au niveau générique. La démarche bivariée se révèle donc peu performante pour discriminer les espèces qui se s'individualisent de façon appréciable (en particulier *Toxaster gibbus*) que sur les régressions de la bouche et du périprocte (Fig. 126).

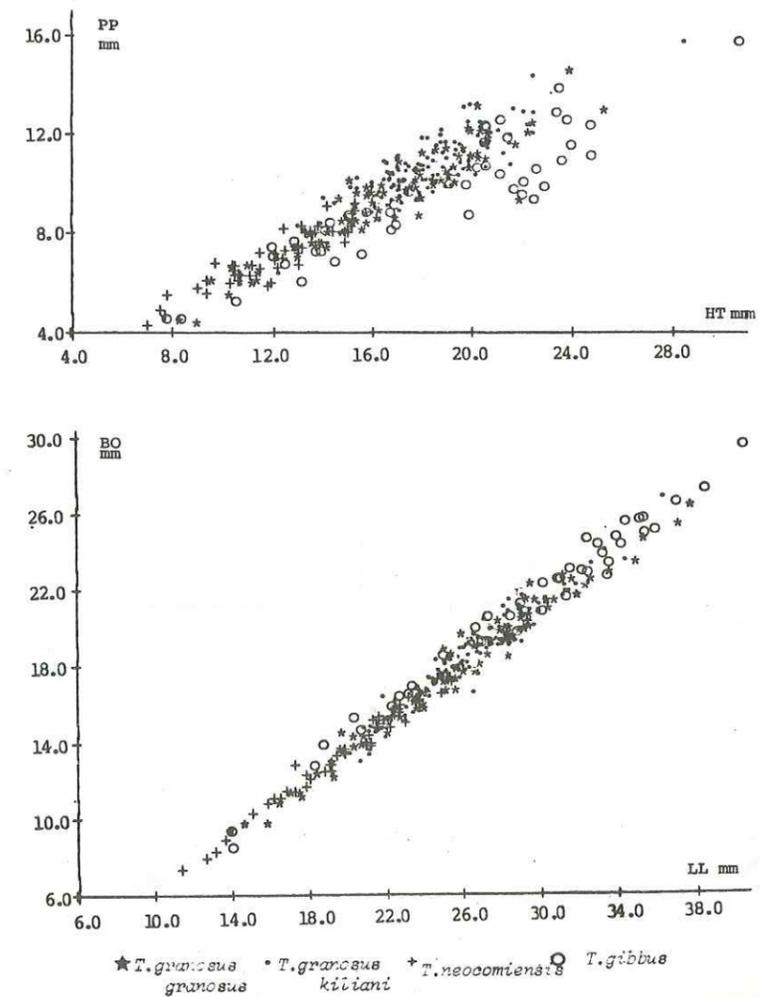


Fig. 126 - DIAGRAMMES DE DISPERSION COMPARATIF DES QUATRE ESPECES DE *TOXASTER* AYANT FAIT L'OBJET D'UNE ETUDE BIOMETRIQUE.

Par contre, les analyses en composantes principales réalisées à partir de l'ensemble des oursins recensés et regroupés en un seul échantillon d'un effectif de plus de neuf cents mesures, aboutissent à une remarquable partition des espèces.

Une première analyse, effectuée sur les variables dimensionnelles, permet d'observer leur ségrégation selon la seconde composante principale qui est surtout influencée par la position du périprocte (Fig. 127).

Composante	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
LL	-0,9925	0,0912	0,0073
LA	-0,9856	0,0884	0,0911
HT	-0,9731	-0,1466	0,1452
PP	-0,9053	-0,4150	-0,0831
BO	-0,9879	0,0808	-0,0060
AP	-0,9769	0,1329	-0,0735
GL	-0,9801	0,1377	-0,0871
Poids de la Composante	94,5	3,6	0,7
Poids Cumulé	94,5	98,1	98,8

Fig. 127 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (PARAMETRES) : VECTEURS PROPRES.

Les deux échantillons de *T.granosus kiliani* (niveau 8 et niveau 10) y sont nettement isolés, tandis que les *T.granosus granosus* (niveau 5 et niveau 6) apparaissent proches de *T.neocomiensis* et que *T.gibbus* se cantonne sur la droite du nuage (Fig. 128). Cette ségrégation n'est pas un reflet exact de la taxinomie mais elle intervient dans un plan qui ne représente que 5,5% de la variance totale.

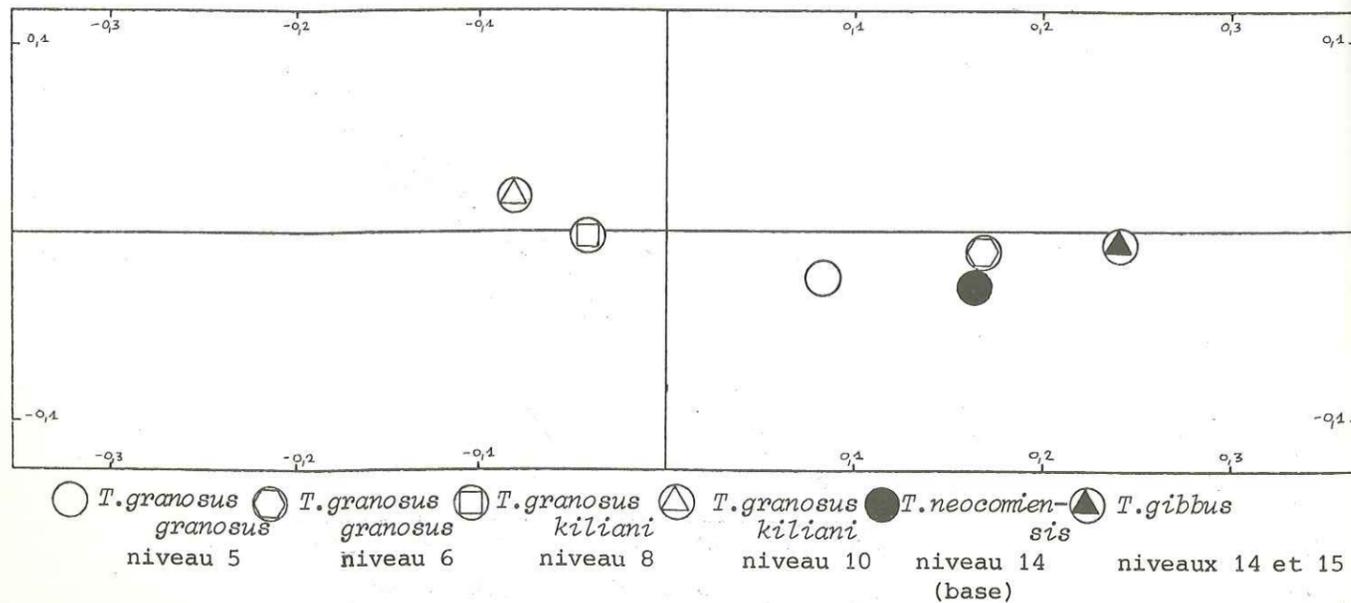


Fig. 128 - CENTRES DE GRAVITE DES POPULATIONS DE TOXASTER DES DIFFERENTS NIVEAUX : PROJECTION SUR LES DEUXIEME ET TROISIEME COMPOSANTES PRINCIPALES (ANALYSE EFFECTUEE SUR LES PARAMETRES).

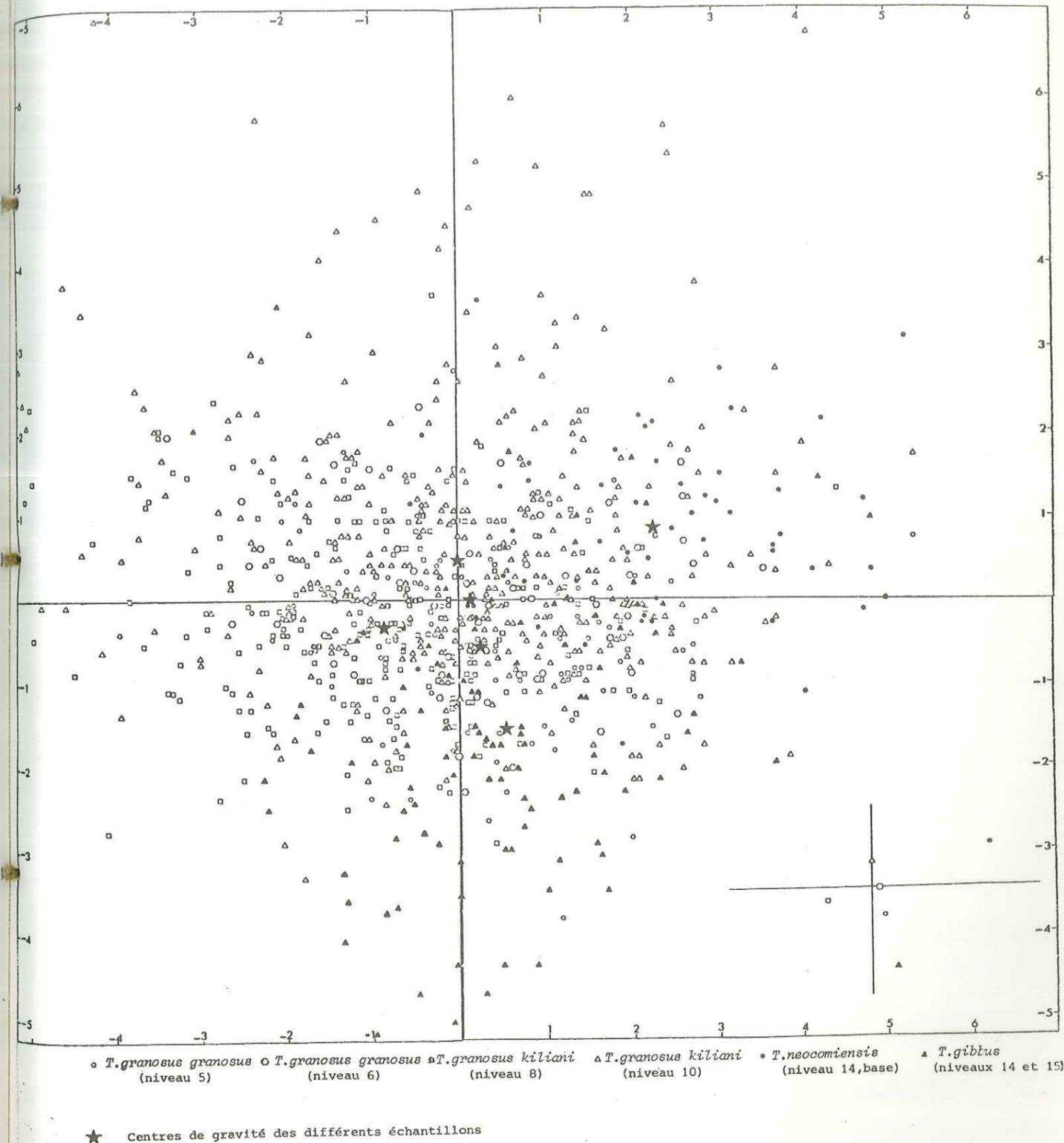


Fig. 129 - PROJECTION EN TERMES DES DEUX PREMIERES COMPOSANTES PRINCIPALES (ANALYSE EFFECTUEE SUR LES INDICES) DES 941 POINTS INDIVIDUS DE TOUS LES TOXASTER MESURES

Une seconde analyse, effectuée sur les indices, affine encore la discrimination et l'accorde à la taxinomie. Sur la projection en termes des première et deuxième composantes, les deux sous-espèces de *T.granosus* se regroupent au centre du nuage alors que *T.neocomiensis* et *T.gibbus* se disposent sur les marges (Fig. 129, p. 151). Leur discrimination s'opère simultanément sur les deux composantes qui font surtout intervenir l'écart relatif entre apex et grande largeur (AGL), et les positions relatives de la bouche et du périprocte (elles sont donc l'expression d'une morphologie indépendante de la taille) et qui représentent 47,3% de la variance totale (Fig. 130).

Composante	P <sub>1</sub>	P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>
AMB	-0,0699	-0,2921	0,7215
GIB	-0,1692	-0,3454	0,0204
RPP	0,0169	0,6199	-0,4558
RBO	0,2910	-0,6488	0,0721
RAP	-0,5700	-0,5378	-0,5543
RGL	0,6116	-0,4668	-0,5254
AGL	-0,9835	-0,0798	-0,0468
Poids de la Composante	25,5	21,8	18,8
Poids Cumulé	25,5	47,3	66,1

Fig. 130 - ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (INDICES) : VECTEURS PROPRES.

On retrouve donc bien ici la séparation des trois espèces telles qu'elles avaient été définies par une observation classique et le comportement unitaire des quatre groupes de *T.granosus* justifie pleinement leur regroupement en une entité spécifique unique opposable aux deux autres espèces.

