

Évolution de la diversité des *Brissopsis* (Echinoïda, Spatangoida) en Méditerranée depuis la « crise messinienne » : application paléoécologique aux *B. lyrifera* intragypses de Sorbas (SE Espagne)

Denis LACOUR
Didier NÉRAUDEAU

Laboratoire de Paléontologie, UPR 4661 du CNRS,
Géosciences Rennes, Campus de Beaulieu,
avenue du Général Leclerc, F-35042 Rennes cedex (France)
Didier.Neraudeau@univ-rennes1.fr

Lacour D. & Néraudeau D. 2000. — Évolution de la diversité des *Brissopsis* (Echinoïda, Spatangoida) en Méditerranée depuis la « crise messinienne » : application paléoécologique aux *B. lyrifera* intragypses de Sorbas (SE Espagne). *Geodiversitas* 22 (4) : 509-523.

RÉSUMÉ

L'étude de spécimens messiniens, plio-pléistocènes et actuels, appartenant au genre *Brissopsis*, a permis d'exposer l'étendue de la variation morphologique du genre, notamment dans les populations méditerranéennes, en suivant la variabilité des deux groupes morphologiques *B. gr. atlantica* et *B. gr. lyrifera* du Néogène supérieur au Quaternaire. Il est montré que les deux groupes sont déjà clairement individualisés au début du Messinien et qu'ils survivent en Méditerranée au Pliocène, puis au Quaternaire sans grandes modifications morphologiques. Les deux groupes ont donc survécu à l'événement dit « crise de salinité » du Messinien. À ce titre, la présence du groupe *B. gr. lyrifera* est démontrée dans les marnes et calcaires interstratifiés au sommet des gypses du site de Los Yesos, dans le bassin de Sorbas (SE Espagne). Alors que les *B. gr. lyrifera* comptent actuellement parmi les spatanges typiques des milieux les plus profonds (circalittoral à bathyal), ils étaient déjà associés, dans le Messinien pré-évaporitique, aux faciès à échinides les plus distaux, dans des bathymétries supérieures à celles où vivaient les *Chlypeaster* et les *Schizaster*. Tant l'absence de ces deux derniers genres d'oursins dans les marno-calcaires intragypses que l'abondance des *B. gr. lyrifera* dans les mêmes niveaux plaident en faveur du dépôt d'une partie des gypses sous une tranche d'eau relativement importante. La persistance à Sorbas de tels organismes, sténohalins et marins, vers la fin de l'épisode évaporitique, indique des connexions entre le bassin de Sorbas et des zones marines franches pendant cet épisode.

MOTS CLÉS

Échinides,
Brissopsis,
biodiversité,
Méditerranée,
paléoécologie,
évaporites,
Messinien.

ABSTRACT

Diversity evolution of Brissopsis (Echinoidea, Spatangoida) in the Mediterranean since the Messinian "salinity crisis": paleoecological application to the B. lyrifera from the gypsum serie of Sorbas (SE Espagne).

The synthetic analysis of Messinian, Plio-Pleistocene and Recent spatangoids of the genus *Brissopsis* has allowed to describe the morphological variations of Mediterranean representatives of these echinoids, following the variations of the two morphological groups *B. gr. atlantica* and *B. gr. lyrifera* from the Late Neogene to the Present-Day. It is shown that the two groups were clearly differentiated during the Messinian and that they survived in the Mediterranean during the Pliocene, and then during the Quaternary, without main morphological changes. So, the two groups have survived to the "Messinian salinity event". Moreover, the presence of *B. gr. lyrifera* in marls and limestones interbedded in the gypsum of Los Yesos section (Sorbas basin, SE Spain) is demonstrated. Both in Recent seas and in the ante-gypsum Messinian series, *B. gr. lyrifera* is one of the deepest spatangoids, living in deeper environments than those settled by *Clypeaster* and *Schizaster*. So, the absence of these two last echinoids and the abundance of *B. gr. lyrifera* in the marls and the limestones interbedded in the gypsum are arguments in favour of the gypsum deposit under relatively large depth. The survival of these echinoids, typically stenohaline and marine organisms, in the last levels of Messinian gypsum of Sorbas basin testifies the existence of marine connexions between this basin and normal marine areas during the evaporitic episode.

KEY WORDS

Echinoids,
Brissopsis,
biodiversity,
Mediterranean,
paleoecology,
evaporites,
Messinian.

INTRODUCTION

Dans leurs inventaires des échinides méditerranéens des côtes françaises, Prouho (1888) puis Koelher (1921) ne citent en Méditerranée qu'une seule espèce de *Brissopsis* : *B. lyrifera* (Forbes, 1841). Pourtant, Mortensen (1913) avait signalé l'existence d'une deuxième forme, *B. atlantica mediterranea*, dans le golfe de Naples. Pour cet auteur, les deux espèces sont différenciées principalement au niveau de leurs pétales postérieurs, divergents chez *B. lyrifera*, confluent chez *B. atlantica mediterranea* (Mortensen, 1913). Cette hypothèse a été confirmée plus récemment par Mortensen (1951) et Tortonese (1965), qui ont retrouvé les deux espèces de *Brissopsis*, *B. atlantica mediterranea* et *B. lyrifera*, sur les côtes italiennes. Par contre, dans son étude sur les oursins irréguliers méditerranéens présents de part et d'autre du détroit de Gibraltar, David (1989) n'a retrouvé que *B. lyrifera*. C'est égale-

ment le cas d'Emig (1997) qui, dans la liste faunique caractéristique des milieux bathyaux en Méditerranée, ne cite que *B. lyrifera*.

Finalement, il existerait en Méditerranée actuelle au moins une espèce fréquente, *B. lyrifera*, qui est acceptée par tous les auteurs, et pour quelques autres une seconde, *B. atlantica mediterranea*, qui n'a pas été reconnue dans les eaux les plus occidentales, mais a été clairement identifiée dans les eaux italiennes. Cette seconde forme méditerranéenne est une variété d'une espèce, *B. atlantica* (Mortensen, 1907) qui est par ailleurs abondante en Atlantique, notamment dans l'Atlantique Ouest (Mortensen 1951) et dont le groupe morphologique (les *Brissopsis* à pétales confluent) comprend également le *B. luzonica* (Agassiz, 1872) de la mer Rouge et plus largement de l'Indo-Pacifique (Dollfus & Roman 1981).