## C O N C L U S I O N S

CHAPITRE 14 : SUCCESSION DES ESPÈCES ET ÉVOLUTION VERTICALE DES CARACTÈRES ; APERÇU PHYLÉTIQUE

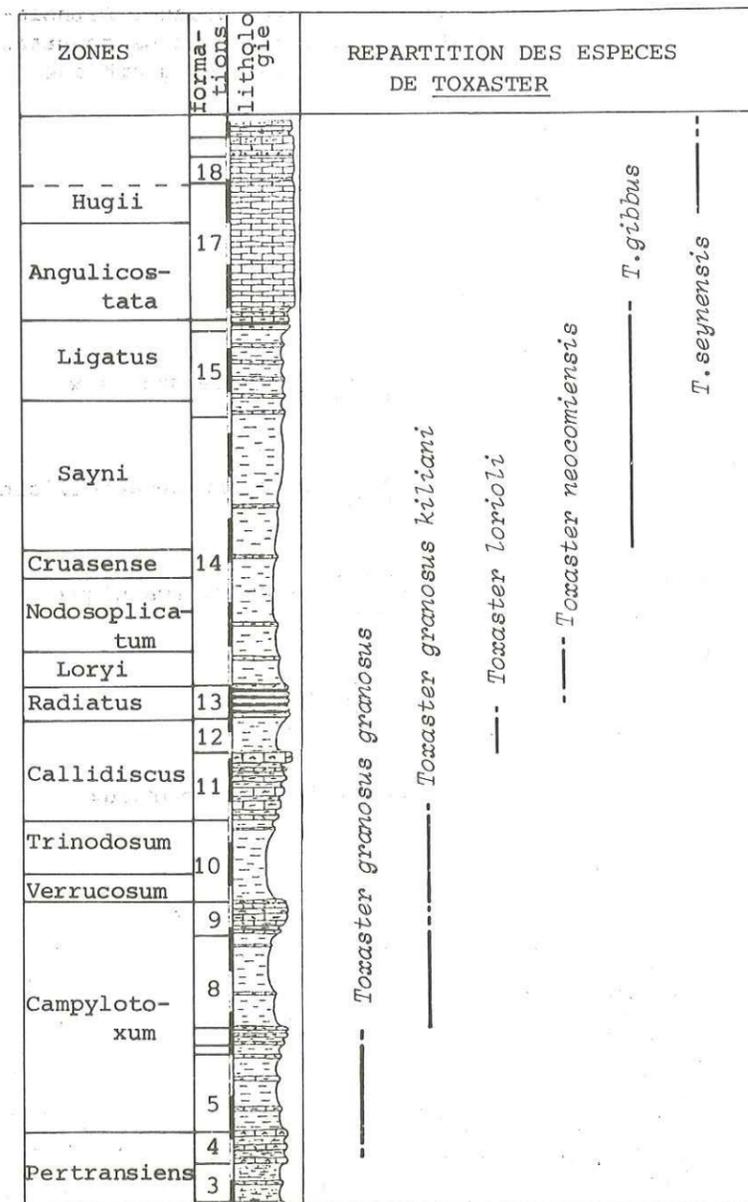
CHAPITRE 15 : PALÉOÉCOLOGIE

CHAPITRE 16 : CONCLUSION GÉNÉRALE

SUCCESSION DES ESPÈCES ET ÉVOLUTION VERTICALE DES CARACTÈRES  
APERÇU PHYLÉTIQUE

SYNTHÈSE BIOSTRATIGRAPHIQUE

L'analyse systématique précédente a permis de constater que six espèces et sous-espèces de *Toxaster* se succèdent du Valanginien au Barrémien dans l'arc subalpin de Castellane. Il apparaît donc a priori possible d'établir un découpage stratigraphique de l'Eocrétacé de cette région calqué sur l'extension verticale de ces différents taxons.



Ces subdivisions gardent bien évidemment un caractère très local et n'ont en aucun cas valeur de zones, mais, dans le cadre géographique restreint de la région de Castellane, les *Toxaster* peuvent cependant servir de marqueurs de temps et permettre ainsi des corrélations chronologiques.

Je me bornerai donc ici à situer avec précision l'acmé de chacune des espèces rencontrées, en regard du découpage zonal établi à partir de l'étude des ammonites (Fig. 131).

Fig. 131 - REPARTITION STRATIGRAPHIQUE DES ESPÈCES DE *TOXASTER* RENCONTREES.

1. Toxaster granosus granosus (d'Orbigny)

Cette sous-espèce fait son apparition dans la fraction terminale de la zone à Pertransiens (niveau lithologique 4) et se perpétue sur la majeure partie de la zone à Campylotoxum (on la trouve jusque dans le niveau 7). Son utilisation en tant que marqueur chronologique n'est toutefois commode que dans la fraction supérieure de son épibole, *T.granosus granosus* étant souvent très rare, quelquefois absent, à la base de la zone à Campylotoxum et au sommet de la zone à Pertransiens.

2. Toxaster granosus kiliani (Lambert)

Cette seconde sous-espèce est caractéristique du tiers supérieur de la zone à Campylotoxum et des zones à Verrucosum et Trinodosum. Lithologiquement on la trouve dans les niveaux 8 à 10. Son abondance et sa constance dans les horizons marneux en font un excellent élément biostratigraphique (Fig. 132).

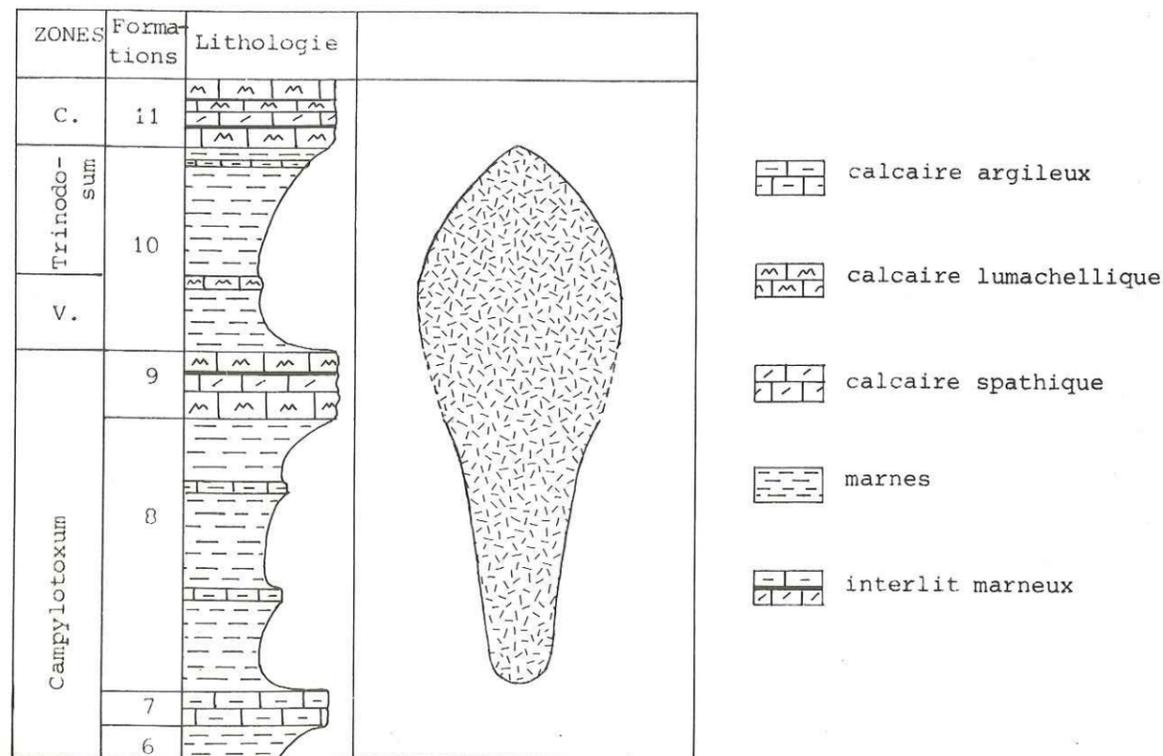


Fig. 132 - REPARTITION STRATIGRAPHIQUE DE T. GRANOSUS KILIANI.

3. Toxaster lorioli (Lambert)

Son extension se superpose à la limite Valanginien - Hauterivien et correspond à la zone à Callidiscus et à la base de la zone à Radiatus (niveau 12 et niveau 13 pro parte). Cette espèce est cependant délicate à utiliser comme marqueur de temps car elle est rare et les moments de son apparition et de son extinction restent difficiles à définir. Auparavant G. DENIZOT (1934) et R.P. CHARLES (1948) l'avaient, tous deux, considérée comme caractéristique de l'Hauterivien inférieur ce qui, compte tenu des modifications apportées aux limites des étages (Colloque sur le Crétacé inférieur ; travaux de J.P. THIEULOY), s'ajuste très correctement à la répartition que j'ai observée : limite Valanginien - Hauterivien.

4. Toxaster neocomiensis (d'Orbigny)

*T.neocomiensis* n'apparaît que timidement au sommet de la zone à Radiatus et se développe essentiellement dans la zone à Loryi (base des marnes à bélemnites). Néanmoins, il ne constitue pas un élément de datation particulièrement remarquable car sa répartition géographique est très fluctuante au sein même de l'arc de Castellane.

5. Toxaster gibbus (Agassiz)

Son apparition coïncide exactement avec celle de *Subsarynella sayni*, c'est-à-dire avec le début de l'Hauterivien supérieur. Cette espèce disparaît au sommet des marnes à bélemnites à la fin de la zone à Ligatus (horizon à Ballearites). Elle détermine ainsi une unité biochronologique précise, valable dans toute la région étudiée. Au-delà (Ardèche, chaînes subalpines septentrionales) *T.gibbus* est remplacé par *T.amplus*.

6. Toxaster seynensis (Lambert)

Cette dernière espèce est exclusivement barrémienne, mais elle est trop rare pour que ses limites d'extension aient pu être déterminées avec précision.

7. Conclusion

La nature de la distribution stratigraphique de ces six taxons est très variable. Ainsi, certains (*T.lorioli*, *T.seynensis*) manquent trop de précision quant à leurs limites d'apparition ou d'extinction pour que leur présence ait une valeur stratigraphique. D'autres ont une répartition très irrégulière, soit dans l'espace comme *T.neocomiensis*, soit dans le temps comme *T.granosus granosus*, et leur absence fréquente de certains niveaux ou de certains endroits est un obstacle à leur bonne utilisation stratigraphique. En définitive, seuls deux taxons (*T.granosus kiliani* et *T.gibbus*) sont assez précis et ont un éventail de distribution géographique suffisamment large, pour offrir un intérêt chronostratigraphique réel, sans toutefois aller jusqu'à atteindre la finesse de datation des ammonites.

VARIATION VERTICALE DES CARACTERES

Des variations morphologiques se sont exprimées à travers les quelques espèces qui se succèdent du Valanginien au Barrémien. Quelquefois importantes, elles ont pu s'organiser en tendances, esquisses possibles de relations phylétiques entre les taxons concernés. La vision très partielle que j'ai des relations interspécifiques au sein du genre *Toxaster* m'impose toutefois de n'émettre une interprétation phylétique qu'avec une grande circonspection.

J'ai principalement analysé ces variations sous l'angle des fluctuations enregistrées par les indices de forme et de position qui rendent compte d'une morphologie indépendamment de la taille. L'aspect plus directement dimensionnel a été abordé par l'intermédiaire du coefficient volumétrique, représentatif de l'ensemble des paramètres mesurés. J'ai enfin achevé cette analyse par la prise en compte d'un caractère qualitatif : la configuration de l'appareil apical. La démarche a porté sur un nombre maximum d'oursins, les échantillons synchrones issus d'un même niveau ayant été préalablement regroupés.

1. Volume

Les fluctuations volumétriques paraissent aléatoires. Seuls *T. neocomiensis* et *T. gibbus* se distinguent, le premier par sa petite taille<sup>18</sup>, le second, au contraire, par son très fort gabarit (Fig. 133, p. 157).

2. Forme de l'ambitus

L'amplitude de variation de ce caractère est étonnamment faible (inférieure à 0,4) et aucune tendance n'est esquissée. On remarquera simplement que, pour la forme de l'ambitus, les *T. granosus kiliani* du niveau 8 sont plus proches des *T. granosus granosus* sous jacents que de leurs homologues du niveau 10 (Fig. 133).

3. Gibbosité

La gibbosité est très changeante d'une espèce à l'autre. Les formes valanginiennes sont les plus hautes, *T. seynensis*, *T. lorioli* et *T. neocomiensis* les plus basses ; mais je ne crois pas qu'il faille nécessairement y voir l'expression d'une tendance à l'aplatissement, d'autant plus que certaines espèces (*T. lorioli*, *T. seynensis*) sont très insuffisamment représentées (Fig. 133).

4. Position du périprocte

La position du périprocte décrit d'amples oscillations, alternativement dans un sens puis dans l'autre, à travers lesquelles il est impossible de saisir une variabilité temporelle ordonnée (Fig. 133).

18) J'ai montré au chapitre 10 que les populations de *T. neocomiensis* de la région de Castellane sont très probablement naines.

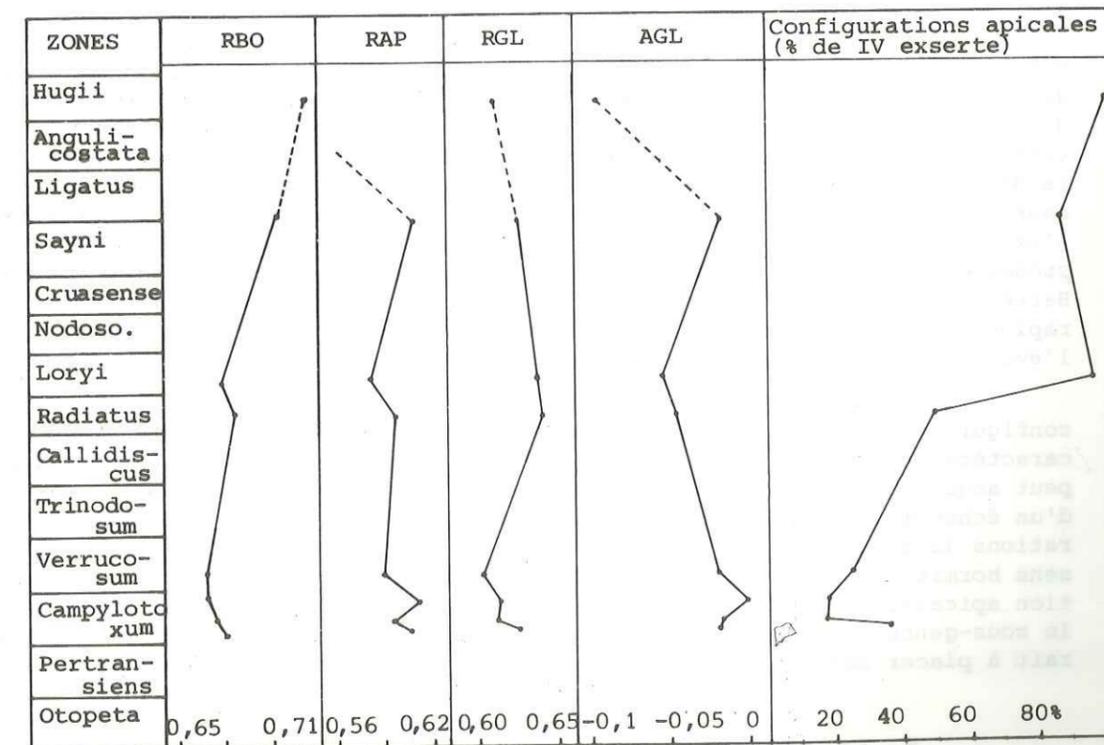
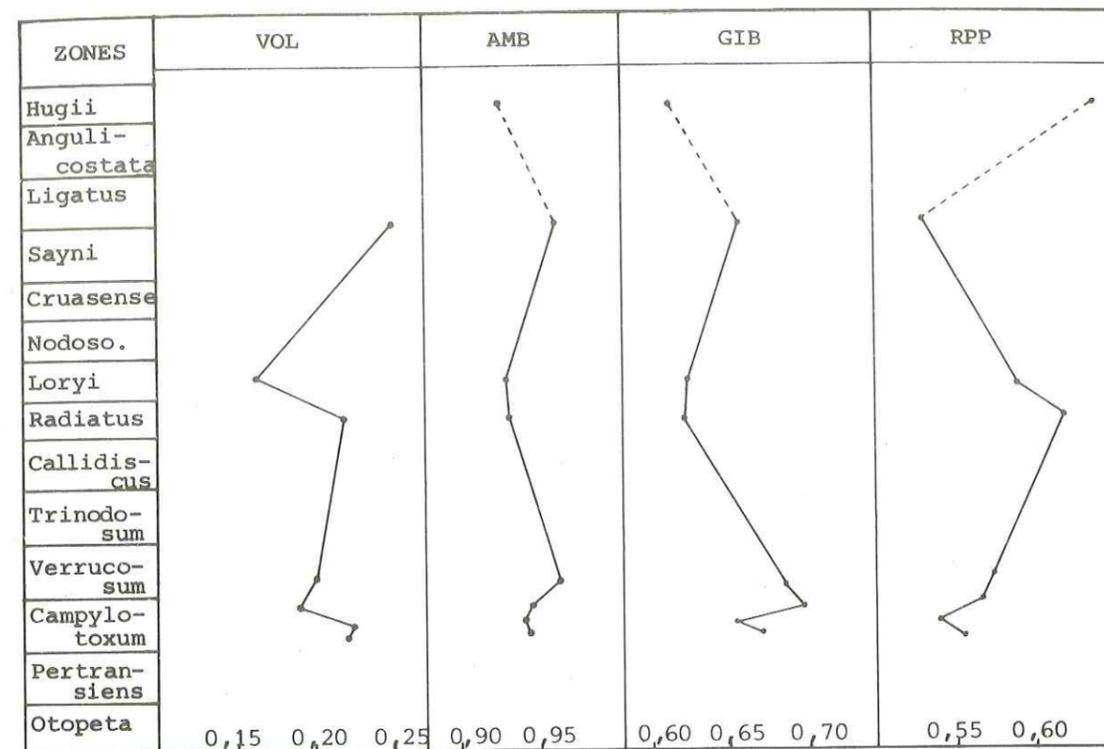