La séparation des deux espèces méditerranéennes semble s'être réalisée vers la fin du Néogène, si l'on en croit Mortensen (1951) et Tortonese

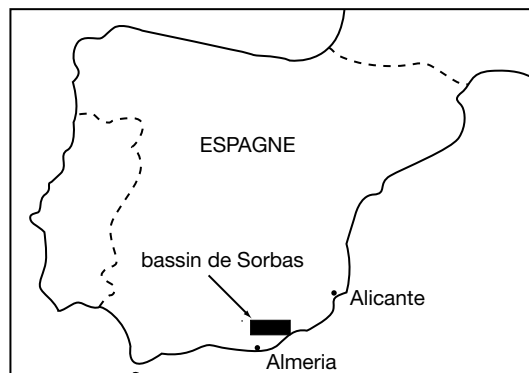


Fig. 1. — Localisation géographique du bassin de Sorbas.

(1965), qui constatent de grandes similitudes entre le *B. crescentica* Wright, 1855 du Miocène de Malte (Globigerina Limestone, Miocène inférieur et moyen) et le *B. atlantica mediterranea* « italien » actuel, la première étant vraisemblablement, selon eux, l'ancêtre direct de la seconde. Le groupe morphologique *atlantica* existerait donc depuis le Miocène inférieur, période pour laquelle il a été désigné sous le nom de *B. crescentica*, un taxon qui, d'après Philippe (1998), regroupe par synonymie les espèces *B. nicoleti*, *B. pezenasensis* et *B. depereti*. Quant à *B. lyrifera*, l'espèce a été identifiée dans le Messinien pré-évaporitique du bassin de Sorbas (Province d'Almeria), en Espagne (Lacour 1999 ; Lacour & Néraudeau 1999 ; Néraudeau *et al.* 1999). De plus, Lachkhem & Roman (1995) l'ont identifiée dans le Messinien du bassin de Melilla (Maroc) en attribuant *B. boutyi* décrit par Pomel (1887) à *B. lyrifera*. Enfin, Borghi (1997) a réalisé une étude de l'échinofaune du Pliocène et du Pléistocène d'Émilie (Nord de l'Italie) dans laquelle il reconnaît les deux espèces *B. lyrifera* et *B. atlantica mediterranea*. Le groupe *lyrifera* existerait donc depuis le Miocène supérieur en Méditerranée.

Dans le présent travail, une étude biométrique est utilisée pour tester la différenciation et la réelle discontinuité des deux groupes morphologiques de *Brissopsis* en Méditerranée, tant dans la faune actuelle que dans les faunes antérieures : pléisto-

cènes, pliocènes et miocènes. À l'échelle du genre, il s'agit de vérifier si les deux groupes étaient déjà clairement individualisés au Messinien. À l'échelle de *Brissopsis* gr. *lyrifera*, seul groupe à être présent dans les marnes intercalées dans les évaporites messiniennes, il s'agit de vérifier si les spécimens intragypses sont bien similaires à leurs homologues anté- et postgypses. À l'échelle de *B. gr. atlantica*, l'analyse biométrique vise à évaluer la divergence des formes méditerranéo-atlantiques par rapport à leurs cousins indo-pacifiques *B. luzonica*. Pour les deux groupes morphologiques de *Brissopsis*, l'objectif principal de cette note est finalement de vérifier s'ils ont survécu à la « crise » messinienne. Un autre objectif de cette note est de figurer pour la première fois les *Brissopsis lyrifera* interstratifiés dans les gypses messiniens, seuls des fragments d'échinides fouisseurs ou des échinides indéterminés ayant été cités par le passé, mais non décrits, dans les marnes intragypses du bassin de Sorbas (Montenat *et al.* 1980) et du bassin de Tabernas (Montenat *et al.* 1980 ; Roman & Soudet 1990).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CADRE STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

L'étude de la variation morphologique du genre *Brissopsis*, dans les populations méditerranéennes et voisines (Atlantique, mer Rouge), porte sur des spécimens messiniens, plio-pleistocènes et actuels. Parmi les fossiles, seuls des spécimens messiniens ont été récoltés par les auteurs et sont donc repérés de manière précise sur des coupes levées sur le terrain. Les autres spécimens pris en compte proviennent du Messinien du Maroc ou du Plio-Pleistocène d'Italie et de Suisse et ont été décrits et analysés dans les publications d'autres auteurs (Lachkhem & Roman 1995 ; Ragaini 1996 ; Borghi 1997 ; Néraudeau *et al.* 1999), mais leur approche biométrique est pour l'essentiel inédite.

En ce qui concerne le matériel messinien, le site de prélèvement correspond à la plate-forme carbonatée messinienne du bassin de Sorbas, au nord-est de la ville d'Almeria, au sud-est de