Fig. 133 - VARIATIONS MORPHOLOGIQUES ENREGISTREES AU COURS DU TEMPS CHEZ LES ESPECES DE TOXASTER ETUDIEES.

### 5. Position de la bouche

Bien que variant peu (intervalle de fluctuation assez réduit), la position de la bouche dérive progressivement vers l'avant. Au fil des espèces, s'ébauche ainsi une tendance qui conduit peu à peu à une excentricité de plus en plus accusée du péristome (Fig. 133). Cette migration s'intègre au processus d'acquisition d'une symétrie bilatérale que développent les Spatangoïdes.

### 6. Position de l'apex et de la plus grande largeur, et écart entre apex et grande largeur

J'ai analysé simultanément ces trois indices car les modes de fluctuations des deux premiers sont très semblables et parce que le dernier en est indissociable. Les variations de position de l'apex et de la plus grande largeur sont minimales et visiblement aléatoires. Seul, *T. seynensis* se singularise et son apex semble occuper une position très postérieure, mais cela est probablement dû à la mauvaise représentativité de l'échantillon et il est préférable de ne pas en tenir compte. La distance relative entre apex et plus grande largeur reproduit les variations de ces deux caractères en les accentuant légèrement (Fig. 133).

### 7. Structure de l'appareil apical

Au Crétacé inférieur, se produit une nette évolution structurale de l'apex des *Toxaster*. Cette évolution s'inscrit dans la tendance plus générale qu'avait précisée DEVRIES en 1965 pour l'ensemble des Spatangoïdes dont l'appareil apical adopte une morphologie de plus en plus compacte. On suit cette dynamique évolutive avec, au niveau des *Toxaster* de l'arc de Castellane, la disparition progressive des individus à ocellaire IV inserte au profit de ceux à ocellaire exserte. Ainsi, si au Valanginien l'ocellaire IV sortante n'existe que chez 20% des *T. granosus kiliani*, elle regroupe déjà 80% des *T. gibbus* de l'Hauterivien supérieur et concerne la totalité des *T. seynensis* du Barrémien. On assiste donc, au fil de ces quelques espèces, à une dérive très rapide de la structure de l'appareil apical qui s'intègre parfaitement dans l'évolution des Spatangoïdes (Fig. 133).

Ce comportement transitoire de la structure apicale (avec plusieurs configurations possibles chez une même espèce) montre bien la précarité de ce caractère en tant que critère absolu de détermination spécifique. L'apex ne peut acquérir une signification taxinomique que par l'estimation - à partir d'un échantillon représentatif - de la fréquence relative d'une de ses configurations (à ocellaire IV inserte ou exserte) ; la structure apicale n'a aucun sens hormis chez les espèces dont tous les membres possèdent la même configuration apicale. Le regroupement de toutes les espèces à ocellaire IV inserte dans le sous-genre *Eotoxaster* (LAMBERT) est donc un non sens taxinomique qui conduirait à placer dans des sous-genres différents des individus d'une même espèce !

### 8. Conclusions

Seuls, deux caractères - la position relative de la bouche et la structure de l'appareil apical - présentent une variation verticale ordonnée dont les fluctuations ont une signification évolutive et s'inscrivent parfaitement dans le contexte plus général de l'évolution des Spatangoïdes. Quant aux autres caractères, soit ils varient à peine, étant probablement strictement

déterminés au niveau du genre (comme AMB, RAP, RGL) ; soit ils fluctuent sensiblement mais de façon aléatoire sans qu'il soit, alors, possible de discerner de tendances.

Il est possible qu'il faille voir dans les variations structurées des deux premiers caractères l'expression d'une lignée phylétique qui engloberait les différentes espèces rencontrées. Mais s'il est plus simple d'imaginer une évolution de type anagénétique, il ne faut pas complètement exclure l'hypothèse d'un schéma évolutif plus complexe à plusieurs lignées distinctes.

PALÉOÉCOLOGIE

MODIFICATION DE LA COMPOSITION DES FAUNES DE SPATANGOIDES DURANT L'EOCRÉTACE

Dans l'arc de Castellane, seules deux familles de Spatangoides ont colonisé les fonds de l'Eocrétacé : les *Disasteridae* et les *Toxasteridae*. Les *Toxaster*, principaux représentants de cette seconde famille, ont été en concurrence avec deux espèces de *Disasteridae*, l'une très ancienne issue du Jurassique supérieur (Oxfordien) : *Disaster subelongatus*<sup>19</sup>, l'autre néocomienne : *Collyropsis ovulum*. Selon les moments cette concurrence fut plus ou moins vive, les deux familles se relayant et s'excluant tout à tour (Fig. 134).

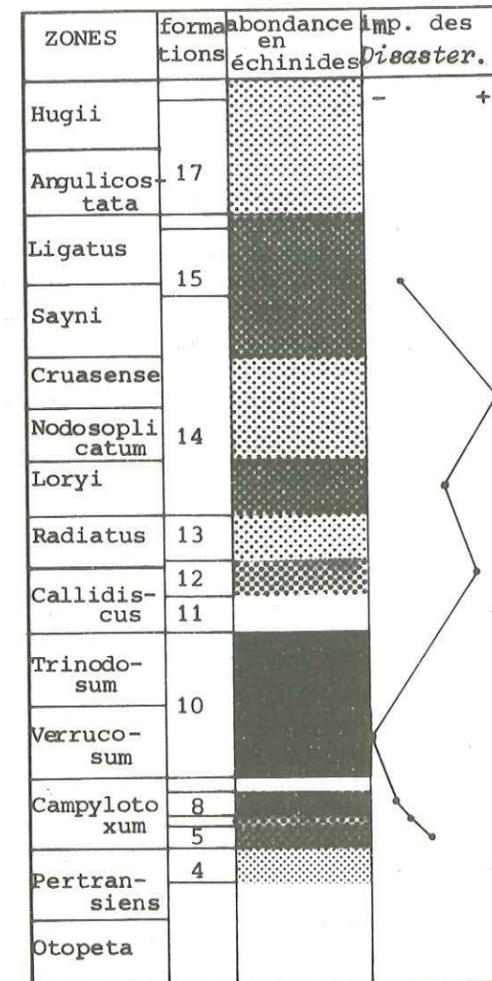


Fig. 134 - ABONDANCE EN OURSINS ET IMPORTANCE RELATIVE (PAR RAPPORT AUX TOXASTER) DES DISASTERIDAE (DISASTER ET COLLYROPSIS). LE FIGURE EST D'AUTANT PLUS FONCE QUE LE NIVEAU EST RICHE EN OURSINS.

19) *Disaster subelongatus* est l'équivalent néocomien de *D. granulatus* du Jurassique. LAMBERT (1933a, p. 68) considérait ces taxons comme deux formes d'une même espèce et il parla de *D. granulatus* au stade *subelongatus*. J'ai néanmoins conservé le terme *subelongatus* universellement employé pour dénommer la forme du Crétacé, afin de ne pas alourdir une synonymie déjà bien complexe.

Au Valanginien inférieur apparaissent dans la région les premiers *Toxasteridae*<sup>20</sup> qui, encore très primitifs, s'implantent aux côtés des *Disaster*. Dans le niveau 5, ces derniers, associés à *T.granosus granosus* sont encore assez nombreux. Mais ils deviennent de plus en plus rares dans les niveaux suivants (6 et 8) où les *Toxaster* les supplantent progressivement, et au Valanginien supérieur une forme, *T.granosus kiliani*, devient exclusive et envahit complètement les marnes de la zone à Verrucosum. Il est remarquable que, sur le millier de *T.granosus kiliani* rassemblés dans les gisements du niveau 10, aucun ne présente d'anomalie morphologique apparente, alors que des populations moindres - d'autres niveaux - en recèlent souvent plusieurs cas. Ceci témoigne du caractère idéal que devaient présenter les fonds vaseux de la zone à Verrucosum pour l'épanouissement de cette sous-espèce. Au moment du passage Valanginien - Hauterivien, le milieu devient plus instable (sédimentation souvent perturbée) et les *Toxaster* régressent très nettement au profit des *Disaster* et des *Collyropsis ovulum* (niveau 12). *T.neocomiensis* reconquiert ensuite une petite part du milieu pendant la zone à Loryi, mais le reste de l'Hauterivien inférieur, faiblement peuplé en échinides, ne l'est que par des *Disaster* et des *Collyropsis*. Enfin, le genre *Toxaster* restaure sa domination à l'Hauterivien supérieur avec *T.gibbus*.

Il n'est pas possible de corrélérer ces alternances fauniques avec des variations sédimentologiques ordonnées ; elles ne sont donc pas liées à des modifications évidentes du faciès.

En ce début de Crétacé, il semble que l'on assiste à une conquête progressive des milieux vaseux par les *Toxaster*, mais leur implantation fut parfois contrariée par la concurrence des derniers *Disasteridae*. Cette concurrence fut arbitrée par des modifications de milieu qui ne se sont pas nécessairement inscrites dans le faciès. Les *Toxaster*, peut-être mieux armés, se sont imposés quand le biotope leur était favorable (Valanginien, Hauterivien supérieur), mais, déjà très spécialisés, ils ont souvent mal résisté à des conditions plus rigoureuses (instabilité des conditions de sédimentation ?) dont les *Disasteridae* ont alors profité pour reconquérir (totalement ou en partie) le milieu (limites Valanginien - Hauterivien et Hauterivien inférieur-Hauterivien supérieur).

20) Les représentants les plus anciens de cette famille proviennent du Berriasien (en particulier d'Afrique du Nord).

## RECONSTITUTION D'UN MILIEU : PALEOECOLOGIE DE LA ZONE A VERRUCOSUM DANS LA PROVINCE NERITIQUE

Le choix des marnes du niveau 10 pour un essai de reconstitution paléocéologique ne s'appuie certainement pas sur leur intérêt sédimentologique qui est faible. Mais c'est en leur sein que s'est épanouie la plus importante faune de *Toxaster* de l'histoire éocrétaquée de l'arc de Castellane. Il devenait donc fondamental de dégager les conditions ayant présidé à leur dépôt.

L'observation tant sédimentologique que biologique a permis de déterminer un certain nombre de faits qui ont ensuite servi de base à l'élaboration d'un schéma paléocéologique.

### 1. Les faits observés

#### + Sédimentologie

. La stricte analyse sédimentologique du niveau 10 qui est épais d'une dizaine de mètres, n'apporte que peu de renseignements sur les conditions de dépôt. En effet dans ce faciès marneux (65 à 70% de carbonates) une bioturbation généralisée a fait disparaître toute trace de stratification, laissant la météorisation déterminer un débit en plaquettes. Ce processus n'a pas permis la conservation de structures sédimentaires susceptibles de servir d'indicateurs de milieu. Seule l'importance de la phase terrigène (jusqu'à 35%) et la présence de quartz détritique avaient pu être soulignées par P. COTILLON en 1971. La nature détritique de la fraction argileuse, constituée de 50% d'illite mal cristallisée et de 50% d'interstratifié illite-montmorillonite, ne fait que confirmer cette importance. Cette phase terrigène dont la direction générale des apports était vraisemblablement SW, avait probablement sa source sur un continent lointain (COTILLON, 1971).

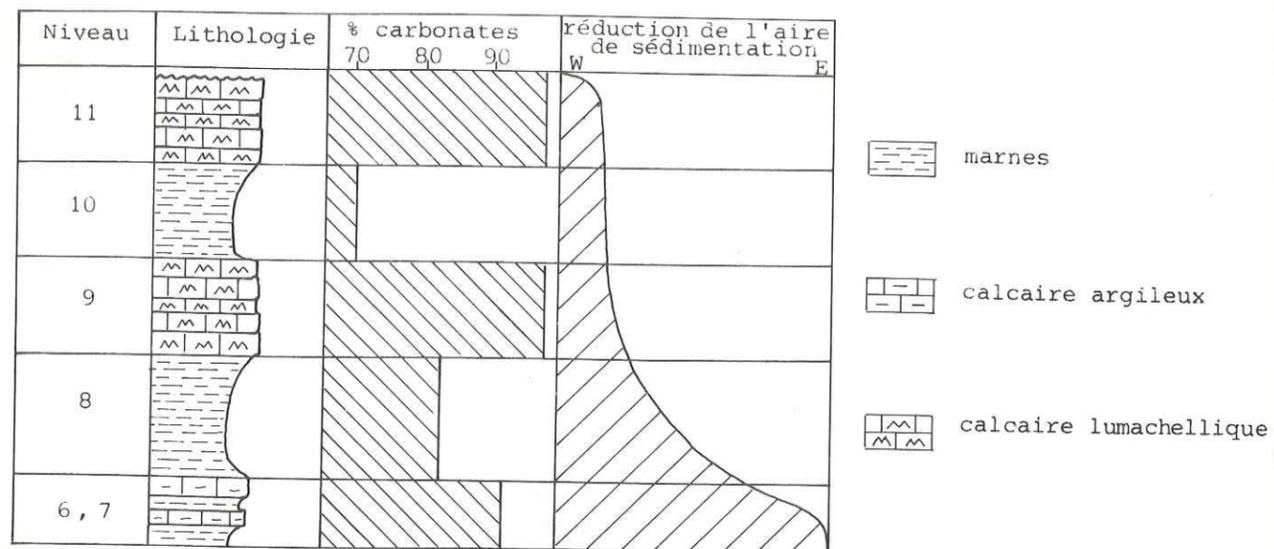
D'assez nombreux débris organiques, principalement des fragments de tests d'échinides ou de bivalves, complètent enfin ce faciès.

Le microfaciès (planche 3, Fig. 12) est celui d'une micrite fossilifère renfermant des grains de quartz qui peuvent être assez gros (>60µ), et un peu de fer. Les éléments bioclastiques très rares (textures de mudstone à bioclastes) sont pour l'essentiel des fragments d'échinodermes et des traces de bioturbation sont également décelables. La granulométrie est celle d'un silt : on peut donc aussi désigner ce faciès sous le nom de siltstone micritique. Ces observations microfaciologiques indiquent une énergie de milieu de dépôt faible.

. Par contre, à travers l'analyse de sa situation dans la séquence valanginienne et par l'étude de son comportement dans un contexte régional, l'épisode marneux de la zone à Verrucosum, ainsi replacé dans un cadre plus général, a permis à P. COTILLON de déterminer la nature de son environnement sédimentaire.

A partir du niveau 6 l'histoire de la province néritique se caractérise par un rétrécissement progressif de l'aire de subsidence (Fig. 135). Les zones peu à peu gagnées par ce phénomène sont donc soumises à un comblement sédimentaire ; la surface d'équilibre (BARREL, 1917) peut alors y être atteinte voire dépassée ce qui détermine un arrêt de la sédimentation puis, éventuellement, une érosion.

A la fin du niveau 11 (grande lumachelle) l'arrêt de la sédimentation est général en domaine néritique ; celle-ci ne se poursuivra alors que dans quelques zones de la province hémipélagique et en domaine pélagique.



Au moment de la zone à *Verrucosum* (niveau 10) les plus fortes arrivées terrigènes en province néritique déterminent à l'Ouest, à la faveur d'une ultime secousse négative du fond, une grande "flaque" marneuse peuplée de *Toxaster*, tandis que dans les régions orientales ces arrivées ne peuvent se maintenir sur la surface d'équilibre balayée par les courants (COTILLON, 1971). Au Sud on passe latéralement à des milieux moins profonds (20 à 50 m), que celui de la "flaque" marneuse, avec des "hauts fonds bien ventilés parcourus par des courants" (COTILLON, WALTER, 1965) où une sédimentation carbonatée zoogène se poursuit en continuité avec la petite lumachelle. Ces conditions de milieu de forte énergie s'étendront à toute la province néritique au cours de l'épisode de la grande lumachelle avec lequel s'achèvera la sédimentation (Fig. 136 p. 165 et 137 p. 166).

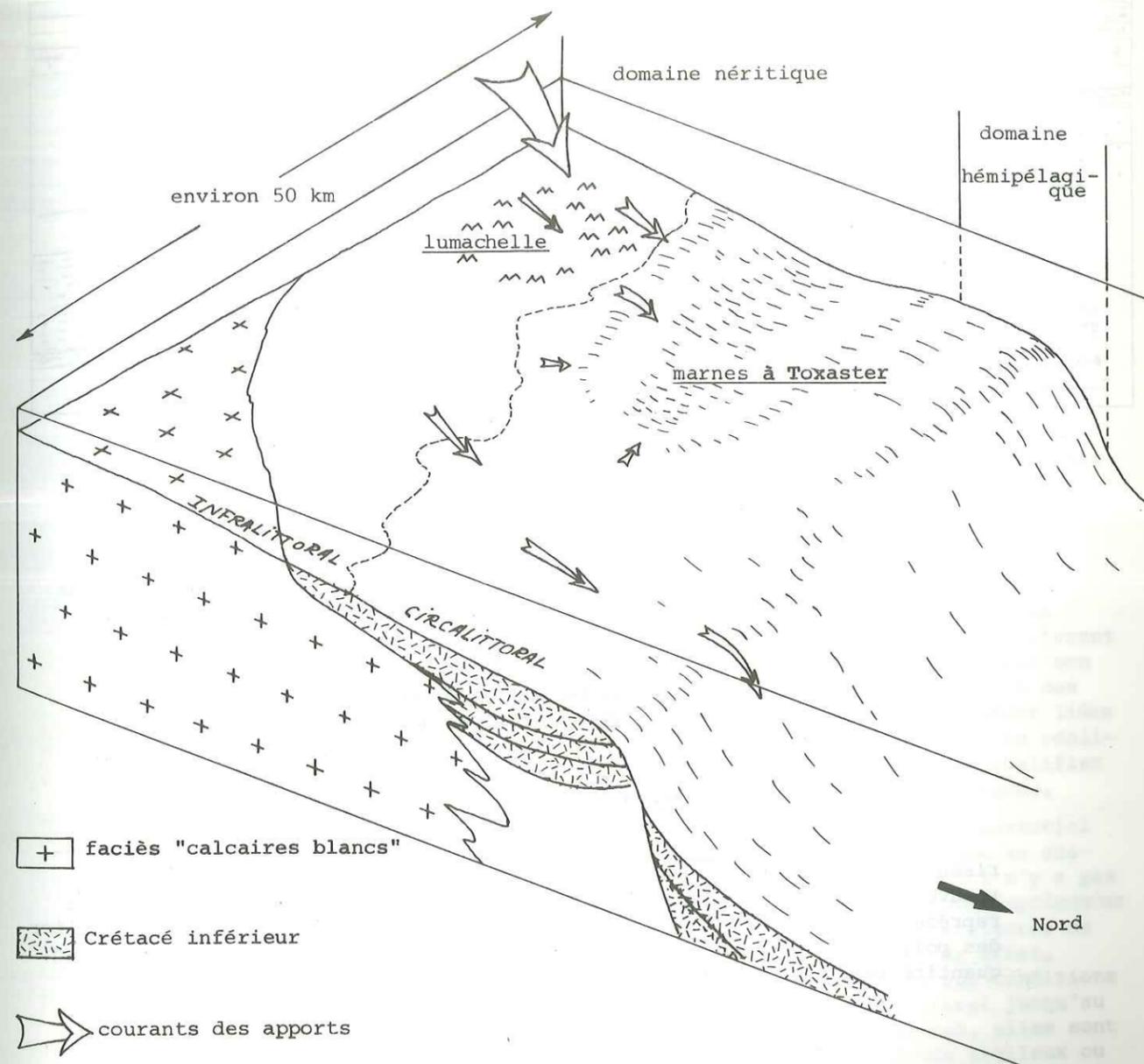


Fig. 136 - ALLURE GENERALE DES FONDS AU MOMENT DE LA ZONE A VERRUCOSUM (INSPIRE D'APRES COTILLON, 1971).

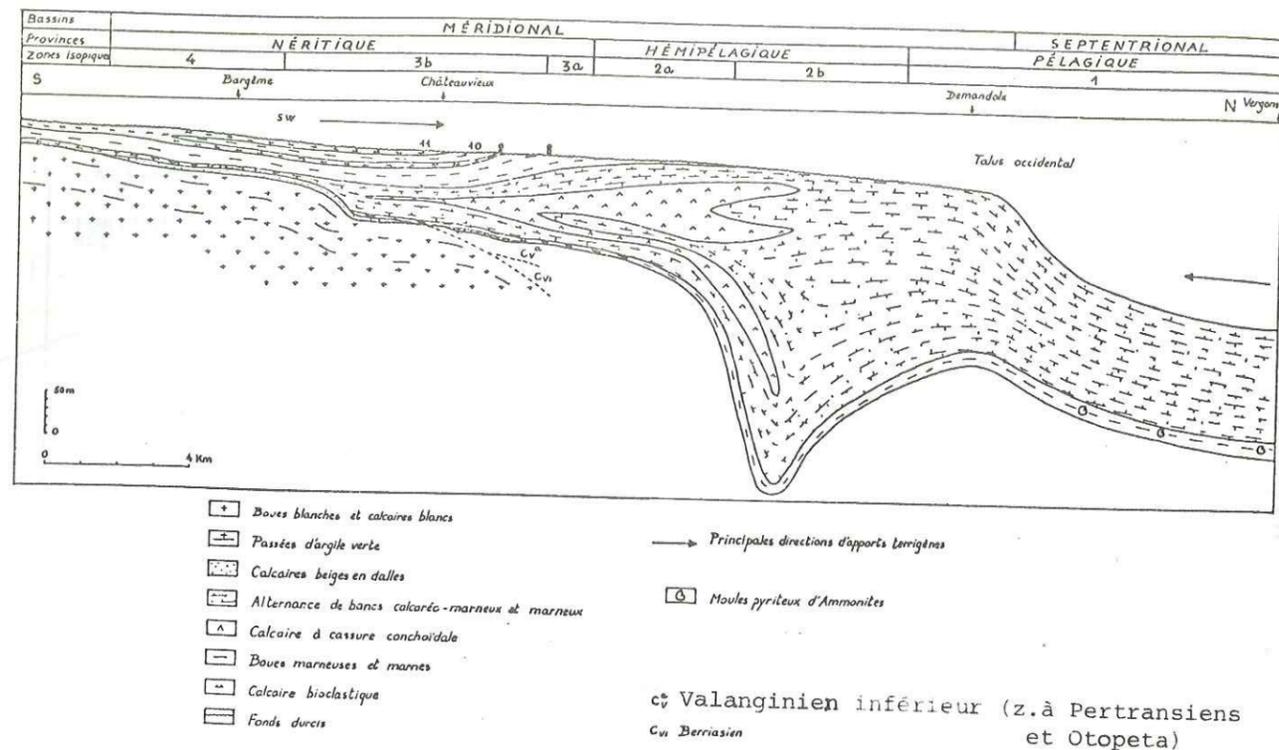


Fig. 137 - PROFIL PALEOCEANOGRAPHIQUE DU VALANGINIEN SUPERIEUR (Z. A VERRUCOSUM) (D'APRES P. COTILLON, 1971).

+ Paléontologie

. Endobiontes : La faune des marnes du niveau 10 est caractérisée par la très large prépondérance du *Toxaster granosus kiliani* qui a trouvé là un biotope remarquablement favorable à son épanouissement et qui représente plus de 80% de la macrofaune. D'autres endobiontes, en particulier des polychètes fouisseurs et quelques lamellibranches, lui sont associés en quantité beaucoup plus faible.

. Epibiontes : 1). Epizoaires

Des épizoaires, principalement des ostreidés et plus rarement des bryozoaires, se sont quelquefois développés sur des tests d'échinides morts, fournissant ainsi d'une part la preuve du séjour prolongé de certains tests sur le fond et confirmant d'autre part la faiblesse de l'énergie du milieu. L'existence de tels encroûtements est liée soit à un brassage local de la vase au sein de laquelle fouissaient les *Toxaster* (à une profondeur probable de 0 à 15 cm selon leur taille), cette mécanique de léger remaniement provoquant l'exhumation de ces tests du sédiment ; soit au fait que certains échinides aient pu mourir en eau libre. D'assez nombreux tests ont conservé quelques uns de leurs radioles. La fragilité de ces soies interdit d'envisager un transport et suggère que la plupart des *Toxaster* ont cependant dû mourir au sein du sédiment et y rester ; des lavages permettent d'ailleurs de retrouver de très nombreux radioles de toutes tailles et de toutes formes dans le sédiment.

2). Suspensivores

Différentes formes de suspensivores se sont bien adaptées dans le milieu où de faibles courants empêchant tout envasement trop brutal du fond, permettaient leur installation. *Spiropora neocomiensis*<sup>21</sup>, l'espèce dominante chez les bryozoaires rameux, est une forme qui affectionne tout particulièrement les substrats meubles. Deux autres espèces (*Diastopora tubulosa*<sup>21</sup> et *Dendroecia neocomiensis*)<sup>21</sup> sont chacune représentées par un seul exemplaire. Affectionnant normalement des milieux plus calcaires il est d'ailleurs possible que ces deux individus proviennent des horizons lumacheliques méridionaux. Les crinoïdes (*Isocrinus*)<sup>22</sup> sont rares. Quelques articles de tige (articulation du type symplexie pentaradiée, c'est-à-dire plus ou moins rigide avec cinq crêtes articulaires), des articles de cirres et surtout d'assez nombreux articles de bras (petite articulation de type synartrie, c'est-à-dire qui se fait par basculement de part et d'autre d'une crête sagittale) ont cependant été récoltés par lavage. La présence au même endroit de ces différentes pièces anatomiques laisse supposer que l'énergie du milieu était faible et qu'il n'y a pas eu transport ou bien que l'envasement était très rapide. Par ailleurs, les *Isocrinus* sont des organismes rhéophiles qui exigent la présence de courants, même intermittents, de préférence unidirectionnels et faibles à modérés. Quant aux brachiopodes ils ne sont représentés que par l'intermédiaire de quelques térébratules.

3). Autres épibiontes

Chez deux exemplaires d'un échinide régulier, une observation minutieuse a permis d'attribuer les pores adoraux aux types P<sub>1</sub> ou P<sub>2</sub> tels qu'ils ont été définis par A.B. SMITH en 1978. Ces pores sont ceux qui livrent passage aux pieds ambulacraires qui assurent la fixation de l'oursin sur son substratum. La musculature de ces podias et, par conséquent, l'importance des surfaces d'attache des muscles au niveau des pores sont donc directement liées à l'énergie du milieu. Les conclusions de l'analyse morphofonctionnelle réalisée par SMITH permettent alors d'appréhender cette énergie et de la qualifier de moyenne à faible, confirmant ainsi les observations sédimentologiques.