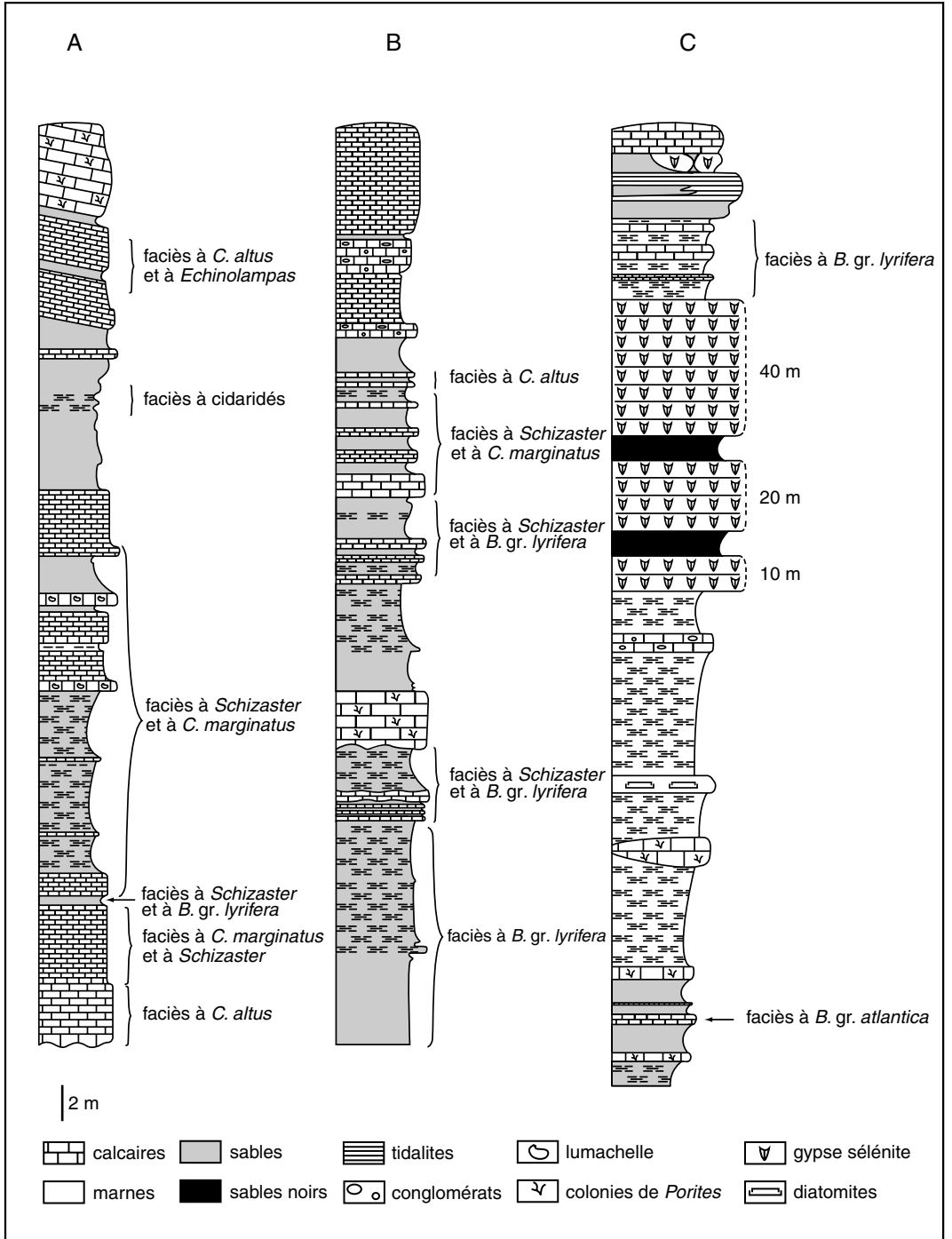


FIG. 2. — Localisation des niveaux à *Brissopsis* dans les gisements messiniens du bassin de Sorbas ; **A**, La Mela ; **B**, Cerro Mandras ; **C**, Los Yesos.

l'Espagne (Fig. 1). Trois gisements fossilifères y ont été étudiés (Fig. 2) : deux coupes dans le Messinien anté-évaporitique, La Mela et Cerro Mandras, qui ont déjà fait l'objet d'études sédimentologiques, stratigraphique et fauniques détaillées (Conesa 1997 ; Conesa *et al.* 1999 ; Lacour 1999), et une coupe dans le Messinien intra-évaporitique, Los Yesos (Saint-Martin *et al.* 2000).

La Mela (Fig. 2A)

La série marine transgresse généralement sur des dépôts conglomératiques voire même sur le socle métamorphique. Elle débute par des bancs supra-métriques massifs de calcaires bioclastiques à *Clypeaster altus*, se poursuit par une alternance de bancs calcaires bioclastiques moins épais à *C. marginatus*, *Spatangus* et *Schizaster* et passe ensuite progressivement à un faciès marno-sableux dans lequel des *Brissopsis* gr. *lyrifera* sont associés aux *Schizaster*. L'essentiel de la série est ensuite constitué d'intercalations de bancs de calcaires, parfois lumachelliques, et de marnes sableuses, avec des niveaux riches en *Schizaster* et *C. marginatus*. Une surface de discontinuité sépare les derniers bancs de calcaires sableux du faciès précédent de calcaires sommitaux bioclastiques massifs comparables à ceux de la base de la coupe, contenant des *C. altus* et des *Echinolampas*. À l'exception de lits marneux très minces où l'on ne trouve que des radioles de cidaridés (avant la discontinuité), les marnes sableuses à *Brissopsis* correspondent aux faciès les plus profonds de la coupe de La Mela. Les environnements infralittoraux, moins profonds, sont caractérisés par l'association des *C. marginatus*, des *Schizaster* et des *Spatangus* (Néraudeau *et al.* 1998 ; Lacour & Néraudeau 1999). Le pôle le plus littoral (voire intertidal) est marqué par les niveaux à *C. altus* (Lacour & Néraudeau 1999 ; Néraudeau *et al.* 1999).

Cerro Mandras (Fig. 2B)

La série débute par une très grande épaisseur de marnes silteuses et sableuses dans lesquelles ont été récoltés de nombreux *Brissopsis* gr. *lyrifera*. Ces marnes s'épaississent en direction du bassin

avec près de 15 m d'épaisseur à Cerro Mandras. Elles sont surmontées par des bancs de calcaires sableux ou bioclastiques très peu épais, dont quelques intercalations marneuses contiennent encore des *Brissopsis lyrifera* dans une échinofaune dominée par les *Schizaster* et les *Spatangus* (les *Clypeaster* sont très rares). Les faciès calcaréo-sableux sont ensuite interrompus par une construction corallienne à *Porites*, de quelques mètres d'épaisseur, avant de revenir aux faciès à *Schizaster* et *Spatangus* et rares *C. marginatus*. La coupe s'achève par des calcaires bioclastiques gréseux à mégarides de courants, contenant d'abord quelques *C. altus*, puis dépourvus de macrofaune (Conesa 1997 ; Lacour 1999).