Les foraminifères sont assez abondants et constituent l'essentiel de la microfaune benthique (une description complète en a été donnée au chapitre 2). On y rencontre des individus de toute taille, preuve qu'il n'y a pas eu de tri granulométrique. Au point de vue paléocéologique les *Everticyclammina* sont l'élément le plus intéressant de cette microfaune qui, par ailleurs, ne fait qu'indiquer un milieu de plateau continental non littoral. En effet, d'après BRUN et REY (1975), les *Everticyclammina*, peu sensibles aux conditions photiques ou bathymétriques, se rencontrent de l'étage médiolittoral jusqu'au circalittoral supérieur. Par contre, exigeant des eaux non agitées, elles sont surtout liées aux apports terrigènes fins et vivent sur des fonds argileux ou marneux. En conclusion de leur étude BRUN et REY suggèrent d'ailleurs d'en faire un indice d'apports argileux.

Des spongiaires, des gastropodes et des crustacés (malacos tracés et très nombreux ostracodes<sup>23</sup> qui, souvent, ont conservé leurs deux valves en connexion, témoignant ainsi de la faiblesse énergétique du milieu) complètent enfin l'association faunique de ces marnes.

21) Détermination B. WALTER.

22) Détermination M. ROUX.

23) *Cytherella*, *Schuleridea*, *Dolocytthere* (détermination P. DONZE).

. Epiflore :

Aucun reste de flore n'a été trouvé mais quelques algues ont pu exister et disparaître sans laisser de traces. Elles ne devaient cependant pas être très nombreuses.

Il est bien sûr possible que quelques uns des organismes n'ayant pas vécu sur place, soient des éléments de thanatocénose. Mais aucun argument n'en apporte formellement la preuve, il conviendra donc simplement de rester prudent au moment de l'élaboration d'un schéma paléoécologique.

+ Conclusions

La nature du sédiment et l'importance de l'endobenthos suggèrent l'idée d'un biotope à fond meuble et à prédominance vaseuse où l'énergie était plutôt faible, comme l'indiquent certains organismes (échinides réguliers, crinoïdes ...). On peut supposer que ce milieu se rapproche du biotope des vases terrigènes côtières (V.T.C.) tel que l'ont défini PERES et PICARD en 1964 ; il serait alors possible de l'assimiler, plus précisément au faciès des vases gluantes (= vases côtières) à formes sessiles qui est un faciès de vases molles provenant d'apport terrigènes dont les particules qui restent en suspension longtemps, se déposent en principe lentement et loin du rivage.

2. Essai paléoécologique

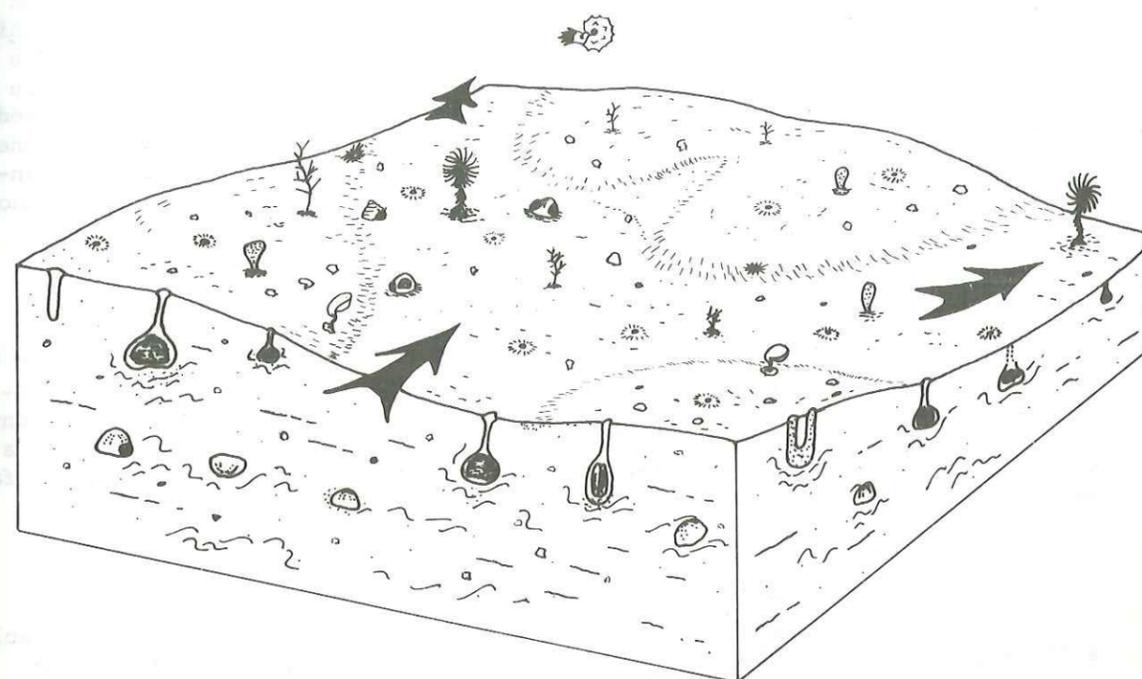
On peut maintenant rechercher l'évocation d'une image du fond, mais ceci ne doit rester qu'un modèle qui n'est que probable, et demande à être considéré avec circonspection.

Au sein des eaux tempérées<sup>24</sup> de la mer valanginienne la grande "flaque" marneuse du niveau 10 devait se présenter sous un biotope de vasière avec un régime hydrodynamique de faible énergie. De très légers courants pouvaient y favoriser l'épanouissement d'organismes suspensivores (crinoïdes, bryozoaires, brachiopodes) et, en les dégageant de leur gangue vaseuse, préparer certains tests d'échinides morts à un rôle de support pour des épizoaires (ostreidés, bryozoaires). Un épibenthos assez varié (spongiaires, mollusques, crustacés, foraminifères ...) se développait sur un fond jonché de débris sur lesquels pouvaient se fixer des organismes sessiles (térébratules, foraminifères). Au sein du sédiment proliférait *Toxaster granosus kiliani* (Fig. 138 p. 169). Son activité, conjuguée avec celle d'autres endobiontes (annélides, lamelli-branches) et avec l'action éventuelle de racines de végétaux, était la cause d'une bioturbation très active. Celle-ci sera d'ailleurs totale et affectera l'ensemble de la masse sédimentaire. Il est aussi probable qu'il faille la tenir pour responsable de la destruction des structures et des organismes les plus fragiles : en particulier des petits oursins (voir ci-dessus chapitre 6).

Tout en demeurant toujours inscrite dans le contexte général d'une vasière jouant le rôle d'un piège à sédiments, la morphologie du milieu devait sans cesse fluctuer dans ses détails sous l'action, à peine perceptible, des faibles courants qui parcouraient le fond.

24) Cette indication paléoclimatique a été obtenue par l'étude des formes de gastéropodes et de bivalves (P. COTILLON et MACSOTAY, 1979).

Bien que toute estimation bathymétrique soit particulièrement délicate, on peut considérer comme probable une profondeur qui ait été comprise entre soixante et cent mètres. Cette profondeur, associée à la forte turbidité des eaux qui s'opposait à une bonne pénétration de la lumière, situe la "flaque" marneuse dans l'étage circalittoral, c'est-à-dire dans une zone de faible éclaircissement. L'absence de toute trace alguaire et d'organismes herbivores vient étayer cette hypothèse.



- |  |   |  |   |
|--|---|--|---|
|  | <i>Toxaster granosus kiliani</i> (vivant, mort, encroûté) |  | spongiaire                                |
|  | lamellibranche fouisseur                                  |  | gastéropode                               |
|  | terriers d'annélides                                      |  | échinide régulier                         |
|  | orifice de terrier  |  | ammonite ( <i>Saynoceras verrucosum</i> ) |
|  | brachiopode   |  | courant                                   |
|  | bryzoaire   |  | traces de bioturbation                    |
|  | crinoïde  |  |   |

Fig. 138 - RECONSTITUTION SCHEMATIQUE DU FOND DE LA "FLAQUE" MARNEUSE AU MOMENT DE LA ZONE A VERRUCOSUM.

ESSAI PALEOAUTECOLOGIQUE

1. Formes actuelles <sup>25</sup>

Sur les fonds actuels les Spatangoïdes ont plus particulièrement adopté deux modes de vie : l'un endobionte, l'autre épibionte qualifié de laboureur ("ploughing form") par NICHOLS (1959b). L'adaptation à la vie enfouie se manifeste par une hétérogénéité des ambulacres ; les quatre ambulacres pairs développent alors leur fonction respiratoire en acquérant des pores plus allongés tandis que l'ambulacre impair précise son rôle sensoriel. *Echinocardium cordatum* s'est conformé à ce modèle. L'adaptation à un mode de vie épibenthique se marque par une homogénéité des ambulacres qui retrouvent tous une double fonction respiratoire et sensorielle. Les pores restent cependant de taille assez réduite, les petits podias étant moins vulnérables à l'action des prédateurs benthiques. Cette transformation ambulacraire peut s'accompagner d'une élévation en hauteur du test qui permet à l'oursin de tenir ses podias branchiaux hors de la turbidité du fond. *Spatangus raschi* réalise ce type morphologique.

2. Formes du Crétacé supérieur

On observe le même schéma adaptatif chez les *Micraster* de la mer de la craie sénonienne dans laquelle *Micraster (Isomicraster) senonensis* s'épauillait à la surface du sédiment alors que *M. coranguinum* était un endobionte. L'hétérogénéité ambulacraire se révèle donc être un caractère itératif qui a constamment fluctué sous l'influence de la pression d'adaptation ce qui en fait un excellent critère écologique.

3. Formes du Crétacé inférieur

L'extrême simplicité morphologique des *Toxasteridae* est un obstacle à l'analyse paléautécologique que l'on peut en faire. En effet, le faible nombre de caractères de ces formes primitives offre peu de prises à l'interprétation morphofonctionnelle, limitant ainsi les arguments susceptibles d'aider à la compréhension de leur comportement.

+ *Toxaster granosus*

La différenciation des ambulacres n'était pas encore acquise au Valanginien et il est très délicat d'attribuer un mode de vie précis à *T. granosus*. Le plus simple est cependant de supposer que ces formes ont mené une existence fouisseuse. Cette hypothèse est de plus, doublement étayée par la nature vaseuse du fond et la bioturbation intense de la masse sédimentaire (cf. ci-dessus p. 163) d'une part, et par la présence de radioles spatulés d'autre part (pl. 3, fig. 8).

25) L'écologie des Spatangoïdes actuels a été développée en détail au chapitre 4.

Ces radioles comparables à ceux du plastron des *Echinocardium* (espèces actuelles) augmentent l'appui de l'oursin dans un sédiment meuble à granulométrie fine. DEVRIES avait retenu ce mode de comportement pour ses *Toxaster* algériens.

+ *Toxaster gibbus*

Tout laisse supposer qu'à l'Hauterivien supérieur *T. gibbus* avait choisi un mode de vie épibenthique : sa forme haute qui le rapproche de *Spatangus raschi* (espèce actuelle) et de *Micraster (Isomicraster) senonensis* ; ses cinq pétales semblables aux pores légèrement allongés qui assuraient tous une fonction respiratoire. L'identité des ambulacres est ici un argument autécologique dans la mesure où à la même époque *Toxaster amplus* - dans les chaînes subalpines septentrionales et en Ardèche - accusait déjà une différenciation des ambulacres comparable à celle des formes fouisseuses plus récentes ou actuelles. L'hétérogénéité ambulacraire était donc certainement acquise à l'Hauterivien supérieur. Enfin, les gros tubercules du sommet du test servaient d'attache à une vestiture importante aux radioles bien développés, qui assurait la protection de l'oursin contre les agents extérieurs.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Deux types de résultats ont été acquis au cours de ce travail : les uns d'ordre strictement paléobiologique, les autres débouchant sur une utilisation chronostratigraphique des *Toxaster*.

Les premiers sont d'une part l'aboutissement d'une analyse paléo-écologique des *Toxaster*, en liaison avec leur environnement et concernent, d'autre part, la compréhension des processus ontogéniques qui régissent le développement post-larvaire de ces échinides. Ils permettent ainsi d'appréhender l'incidence qu'ont les phénomènes de croissance ou les contraintes de l'environnement dans les modifications morphologiques que présentent les espèces.

Les seconds s'appuient sur une caractérisation qualitative et quantitative de quelques espèces de *Toxaster* et conduisent à l'établissement d'une échelle biostratigraphique locale.

Cette étude, bien que restreinte, a donc permis d'entrevoir le double intérêt stratigraphique (toutefois bien moindre que celui des ammonites) et paléoécologique que peuvent offrir les *Toxaster*.

Ainsi, ce travail devra ne représenter qu'une étape et recevoir des prolongements dans l'espace et dans le temps. Dans l'espace, au-delà de l'arc de Castellane : Ardèche, chaînes subalpines septentrionales, Jura, Bassin de Paris, Péninsule Ibérique, Afrique du Nord ... pour comprendre les fluctuations géographiques ou écologiques et leur déterminisme. Dans le temps, hors de l'intervalle Valanginien - Hauterivien : en amont, en direction du Berriasien et au-delà dans le Jurassique supérieur pour tenter de saisir l'origine des *Toxasteridae* ; en aval vers le Barrémien, l'Aptien ... pour comprendre leur devenir, en particulier le passage aux Spatangoïdes plus modernes (*Hemiasasteridae*, *Micrasteridae* ...). Seule, une étude de grande ampleur permettra, en effet, de débrouiller l'écheveau des relations phylétiques qui lient entre elles les nombreuses espèces, et pourra aboutir à une connaissance systématique, phylogénique, stratigraphique, paléogéographique et paléoécologique des *Toxaster*, voire des *Toxasteridae*, qui revalorise ces fossiles en tant que marqueurs de temps et de milieu.

B I B L I O G R A P H I E

- AGASSIZ L. (1839) - Description des Echinodermes fossiles de la Suisse.  
1° : Spatangoïdes et Clypeateroides. *Mém. Soc. helvét. Sc. nat.*,  
vol. 3, 101 p., 14 pl.
- AGASSIZ L. (1840) - Catalogus systematicus ectyporum echinodermatum fossi-  
lium Musei neocomiensis. *P. Petitpierre édit.*, Neuchâtel, 20 p.
- AGASSIZ L. et DESOR E. (1846-1847) - Catalogue raisonné des Echinides. *Ann.*  
*Sc. Nat. Zool.*, Paris, sér. 3, t. 6 (1846), t. 7, t. 8 (1847).
- ANTHULA J. (1899) - Über die Kreidefossilien des Kaukasus mit einem Allge-  
meinen Überblick über die sedimentärbildungen des Kaukasus.  
*Beitr. Paleont. Geol. Osterreich-Ungarns Orient.*
- BARREL J. (1917) - Rhythms and the measurements of geologic time. *Bull Geol.*  
*Soc. Amer.*, vol. 28, p. 745-904, pl. 43-46.
- BENZECRI J.P. (1973) - L'analyse des données. *Dunod édit.*, Paris, t. 1, La  
Taxinomie, 608 p. ; t. 2, L'analyse des correspondances, 619 p.
- BREISTROFFER M. (1936) - Révision de la faune hauterivienne du Néron en  
Chartreuse (Isère). *Bull. Soc. scient. Dauphiné*, Grenoble, sér. 5,  
t. 14, p. 531-555.
- BREYNIUS J.P. (1732) - Schediasma de Echinis.
- BRUN L., REY J. (1975) - Nouvelles observations sur le genre *Everticyclammina*  
Redmond (1964) et sa répartition paléoécologique dans le Crétacé  
inférieur du bassin de l'Estramadura (Portugal). *Rev. espan.*  
*Micropal.*, Madrid, num. spéc., p. 15-36, 8 fig., 4 pl.
- BUCHANAN J.B. (1966) - The biology of *Echinocardium cordatum* (Echinodermata :  
Spatangoidea) from different habitats. *Jour. mar. biol. Ass.*,  
Royaume Uni, vol. 46, p. 97-114.
- CHARLES R.P. (1947-1948) - Note sur les fossiles hauteriviens du Massif d'Al-  
lauch. *Bull. Museum Hist. nat. Marseille*, 1ère partie, t. 6,  
n° 3-4, 1946, p. 106-130, 3 fig., 2 pl.
- CHASSE J.L. et PAVE A. (1975) - Probabilités, statistiques et biologie. *CEDIC*  
*édit.*, Paris, 326 p.
- CHESHER R.H. (1968) - The systematics of sympatric species in West Indian Spa-  
tangoida : a revision of the genera *Brissopsis*, *Plethotaenia*, *Paleo-*  
*pneustes*, and *Saviniaster*. *Stud. trop. Oceanogr.*, Miami, vol. 7,  
168 p., 35 pl.
- COLLOQUE sur le Crétacé inférieur (Lyon, Septembre 1963) - (1965) - *Mém. BRGM*,  
n° 34, 840 p.
- COQUAND H. (1862) - Géologie et paléontologie de la région sud de la province  
de Constantine. *Mém. Soc. Emul. Provence*, Marseille, 366 p., 59 fig.

COTILLON P. (1971) - Le Crétacé inférieur de l'arc subalpin de Castellane entre l'Asse et le Var. Stratigraphie et sédimentologie. *Mém. B.R.G.M.*, n° 68, 313 p., 7 pl., 105 fig.

COTILLON P et MACSOTAY O. (1979) - Apport de la paléoécologie des Mollusques benthiques à la connaissance des facteurs de la sédimentation : un exemple dans la série valanginienne de Carajuan, SW de Castellane (Alpes de Haute Provence). *7e Réun. ann. Sc. Terre*, Lyon, Avril 1979.

COTILLON P. et WALTER B. (1965) - Essai pétrogénétique et paléoécologique sur un niveau de calcaires bioclastiques dans le Crétacé inférieur des Basses-Alpes et du Var. Etude systématique de ses Bryozoaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7e sér., t. 7, p. 929-936.

COTTEAU G. (1851) - Catalogue méthodique des Echinides recueillis dans l'étage Néocomien de l'Yonne. *Bull. Soc. Sci. Hist. nat. Yonne*, t. 5, p. 281.

COTTEAU G. (1863) - Considérations stratigraphiques et paléontologiques sur les Echinides néocomiens de l'Yonne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 2e sér., t. 20, p. 355-363.

COTTEAU G. (1864) - Notes sur les Oursins crétacés des environs de Martigues. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, sér. 2, t. 21, p. 482.

COTTEAU G. (1883) - Echinides jurassiques, crétacés, éocènes du Sud-Ouest de la France. *Acad. belles Lettres, Sc., Arts, La Rochelle*, 209 p., 12 pl.

COTTEAU G. (1885) - Echinides nouveaux ou peu connus. 3ème article. *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, 6e partie, 1884, p. 328-342, pl. 10-11.

COTTEAU G. (1887) - Catalogue des Echinides recueillis par M. Roussel dans le terrain crétacé des petites Pyrénées et des Corbières. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3e sér., t. 15, p. 639-665, 5 pl.

COTTEAU G., PERON A., GAUTHIER V. (1875) - Echinides fossiles de l'Algérie ; description des espèces déjà recueillies dans ce pays et considérations sur leur position stratigraphique. Part. 2 : étages Tithonique et Néocomien. *Ann. Sc. géol.*, Paris, t. 6, 96 p., pl. 9-15.

COTTEAU G., PERON A., GAUTHIER V. (1876) - Echinides fossiles de l'Algérie. Description des espèces déjà recueillies dans ce pays et considérations sur leur position stratigraphique. *Masson G. édit.*, Paris, fasc. 3, étages Urgo-Aptien et Albien, 90 p., 8 pl.

COTTEAU G., PERON A., GAUTHIER V. (1884) - Echinides fossiles de l'Algérie. Description des espèces déjà recueillies dans ce pays et considérations sur leur position stratigraphique. *Masson G. édit.*, Paris, fasc. 2, étages Tithonique et Néocomien, 99 p., 9 pl.

CUENOT L. (1948) - Anatomie, éthologie et systématique des Echinodermes in P.P. GRASSE "Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie." *Masson édit.*, Paris, t. 11, p. 3-272, fig. 1-312.

DAGNELIE P. (1973) - Théorie et méthodes statistiques. *Press. agro. Gembloux édit.*, Belgique, vol. 1 : la statistique descriptive et les fondements de l'inférence statistique, 378 p.

DELANCE J.H. (1974) - Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale. *Mém. géol. Univ. Dijon*, 406 p., 21 fig., 7 pl.

DENIZOT G. (1934) - Description des massifs de Marseilleveyre et de Puget. *Ann. Musée Hist. nat. Marseille*, t. 26, mém. 5, 236 p., 42 fig., 5 pl., 1 carte.

DENIZOT G. (1939) - Notice sur les recherches de géologie. *Imp. marseillaise*, Marseille, 108 p., 11 pl.

DESOR E. (1858) - Synopsis des échinides fossiles. *Reinwald édit.*, Paris, 490 p., + 1 atlas 44 pl.

DEVRIES A. (1953a) - Contribution à l'étude de la symétrie bilatérale chez les Spatangues. *Bull. Serv. Cart. Géol. Alg.*, Alger, 1ère sér. paléont., n° 15, p. 39-66, 10 pl.

DEVRIES A. (1953b) - Un cas de commensalisme chez les Hemiaster. *Bull. Serv. Cart. géol. Alg.*, Alger, 1ère sér. paléont., n° 15, p. 29-33.

DEVRIES A. (1954a) - A propos de la symétrie des Echinides. *Publ. Serv. Cart. géol. Alg.*, Alger, (nouv. sér.), bull. n° 1 (Trav. Collab. 1953), fasc. 2, p. 91-128, 6 fig., 5 pl.

DEVRIES A. (1954b) - Une anomalie de symétrie chez *Holaster algirus* (Coq. sp.) Péron 1866. *Publ. Serv. Cart. géol. Alg.*, Alger, (nouv. sér.), bull. n° 1 (Trav. Collab. 1953), fasc. 2, p. 85-90, 1 pl.

DEVRIES A. (1955) - Note sur le genre *Heteraster*. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 6e sér., t. 5, p. 315-323.

DEVRIES A. (1959) - Essai sur l'utilisation des méthodes biométriques en paléontologie : application de quelques procédés élémentaires aux échinides fossiles, suivi de quelques considérations de morphologie dynamique. *Publ. Serv. Cart. géol. Alg.*, Alger, bull. n° 25 (Trav. Collab. 1958), p. 161-225, 12 tabl., 16 graph., 1 pl.

DEVRIES A. (1960a) - Contribution à l'étude de quelques groupes d'échinides fossiles d'Algérie. *Publ. Serv. Carte géol. Alg.* (nlle sér.), Alger, mém. n° 3 (Paléont.), 278 p., 39 pl., 31 tabl., 5 cartes.

DEVRIES A. (1960b) - Note sur *Hemiaster saulcyi*, d'Orbigny. *Publ. Serv. Carte géol. Alg.* (nlle sér.), Alger, mém. n° 5 (Paléont.), p. 6-13, 3 pl.

DEVRIES A. (1960c) - Note sur des échinides fossiles du Sahara. *Publ. Serv. Carte géol. Alg.* (nlle sér.), Alger, mém. n° 5 (Paléont.), p. 25-47, 2 pl.

DEVRIES A. (1960d) - Contribution à l'étude de l'ontogénie de quelques formes d'échinides fossiles. *Publ. Serv. Carte géol. Alg.* (nlle sér.), Alger, mém. n° 5 (Paléont.), p. 58-103, 1 pl., 7 graph.

DEVRIES A. (1965) - Intérêt stratigraphique de l'évolution des caractères chez les Echinides *Spatangoïda* au Crétacé inférieur (et au Crétacé en général). *Mém. Bur. Rech. géol. min.*, Paris, n° 34 (Coll. Crétacé inf., Lyon 1963), p. 419-427.

FISCHER A.G. (1966) - Spatangoids in Moore R.C. "Treatise on invertebrate paleontology", part. U, Echinodermata 3, p. 543-628.

FISHER R.A. et YATES F. (1948) - Statistical tables for biological, agricultural and medical research. *Oliver and Boyd édit.*, Londres, (3e édit.), 112 p.

FOLK R.L. (1962) - Spectral subdivision of limestone types. In "Classification of carbonate rocks." *Amer. Ass. Petrol. Geol.*, Mém. n° 1, p. 62-84.

FOURTEAU R. (1907) - Sur quelques Echinides éocènes d'Egypte nouveaux ou peu connus. *Bull. Inst. Egypt.*, Le Caire, 5e sér., t. 1, p. 205-220, 2 pl.

GALL J.C. (1976) - La mer des schistes bitumineux de Holzmaden. In "Environnements sédimentaires anciens et milieux de vie. Introduction à la paléoécologie". *Doïn édit.*, Paris, p. 163-169.

GERVAIS J., HUMBERT S. et PERICHAUD L. (1974) - Application de l'analyse des correspondances à quatre échantillons de populations de *Toxaster* (Echinides spatangoida) de l'Hauterivien des Bouches-du-Rhône (France). *Géol. médit.*, Marseille, t. 1, n° 2, p. 89-96.

GINSBURG L. (1960) - Etude géologique de la bordure subalpine à l'Ouest de la vallée du Var. *Bull. Serv. Carte géol. Fr.*, 1959, n° 259, t. 57, 38 p., 14 fig.

GRAS A. (1848) - Description des oursins fossiles du département de l'Isère. *Masson édit.*, Paris, et *Vellot et Comp édit.*, Grenoble, 96 p., 6 pl., + 1 suppl., 8 p., 1 pl.

GRAS A. (1852) - Catalogue des corps organisés fossiles qui se rencontrent dans le département de l'Isère. *Bull. Soc. Stat. (Sc. nat. Arts indust.) Départ. Isère*, Grenoble, p. 1-54, 4 pl.

HIGGINS R.C. (1974) - Specific status of *Echinodardium cordatum*, *E. australe* and *E. zealandicum* (Echinoidea : Spatangoida) around New Zealand, with comments on the relation of morphological variation to environment. *Jour. Zool.*, London, n° 173, p. 451-475.

HUMBERT S. (1964) - Sur un échinide fossile des calcaires blancs valanginiens de la Nerthe (Bouches-du-Rhône). *C.R.S. Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 7, p. 267.

HUMBERT S. (1965) - Etat de nos connaissances sur la répartition stratigraphique des échinides du Crétacé inférieur du Sud-Est de la France. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, t. 37, p. 57-70.

KIER P.M. (1974) - Evolutionary trends and their functional significance in the post-paleozoic Echinoids. *Paleont. Soc.*, mém. 5, (*Jour. Paleont.*, vol. 48, n° 3, suppl.), 96 p.

KILIAN W. (1895a) - Notice stratigraphique sur les environs de Sisteron et contribution à la connaissance des terrains secondaires du Sud-Est de la France. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3e série, t. 23, p. 659-803.

KILIAN W. (1895b) - Sur divers gisements fossilifères de la région de Castellane (Basses-Alpes). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3e série, t. 23, p. 885-900.

KILIAN W. et LEENHARDT F. (1895) - Sur le Néocomien des environs de Moustiers-Ste-Marie. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 3e série, t. 23, p. 970-981.

KOEHLER R. (1924) - Anomalies, irrégularités et déformations du test chez les Echinides. *Ann. Institut. océano.*, Monaco, nlle sér., t. 1, fasc. 5, p. 159-480 + 1 atlas, 32 pl.

LAMARCK J.B. de (1840) - Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Radiaires, Vers, Insectes. *Baillière édit.*, Paris, (2e éd.), t. 3, 770 p. (1ère éd., 1816).

LAMBERT J. (1889) - Note sur le développement de l'*Echinospatangus neocomiensis* d'Orbigny. *Bull. Soc. Sci. Hist. nat. Yonne*, vol. 43, 3e sér., p. 45-59, 1 fig.

LAMBERT J. (1893) - Etudes morphologiques sur le plastron des Spatangidés. *Bull. Soc. Sc. Hist. nat. Yonne*, t. 47, p. 55-98, 23 fig.

LAMBERT J. (1902) - Description des Echinides fossiles de la Province de Barcelone. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, Paléonto., mém. n° 24, 128 p., 9 pl.

LAMBERT J. (1904) - Note sur quelques Echinides du Barrémien du Gard communiqués par MM. Sayn et Roman. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 4e sér., t. 4, p. 841-846, 2 fig.