Los Yesos (Fig. 2C)

La coupe de Los Yesos, précédemment présentée par Montenat *et al.* (1980) et Ott d'Estevou & Montenat (1990), montre une succession de faciès relativement continue entre le sommet du Messinien pré-évaporitique et le Messinien post-évaporitique. Elle présente, de bas en haut : 1) des calcaires à *Brissopsis* gr. *atlantica* et autres échinides spatangoïdes ; 2) des niveaux carbonatés renfermant des colonies coralliennes (*Porites*, *Siderastraea*), des *Psammechinus* et des fragments d'échinides schizastéridés ; 3) des marnes à intercalations diatomitiques ; 4) des alternances marno-calcareo-sableuses sans macrofaune hormis un niveau conglomératique à huîtres ; 5) trois formations gypseuses (10 m, 20 m, 40 m) séparées par deux intercalations métriques de sables noirs à bivalves (huîtres, spondyles) mais sans échinides ; 6) des calcaires et des marnes à *Brissopsis lyrifera* et pycnodontes ; 7) un dernier ensemble gypseux (2 m) ; 8) des laminites et calcaires gréseux oolitiques.

Dans les trois coupes étudiées (La Mela, Cerro Mandras, Los Yesos), les *Brissopsis* sont localisés dans les faciès témoignant des environnements les plus profonds (Lacour 1999 ; Lacour & Néraudeau 1999).

MATÉRIEL

Le matériel messinien étudié ici rassemble 85 spécimens complets ou presque complets et des

milliers de fragments récoltés par les auteurs dans les niveaux anté- et intra-évaporitiques du bassin de Sorbas. Le Messinien anté-évaporitique a livré 35 spécimens complets : La Mela (2), Cerro Mandras (18), Los Yesos prégyipse (15). Le Messinien intra-évaporitique a livré 50 spécimens plus ou moins complets : Los Yesos intragyipse (20 spécimens complets et une trentaine sub-complets). Seize autres spécimens complets proviennent du Messinien du bassin de Melilla où ils ont été collectés par H. Lachkhem, certains d'entre eux ayant servi de support au travail de Lachkhem & Roman (1995). Viennent s'ajouter à ces spécimens fossiles, 12 spécimens actuels dont cinq de la mer Méditerranée, trois de la mer Rouge, trois du golfe du Guinée et un de la mer Baltique. Les spécimens messiniens de Sorbas et messiniens de Melilla sont conservés dans les collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (collections Lachkhem & Néraudeau). Les formes actuelles sont conservées dans les collections du Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie du même Muséum.

MÉTHODES D'ANALYSE

Au total, 47 spécimens (les plus complets) ont été mesurés. Trente-trois appartiennent à *B. gr. lyrifera* (29 fossiles, 4 actuels) et 14 à *B. gr. atlantica* (six fossiles, huit actuels dont trois de la mer Rouge). À titre de complément, des mesures élémentaires relatives à la longueur et à la largeur du test et des pétales ont également été réalisées sur les figurations des spécimens fossiles présentées par Roman (1976, 1984), Ragaini (1996), Borghi (1997) et Philippe (1998).

Un maximum de 10 mesures ou dénombrements a été effectué sur les spécimens les mieux conservés (Fig. 3) : L, longueur du test ; W, largeur du test ; LP, WP, PP, respectivement la longueur, la largeur et la profondeur des pétales postérieurs ; LA, WA, PA, respectivement la longueur, la largeur et la profondeur des pétales antérieurs ; PG, profondeur de l'ambulacre impair au niveau de la gouttière ; PS, profondeur du sinus frontal.

Afin d'atténuer l'effet de la taille sur la différenciation quantitative des individus, les valeurs des

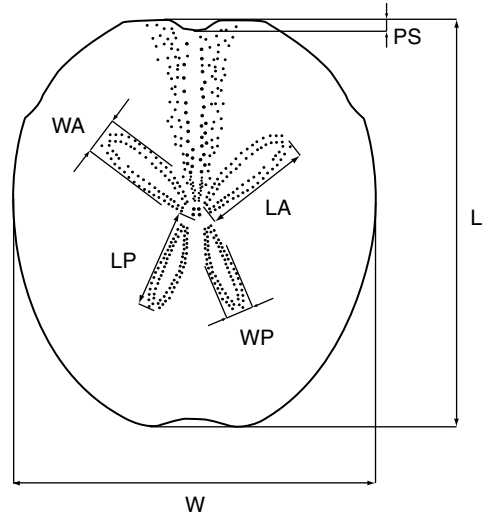


FIG. 3. — Protocole de mesures utilisé pour l'analyse biométrique (exemple sur *Brissopsis lyrifera*). Abréviations : L, longueur du test ; LP, longueur du pétale postérieur ; LA, longueur du pétale antérieur ; W, largeur du test ; WP, largeur du pétale postérieur ; WA, largeur du pétale antérieur ; PS, profondeur du sinus frontal.

neuf derniers paramètres ont été divisées par les valeurs de la longueur. Les analyses statistiques (bivariées et multivariées) portent ainsi, au maximum, sur neuf indices de forme.

Compte tenu de l'aspect complet ou incomplet des fossiles, ou de leur déformation plus ou moins prononcée, tous les paramètres ne peuvent pas être saisis sur tous les spécimens. Par conséquent, le nombre de spécimens retenus dans les analyses multivariées est fonction du nombre de paramètres biométriques qui ont pu être pris en compte (en raison des valeurs manquantes). Une série d'analyses factorielles en composantes principales (ACP) a ainsi été réalisée sur les échantillons suivants : 29 individus seulement permettent de réaliser une ACP sur les neuf variables ; 32 individus permettent de réaliser une ACP sur sept variables (W/L, WP/L, LP/L, WA/L, LA/L, PG/L et PS/L) ; 39 individus permettent de réaliser une ACP sur cinq variables (W/L, WP/L, LP/L, WA/L et LA/L).

Dans cette note, seules ces deux dernières analyses, portant sur plus de 30 spécimens, seront illustrées.

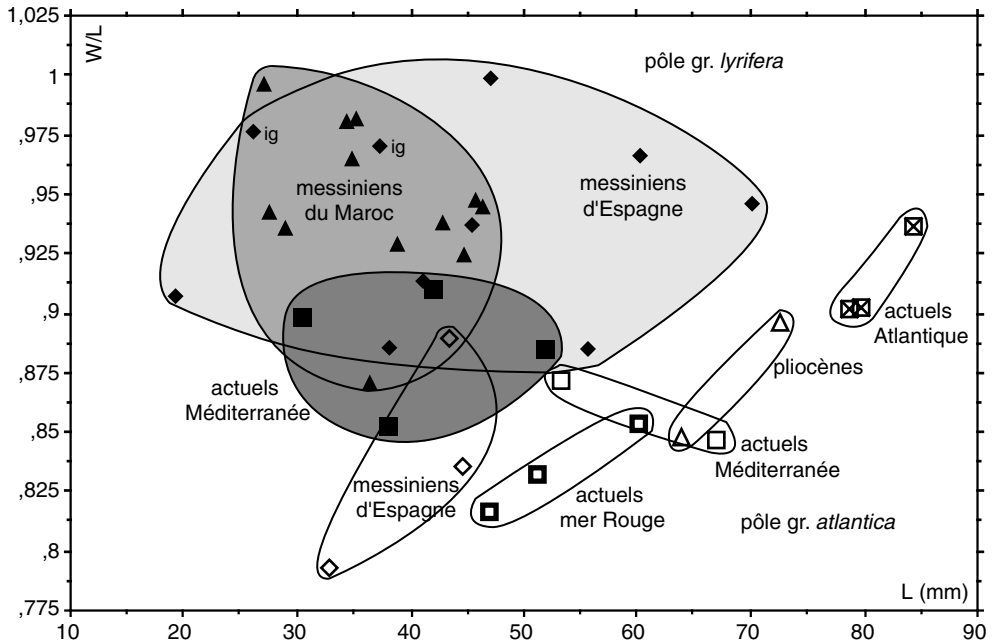


FIG. 4. — Diagramme montrant les variations de la forme du contour du test (W/L) en fonction de la taille (L) chez *B. gr. atlantica* (figurés évidés sur fond blanc) et chez *B. gr. lyrifera* (figurés noirs sur fond grisé). Les spécimens repérés par la mention « ig » ont été trouvés interstratifiés dans les gypses. ◆, spécimens messiniens d'Espagne ; ▲, spécimens messiniens du Maroc ; ■, spécimens actuels de Méditerranée ; △, spécimens pliocènes de Suisse et d'Italie ; ☒, spécimens actuels d'Atlantique ; □, spécimens actuels de la mer Rouge.

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DE *B. GR. LYRIFERA* ET *B. GR. ATLANTICA*

La comparaison entre *B. gr. atlantica* et *B. gr. lyrifera* est basée sur six échantillons : les *B. gr. atlantica* miocènes de Méditerranée (bassin de Sorbas, bassin du Rhône) ; les *B. gr. atlantica* pliocènes d'Italie et de Suisse ; les *B. gr. atlantica* actuels de Méditerranée, de la mer Rouge et du golfe de Guinée ; les *B. gr. lyrifera* messiniens du bassin de Sorbas ; les *B. gr. lyrifera* messiniens du bassin de Melilla ; et les *B. gr. lyrifera* actuels de Méditerranée.

L'ensemble du matériel étudié, actuel et fossile, permet de couvrir les variations morphologiques d'*atlantica* pour des tailles comprises entre 32 mm et 84 mm, et de *lyrifera* pour des tailles comprises entre 19 mm et 70 mm.

FORME DU TEST

Chez les *Brissopsis* du groupe *atlantica*, le contour du test est toujours franchement oblong, tandis que chez ceux du groupe *lyrifera*, il est très variable, depuis une forme circulaire, avec un rapport largeur sur longueur proche de 1 (Fig. 4), jusqu'à une forme presque ovale (Figs 4 ; 5). Le test de *B. gr. atlantica* est donc généralement plus allongé ($W/L < 0,9$) que celui de *B. gr. lyrifera* (Fig. 4). Par ailleurs, chez *B. gr. atlantica*, une allométrie de croissance sensible affecte le contour du test, les individus devenant de plus en plus circulaires avec l'âge. La variabilité des *B. gr. lyrifera*, très forte, ne témoigne d'aucune allométrie. Si l'on prend en compte l'âge stratigraphique des différents spécimens, il n'existe guère de différence significative sur ce caractère entre les spécimens messiniens, pliocènes et actuels, tant pour