LAMBERT J. (1910) - Note sur quelques Echinides recueillis par M. Dalloni dans les Pyrénées de l'Aragon. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 4e sér., t. 10, p. 808-815, pl. 14.

LAMBERT J. (1919) - Deux échinides nouveaux du Var. in "Notes provençales du Dr A. GUEBHARD 1918-1919". *Ch. Monnoyer impr.*, Le Mans, n° 6-7, p. 7-10, pl. 3.

LAMBERT J. (1919-1921) - Echinides fossiles des environs de Santander recueillis par M.L. Mengaud. *Ann. Soc. Linn. Lyon*, t. 66, 61 p., 3 pl.

LAMBERT J. (1920a) - Notes sur quelques échinides du Crétacé inférieur de la Provence. in "Notes provençales du Dr A. GUEBHARD 1920". *Ch. Monnoyer impr.*, Le Mans, n° 11-14, p. 1-24, pl. 2-3.

LAMBERT J. (1920b) - Etude sur quelques formes primitives de Spatangidés. *Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. Yonne*, Auxerre, 5e sér., vol. 73, 41 p.

LAMBERT J. (1927a) - Considérations sur les Echinides de la Comanche Série du Texas. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 4e sér., t. 26, p. 263-278.

LAMBERT J. (1927b) - Révision des Echinides fossiles de la Catalogne. *Mém. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, ser. géol., vol. 1, n° 1, 102 p., 4 pl.

LAMBERT J. (1931-1932) - Etude sur les Echinides fossiles du Nord de l'Afrique. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, n. sér., t. 7, n° 2 (1931), p. 1-108, 8 fig., 4 pl. ; n° 4 (1932), p. 109-228, 5 fig., 4 pl.

LAMBERT J. (1933a) - Echinides fossiles du Maroc. *Serv. Min. Cart. géol.*, Maroc, notes et mém., n° 27, 79 p., 3 pl.

LAMBERT J. (1933b) - Echinides de Madagascar communiqués par M.H. Besairie. *Ann. géol. Serv. Min.*, Tananarive, fasc. 3, p. 7-49, 4 pl.

LAMBERT J. (1935) - Sur quelques Echinides fossiles de Valence et d'Alicante communiqués par M. le Professeur Darder Pericas. *Bol. Soc. esp. Hist. Nat.*, t. 35, p. 359-371, 2 pl.

LAMBERT J. (1937) - Echinides fossiles du Maroc. *Serv. Min. Cart. géol.*, Maroc, notes et mém. n° 39, 109 p., 4 pl.

LAMBERT J. (1938) - Note sur quelques échinides fossiles communiqués par MM. Dalloni et Schoeller. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 5e sér., t. 8, p. 273-286, pl. 19.

LAMBERT J. et THIERY P. (1909-1925) - Essai de nomenclature raisonnée des Echinides. *Ferrière L. Libr.*, Chaumont, 607 p., 15 pl. Fasc. I, p. I à III et 1 à 80, pl. 1-2, mars 1909 ; fasc. II, p. 81 à 160, pl. 3-4, juillet 1910 ; fasc. III, p. 161 à 240, pl. 5-6, mai 1911 ; fasc. IV, p. 241 à 320, pl. 7-8, mars 1914 ; fasc. V, p. 321 à 384, pl. 9, septembre 1921 ; fasc. VI et VII, p. 385 à 512, pl. 10-11-14, décembre 1924 ; fasc. VIII et IX, p. 513 à 607, pl. 12-13-15, février 1925.

- LESKE N.G. (1778) - Jacobi Theodori Klein naturalis dispositio echinodermatum. Addimenta ad Kleinii dispositionem echinodermatum. *Officina glenditschiana edit.*, Leipzig, 278 p., 54 pl.
- LOBACHEVA S.V. (1961) - Représentants du genre *Toxaster* (L. Agassiz) du Néocomien du Kopet-Dag et du grand balkan. *Trudy vsesojuzn. nauchnoissl. géol. Inst. (VSEGEI)*, t. 46, p. 151-167, 1 tabl. (traduction M.P. de St Aubin).
- LORIOU P. de (1861) - Description des animaux invertébrés fossiles contenus dans l'étage néocomien moyen du mont Salève. *Georg H. edit.*, Genève, 214 p., 22 pl.
- LORIOU P. de (1873) - Echinologie helvétique. Description des oursins fossiles de la Suisse. 2e part. Echinides de la période crétacée. in Pictet "matériaux paléont. suisse", Genève, 6e sér., 398 p., 33 pl.
- LOVEN S. (1883) - On *Pourtalesia*, a genus of Echinoidea. *Kongl. Sverska Vetensk-Akad. Handl.*, vol. 19, n° 7, 95 p., 21 pl.
- MASSE J.P. et alii (1975) - Précisions sur l'âge des "marnes inférieures hauteriviennes" de la région de Marseille. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 280, sér. D, p. 1429-1431.
- MASSE J.P. et HUMBERT S. (1976) - Les échinides du Crétacé inférieur provençal. Biostratigraphie et paléocologie. *Géol. médit.*, Marseille, t. 3, n° 1, p. 45-56.
- MAYR E. (1974) - Populations, espèces, et évolution. *Hermann edit.*, Paris, 496 p., 31 tabl., 51 fig.
- MELVILLE R.V. et DURHAM J.W. (1966) - Skeletal morphology in MOORE R.C. "Treatise on invertebrate paleontology", Part U, Echinodermata 3, p. 220-257.
- MOORE R.C. (1966) - Treatise on invertebrate paleontology. *Geol. Soc. Amer.*, and *Univ. Kansas Press edit.*, Part U, Echinodermata 3, vol. 1, 366 p., 271 fig.; vol. 2, p. 367-695, fig. 272-534.
- MORTENSEN Th. (1950-1951) - A monograph of the Echinoidea - Spatangoida. *Reitzel C.A. edit.*, Copenhagen, t. 5, vol. 1 (1950), 432 p., 25 pl., 315 fig. vol. 2 (1951), 593 p., 64 pl., 286 fig.
- NICHOLS D. (1959a) - Changes in the Chalk heart-urchin *Micraster* interpreted in relation to living forms. *Phil. Trans. roy. Soc. London*, sér. B (biol. Sc.), n° 693, vol. 242, p. 347-437.
- NICHOLS D. (1959b) - Mode of life and taxonomy in irregular sea-urchins. *Syst. Ass.*, London, n° 3 : Function and taxonomic importance, p. 61-80.
- NICHOLS D. (1962) - Differential selection in populations of a heart-urchin. *Syst. Ass.*, London, n° 4 : Taxonomy and geography, p. 105-118.
- ORBIGNY A. d' (1853-1855) - Paléontologie française, terrains crétacés, t. 6, Echinodermes. *Masson edit.*, Paris, 596 p. + 1 atlas, pl. 801-1006.
- PAJAUD D., ROMAN J., COLLIGNON M. (1976) - La longue vie de Jules Lambert (1848-1940) et son legs scientifique. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7e sér., t. 18, n° 3, p. 661-674.
- PELLAT E. (1903) - Note sur le *Toxaster* amplius DESOR d'après les observations de de M. J. LAMBERT. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 4e série, t. 3, p. 127-128.

- PEQUIGNAT E. (1964) - Description d'une espèce nouvelle de grande taille, repérée dans trois localités entre Marseille et Gênes : *Echinocardium fenauxi* (Péquignat). *Bull. Inst. océan. Monaco*, vol. 62, n° 1291, 22 p., 5 fig., 2 pl., 1 tabl.
- PEQUIGNAT E. (1970) - Biologie des *Echinocardium cordatum* (Pennant) de la baie de Seine. Nouvelles recherches sur la digestion et l'absorption cutanée chez les Echinides et les Stéllérides. *Forma Functio*, vol. 2, 1970, p. 121-168.
- PERES J.M. (1967) - Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, Marseille, bull. 42, fasc. 58, 113 p., 5 fig.
- PERES J.M. et PICARD J. (1964) - Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, Marseille, bull. 31, fasc. 47, 137 p., 9 fig.
- PERON A. (1895) - Notice biographique de Gustave Cotteau. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3e série, t. 23, p. 231-270.
- PETITOT M.L. (1959) - Contribution à l'étude des échinides fossiles du Maroc (Jurassique et Crétacé). *Notes Mém. Serv. géol. Maroc*, n° 146, 183 p. + 1 atlas, 70 p., 17 pl., 20 tabl., 7 cart.
- POMEL M.A. (1883) - Classification méthodique et générale des Echinides vivants et fossiles. *Jourdan éd.*, Alger, 131 p., 1 pl.
- RAUP D.M. (1968) - Theoretical morphology of echinoid growth. *Paleonto. Soc.*, Norman (Oklahoma), mém. 2, p. 50-63, 10 fig. Supplément à *Journ. Paléont.*, Washington, vol. 42, n° 5.
- REY J. (1972) - Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estramadura (Portugal). *Thèse Sci. Univ. Paul Sabatier*, Toulouse, n° 465, 529 p., 80 fig., 26 tabl., 22 pl. (inédit).
- ROGER J. (1977) - Paléocologie. *Masson edit.*, Paris, 170 p., 39 fig.
- ROMAN J. (1965) - Morphologie et évolution des Echinolampas (Echinides Cassiduloïdes). *Mém. Mus. nation. Hist. nat.*, Paris, sér. C, t. 15, 341 p., 12 pl.
- ROMAN J. et COLLIGNON M. (1976) - L'oeuvre paléontologique de Jules Lambert in Pajaud D. et alii "La longue vie de Jules Lambert (1848-1940) et son legs scientifique". *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7ème série, t. 18, n° 3, p. 664-666.
- SAVIN L. (1902) - Note sur quelques échinides du Dauphiné et autres régions. *Bull. Soc. stat. Isère*, Grenoble, 4ème sér., t. 6, p. 1-24, pl. 1-4.
- SAVIN L. (1903) - Catalogue raisonné des échinides fossiles du département de la Savoie. *Bull. Soc. Hist. nat. Savoie*, Chambéry, 2ème série, t. 8, p. 1-195, pl. 1-3.
- SAVIN L. (1905) - Révision des échinides fossiles du département de l'Isère. *Trav. Labo. Géol. Fac. Sci. Grenoble*, t. 7, fasc. 2, p. 152-363, 8 pl.
- SAVIN L. (1905) - Révision des échinides fossiles du département de l'Isère. *Bull. Soc. Statist. Isère*, Grenoble, 4ème série, t. 8, p. 1-219, pl. 1-8.
- SISMONDA E. (1843) - Memoria geo-zoologica sugli echinidi fossili del contado di Nizza. *Mém. Reale Acad. Sc. Torino*, vol. 6, 2ème sér., p. 1-71, 2 pl.

- SMITH A.B. (1978) - A functional classification of the coronal pores of regular echinoids. *Palaeontology*, London, vol. 21, part. 4, p. 759-789, pl. 81-84.
- SNEDECOR G.W. et COCHRAN W.G. (1967) - Statistical methods. *Iowa State Univ. Press édit.*, Ames, (6ème édit.), 593 p.
- STRATHMANN R.R. (1974) - Introduction to function and adaptation in Echinoderm larvae. *Thalassia jugoslavica*, 10, p. 321-339.
- STRATHMANN R.R. (1975) - Larval feeding in Echinoderms. *Amer. Zool.*, 15, p. 717-730.
- TANAKA K. (1965) - Cretaceous Echinoids from the Sachu graben, central Japan. *Trans. Proc. Paleont. Soc. Japan*, N.S., n° 59.
- TANAKA K. et SHIBATA M. (1961) - A new species of Aphelaster from the lower Cretaceous of Japan. *Trans. Proc. paleont. Soc. Japan*, nlle sér., n° 42.
- TERMIER H. et TERMIER G. (1953) - Classe des Echinides in J. PIVETEAU "Traité de Paléontologie". *Masson édit.*, Paris, t. 3, p. 857-947, 250 fig., 5 pl.
- THEVENIN M. (1963) - Contribution à l'étude de quelques échinides irréguliers crétacés conservés au laboratoire de Géologie de Lyon. *D.E.S. Fac. Sc.*, Lyon, 118 p., 5 pl. (inédit).
- THIERRY J. (1974) - Etude quantitative et dynamique des Collyritidae (Echinidae) du Jurassique de Bourgogne. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, sér. 7, t. 16, n° 4, p. 385-395, 5 fig., 1 tabl.
- THIERRY J. (1978) - Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen). *Mém. géol. Univ. Dijon*, vol. 4, 490 p., 175 fig., 36 pl.
- THIEULOY J.P. (1973) - Le genre *Saynoceras* (Ammonoidea) et la zonéographie valanginienne dans l'Arc subalpin de Castellane (Alpes de Haute-Provence). *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 276, sér. D, p. 925-927.
- THIEULOY J.P. (1977a) - La zone à *Callidiscus* du Valanginien supérieur vocontien (Sud-Est de la France). *Lithostratigraphie, ammonitofaune, limite Valanginien-Hauterivien, corrélations. Géol. Alp.*, Grenoble, t. 53, p. 83-143, 7 pl.
- THIEULOY J.P. (1977b) - Les ammonites boréales des formations néocomiennes du Sud-Est français (Province subméditerranéenne). *Géobios*, Lyon, n°10, fasc. 3, p. 395-461, 3 fig., 9 pl.
- THOMEL G. (1963) - Le Crétacé des environs de Chabrières (Basses-Alpes). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7ème sér., t. 5, p. 333-344.
- TINTANT H. (1974) - Les méthodes quantitatives en paléontologie ; domaine d'application et limites. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7ème sér., t. 16, n° 4, p. 333-335.
- TINTANT H. (1978) - L'évolution et le temps : les fossiles, chronomètres de l'histoire de la vie. *Rev. Quest. scient.*, Namur, t. 149, n° 1, p. 27-54.
- TURKI D. (1975) - Echinides du Crétacé de Tunisie centrale. Etude systématique, paléobiométrique et paléocéologique. *Thèse de 3ème cycle*, Paris Sud, 117 p., 69 fig., 3 pl. (inédit).

- WRIGHT T. (1875) - Monograph on the british fossil Echinodermata from the Cretaceous formations. Vol. 1, part. 7, Echinoconidae, Echinonidae, Echinobrissidae, Echinolampidae and Spatangidae, p. 225-264, pl. 53-62. *Paleont. Soc.*, London, vol. 29.
- WRIGHT T. (1878) - Monograph on the british fossil Echinodermata from the Cretaceous formations. Vol. 1, part. 8, Spatangidae and Echinocoridae, p. 265-300, pl. 62, *Paleont. Soc.*, London, vol. 32.
- ZOEKE M.E. (1951) - Etude des plaques des Hemiaster (Echinides). *Bull. Mus.*, Paris, 2ème sér., t. 23, n° 6, p. 696-705, 4 fig.
- ZOEKE M.E. (1954) - Observations sur les plaques des Echinides et divers modes de croissance. *C.R. 19ème Cong. géol. internat. Alger*, fasc. 15, p. 125-128.