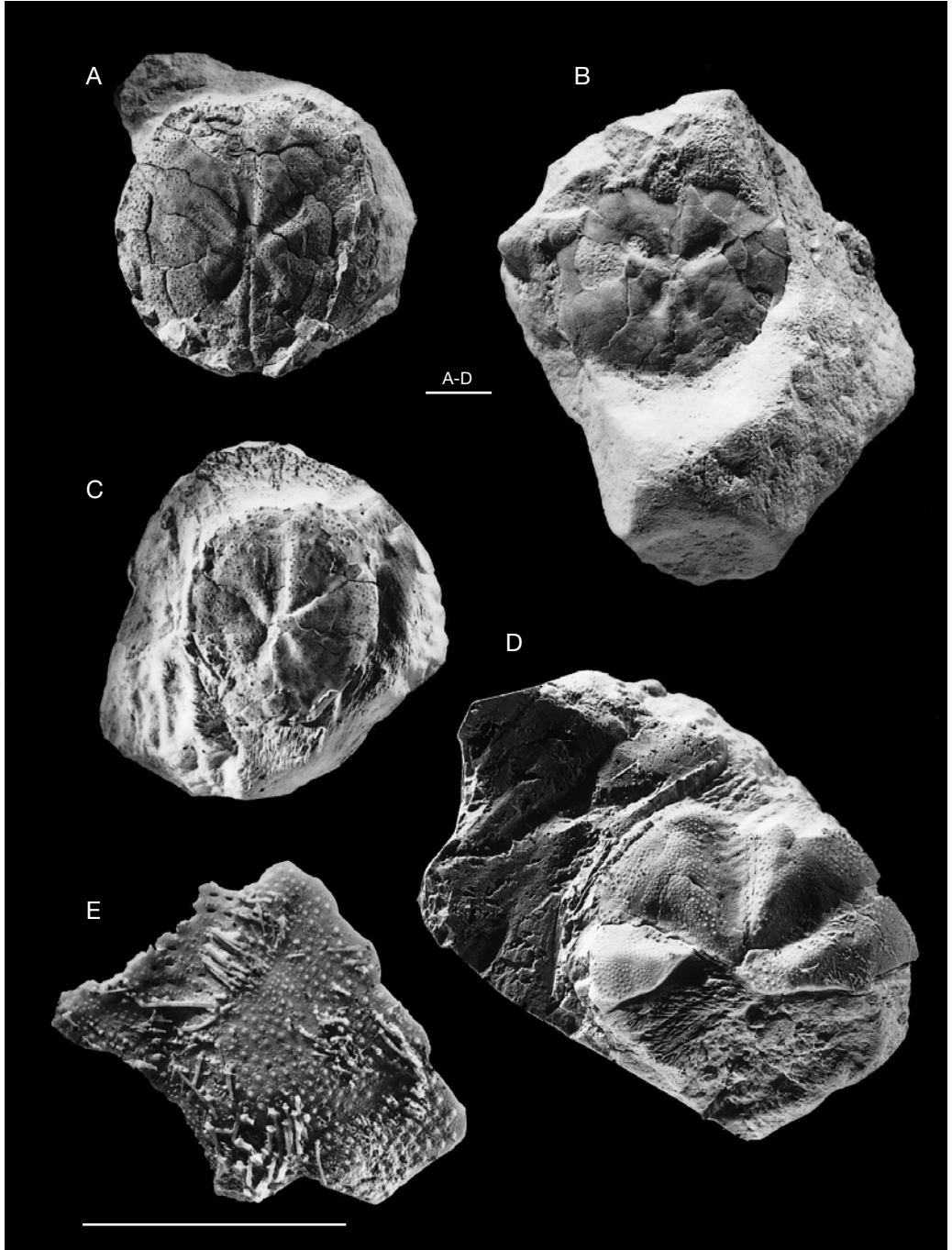


FIG. 5. — **A-C**, *Brissopsis gr. lyrifera*, spécimens complets récoltés dans les calcaires marneux intragypses de Los Yesos (Messinien) ; **D**, *Brissopsis gr. lyrifera*, spécimen subcomplet récolté dans les marnes intragypses de Los Yesos et disloqué par la pluie ; **E**, fragment de *Brissopsis gr. lyrifera* de Los Yesos avec des radioles en connexion. Échelles : 1 cm.

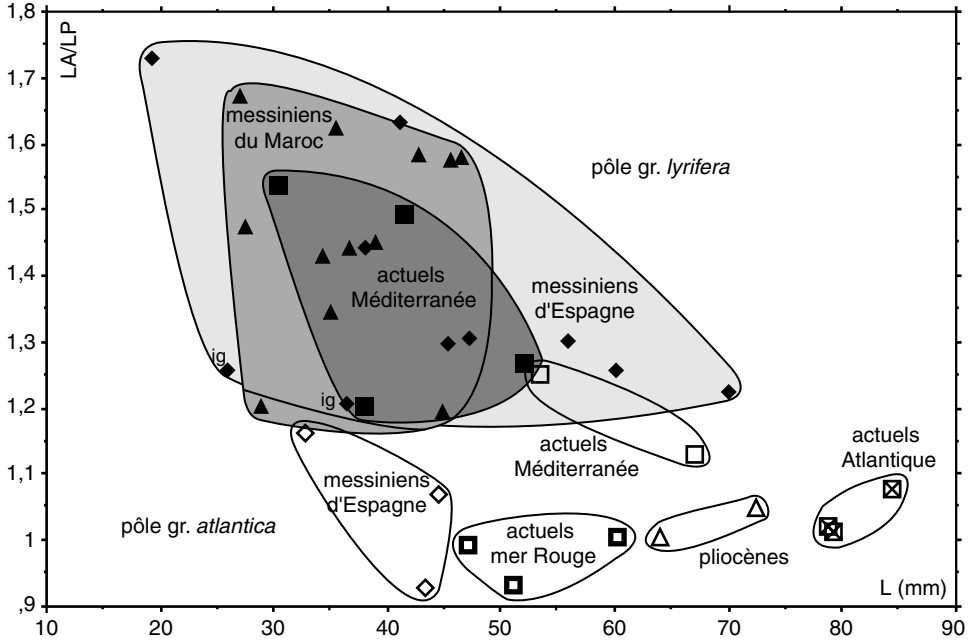


Fig. 6. — Diagramme montrant les variations du rapport des longueurs entre les pétales antérieurs et les pétales postérieurs (LA/LP) en fonction de la taille (L) chez *B. gr. atlantica* et *B. gr. lyrifera*. Même légende qu'en Fig. 4.

B. gr. lyrifera que pour *B. gr. atlantica* (hormis l'allométrie décrite précédemment qui rend les *atlantica* du golfe de Guinée plus circulaires que les autres spécimens du groupe parce que plus gros).

LONGUEUR DES AMBULACRES

Chez les *B. gr. atlantica*, les pétales antérieurs sont en moyenne aussi longs que les pétales postérieurs (LA/LP voisin de 1). Chez les *B. gr. lyrifera*, les pétales antérieurs sont plus longs que les pétales postérieurs avec un rapport des longueurs entre les pétales antérieurs et les pétales postérieurs compris en moyenne entre 1,4 et 1,5 (Figs 6 ; 7). Les différences d'âge stratigraphique des différents spécimens ne sont pas significatives sur ce caractère entre les spécimens messiniens et les formes pliocènes et actuelles, tant pour *B. gr. lyrifera* que pour *B. gr. atlantica*. Cela est particulièrement net pour le groupe *lyrifera* dont le large espace de variabilité lié à ce caractère au Messinien inclut les cas actuels.

FORME DES AMBULACRES

Chez *atlantica*, les pétales antérieurs sont accolés vers l'appareil apical tandis que les pétales postérieurs sont extrêmement confluent avec parfois un quasi fusionnement des branches internes au niveau de l'appareil apical (Fig. 7). Chez *lyrifera*, les pétales, antérieurs et postérieurs, sont très divergents (Figs 5 ; 7). Cependant, il a été obser-

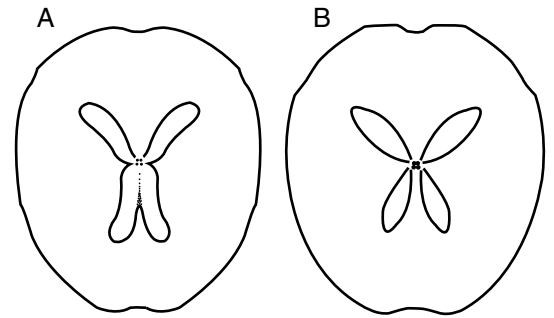


Fig. 7. — Forme des pétales antérieurs et postérieurs ; A, *B. gr. atlantica*, les points indiquent que les deux pétales postérieurs restent indépendants ; B, *B. gr. lyrifera*.

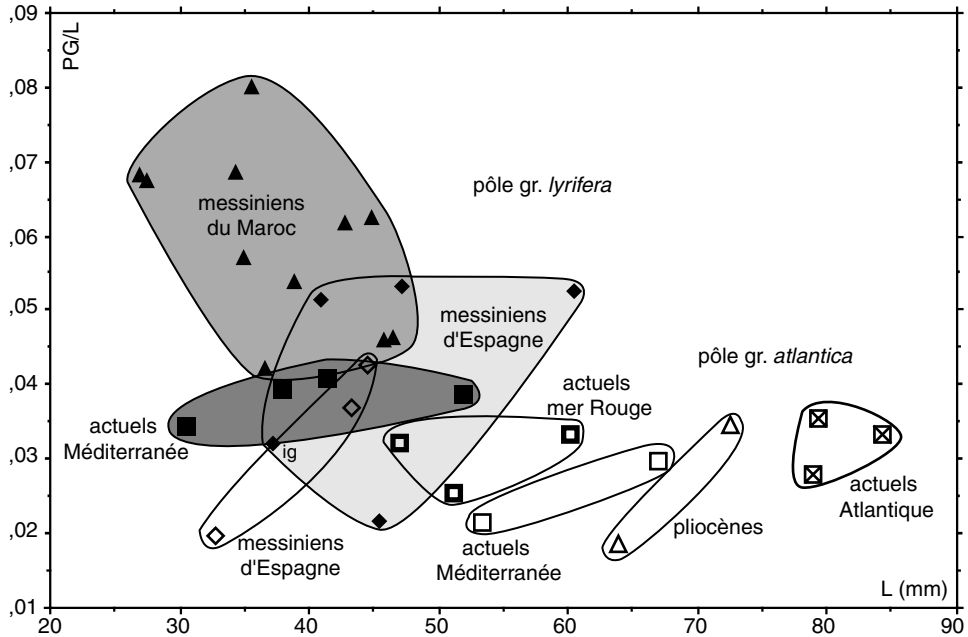


Fig. 8. — Diagramme montrant les variations de la profondeur de la gouttière (PG/L) en fonction de la taille (L) chez *B. gr. atlantica* et *B. gr. lyrifera*. Même légende qu'en Fig. 4.

vé chez une grande forme de *lyrifera*, des pétales antérieurs légèrement accolés au niveau du système apical. Chez tous les *atlantica*, la confluence des pétales postérieurs est extrêmement marquée. Les différences entre les deux groupes existent dès le Messinien et subsistent jusque dans l'Actuel.

GOUTTIÈRE

Chez *lyrifera*, la gouttière est particulièrement profonde chez les formes de taille comprise entre 30 et 45 mm. Par contre, chez *atlantica*, la gouttière reste peu profonde à la fois chez les petits et chez les grands spécimens (Fig. 8). L'âge stratigraphique des différents spécimens de *B. lyrifera* ne marque pas de différence statistique majeure entre les populations fossiles et les actuelles. Les valeurs connues pour les formes messiniennes du Maroc sont très variables et comprennent une partie des valeurs des formes messiniennes d'Espagne, ces dernières pouvant avoir des gouttières peu creusées à l'instar des *B. gr. atlantica*. Les formes actuelles mesurées s'inscrivent dans l'espace de variabilité total des spécimens néo-

gènes mesurables (ensemble des spécimens messiniens). Finalement, entre les deux groupes morphologiques *lyrifera* et *atlantica*, la profondeur de la gouttière ne peut pas servir de critère de discrimination spécifique, à l'exception peut-être des représentants pliocènes des deux espèces (dans la limite du matériel disponible).

SYNTHÈSE BIOMÉTRIQUE

Même si le nombre de spécimens fossiles et actuels du groupe *atlantica* étudiés est faible, leur espace morphologique est biométriquement bien différencié du groupe *lyrifera* alors que la distinction spécifique est d'abord basée sur le critère qualitatif de la confluence des pétales. Les analyses multivariées de cinq ou sept paramètres biométriques marquent des différences significatives entre les espaces morphologiques respectifs des *B. gr. atlantica* et *B. gr. lyrifera* (Figs 9 ; 10), mais avec des pertinences différentes. Avec la prise en compte de cinq indices de forme relatifs au contour ambital et à la forme des pétales (W/L, WP/L, LP/L, WA/L et LA/L), il a été possible de comparer