Faint, illegible text on the left page, possibly bleed-through from the reverse side.

P L A N C H E S

P H O T O G R A P H I Q U E S

LES CLICHÉS, RÉALISÉS À L'INSTITUT DES SCIENCES DE LA TERRE DE  
DIJON, SONT DE A. GODON.

PLANCHE 1

Fig. 1 - 7 : *Toxaster granosus granosus* (d'Orbigny) - Niveau 5

- 1 - face apicale (x2). Exemple AL92
- 2 - profil antérieur (x1). Exemple AL29
- 3 - profil latéral droit (x1). Exemple AL92
- 4 - profil postérieur (x1). Exemple AL29
- 5 - face orale (x1). Exemple AL78
- 6 - région apicale (x8). Exemple AL92
- 7 - apex (x32). Exemple AL92

Fig. 8 - 10 : *Toxaster granosus granosus* (d'Orbigny) - Niveau 6

- 8 - profil postérieur (x1). Exemple AL89
- 9 - profil antérieur (x1). Exemple AL89
- 10 - profil latéral gauche (x1). Exemple AL89

Fig. 11 - 14 : *Toxaster granosus kiliani* (Lambert) - Niveau 8

- 11 - face apicale (x2). Exemple AL110
- 12 - profil postérieur (x1). Exemple CA31
- 13 - profil antérieur (x1). Exemple BC17
- 14 - région apicale (x8). Exemple CA31

Fig. 15 - 17 : *Aphelaster integer* (Lambert)

- 15 - profil postérieur (x1). Exemple AL131
- 16 - profil latéral gauche (x1). Exemple AL131
- 17 - face apicale (x1). Exemple AL131

PLANCHE 1

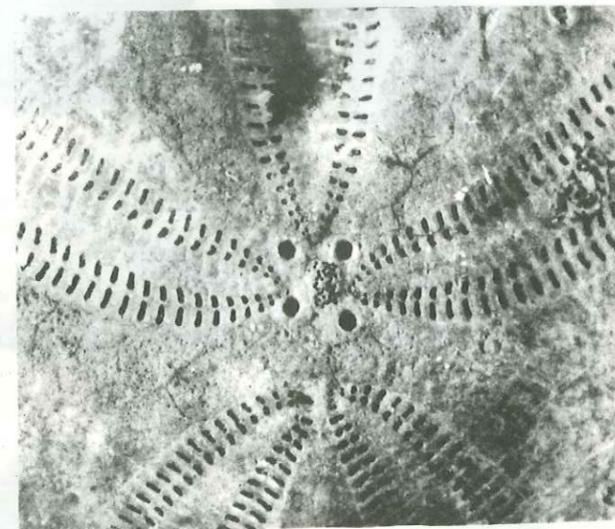
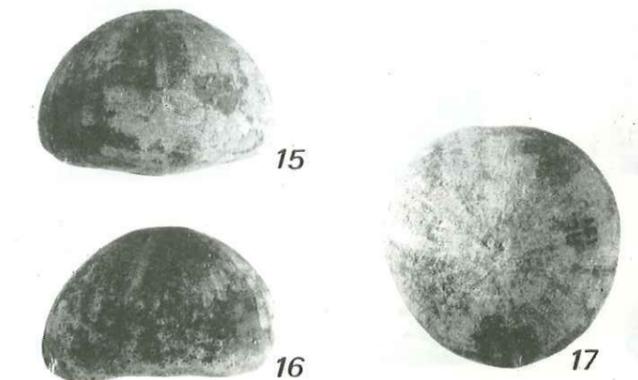
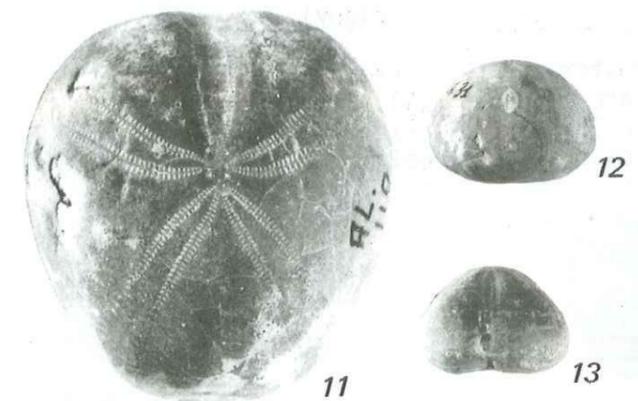
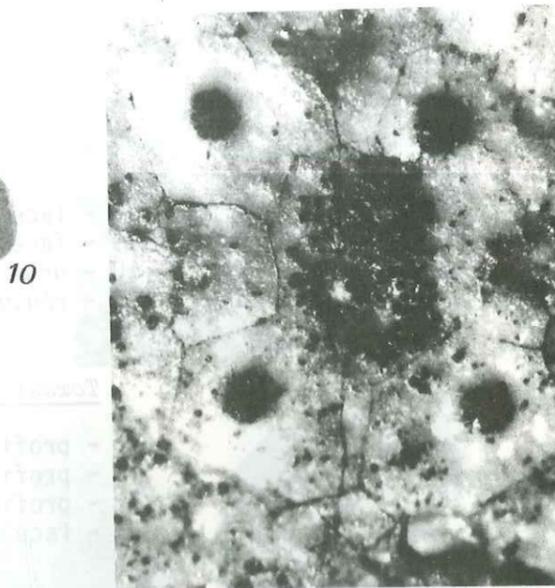
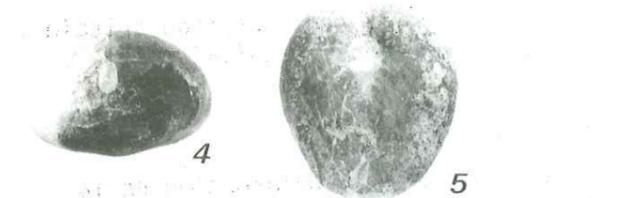
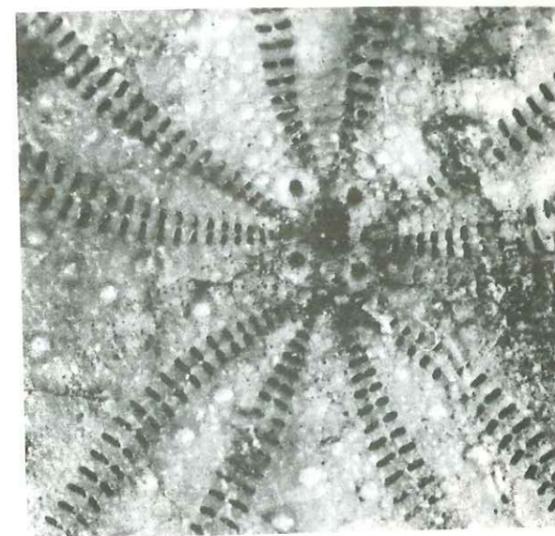
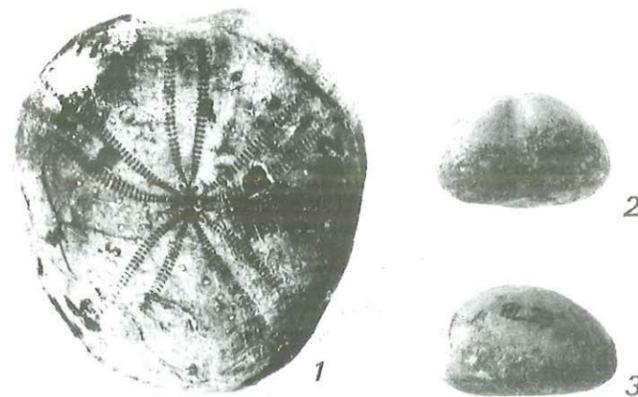


PLANCHE 2

Fig. 1 - 5 : *Toxaster granosus kiliari* (Lambert) - Niveau 10

- 1 - face apicale (x2). Exempleaire FF1
- 2 - profil postérieur (x1). Exempleaire FF1
- 3 - profil latéral gauche (x1). Exempleaire BC186
- 4 - profil antérieur (x1). Exempleaire BC186
- 5 - face orale (x3). Exempleaire BC366

Fig. 6 : *T. granosus granosus*

Apex (x30), anomalie de la configuration apicale ;  
un pore génital s'ouvre dans l'ocellaire IV.  
Exempleaire CA31

Fig. 7 : *T. granosus granosus*

Ambulacres postérieurs (x8), déformation de la  
branche antérieure de l'ambulacre V. Exempleaire AL06

Fig. 8 - 11 : *Toxaster lorioli* (Lambert)

- 8 - face orale (x2). Exempleaire AL166
- 9 - face apicale (x2). Exempleaire AL167
- 10 - profil latéral gauche (x2). Exempleaire AL696
- 11 - région apicale (x6). Exempleaire AL696

Fig. 12 - 15 : *Toxaster neocomiensis* (d'Orbigny)

- 12 - profil postérieur (x1). Exempleaire LP224
- 13 - profil latéral droit (x1). Exempleaire LP237
- 14 - profil antérieur (x1). Exempleaire LP244
- 15 - face apicale (x2). Exempleaire LP244

PLANCHE 2

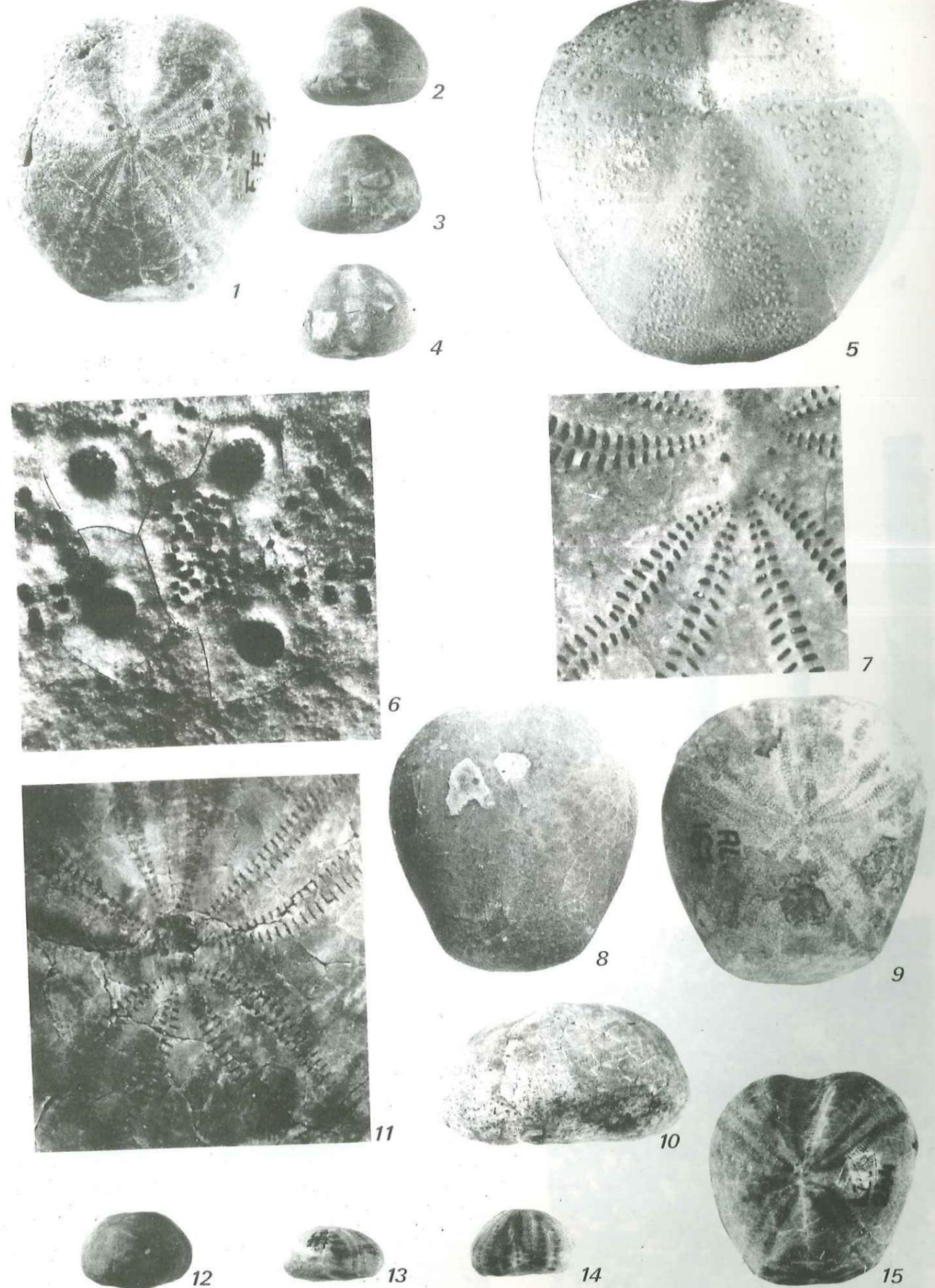


PLANCHE 3

Fig. 1 - 4 : *Toxaster gibbus* (Agassiz et Desor)

- 1 - face apicale (x2). Exempleaire CA254
- 2 - profil latéral droit (x1). Exempleaire CA254
- 3 - profil postérieur (x1). Exempleaire CA254
- 4 - face orale (x1). Exempleaire CA254

Fig. 5 - 11 : Eléments de vestiture de *T.granosus kiliani*

- 5 - gros radiole (x52)
- 6 - radiole à extrémité arrondie (tige). (x105)
- 7 - tête d'articulation d'un gros radiole (x105)  
(a : anneau ; b : bouton ; f : facette articulaire ; t : tige)
- 8 - radiole spatulé (tige) (x105)
- 9 - radiole à extrémité effilée (tige) (x52)
- 10 - radiole épineux (tige) (x102)
- 11 - tubercule d'articulation de la surface du test (face apicale) (x95)

Fig. 12 : La Bastide de la Colle, calcaire argileux du niveau 10. (x90 environ). On remarque la présence d'une entroque sur le bord gauche de la photo.

PLANCHE 3