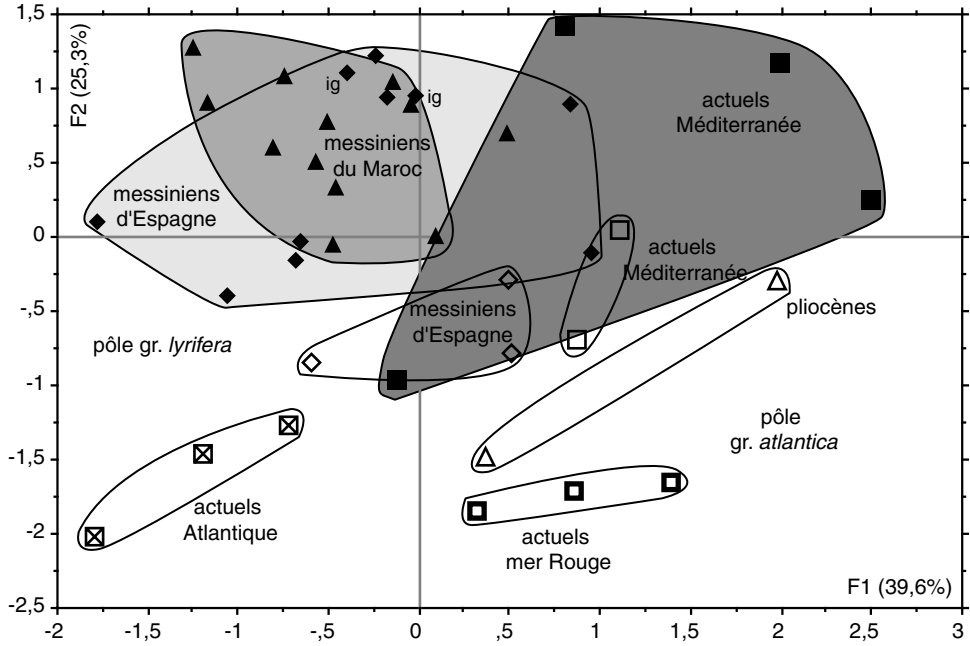


Fig. 9. — Analyse Factorielle en Composantes Principales (ACP) réalisée sur cinq variables (**W/L**, **WP/L**, **LP/L**, **WA/L** et **LA/L**), à partir de 39 spécimens. Même légende qu'en Fig. 4.

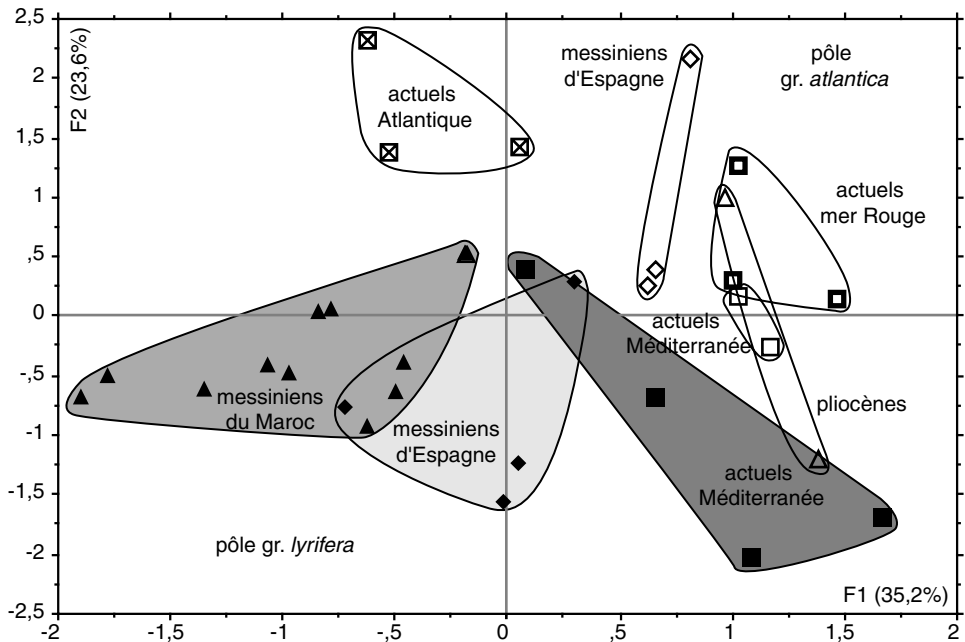


Fig. 10. — ACP réalisée sur sept variables (**W/L**, **WP/L**, **LP/L**, **WA/L**, **LA/L**, **PG/L** et **PS/L**), à partir de 32 spécimens. Même légende qu'en Fig. 4.

39 spécimens. Les deux groupes sont alors bien différenciés, mais leurs espaces morphologiques se chevauchent légèrement par l'intermédiaire de deux *lyrifera* actuels et d'un *lyrifera* messinien (Fig. 9). Au sein des *B. lyrifera*, le champ de variabilité des formes messiniennes d'Espagne est quasi identique à celui des formes marocaines, sans rupture morphologique entre les deux groupes. Les formes actuelles sont plus marginales. Lorsqu'on ajoute à l'analyse deux indices de formes relatifs à la gouttière et au sinus frontal (PG/LL et PS/LL), pour un total de sept paramètres biométriques analysés, les deux groupes morphologiques sont plus clairement différenciés et à peine chevauchant (Fig. 10). Au sein des *B. lyrifera*, le chevauchement des espaces de variabilité des formes messiniennes d'Espagne et du Maroc devient partiel et les formes actuelles restent marginales, à l'exception d'un spécimen très similaire aux formes néogènes. Sur cette analyse synthétique, les spécimens actuels des groupes *B. gr. lyrifera* et *B. gr. atlantica* sont proches, alors que les spécimens néogènes des deux groupes sont morphologiquement assez éloignés. La comparaison de l'analyse à sept paramètres avec celle à cinq paramètres montre que les *lyrifera* messiniens d'Espagne, y compris les spécimens interstratifiés dans les gypses, sont très semblables aux *lyrifera* du Maroc. La seule nuance se situe au niveau de l'ambulacre impair (gouttière et sinus), parfois plus profond pour les formes marocaines que pour les formes espagnoles, sans discontinuité morphologique stricte entre les deux groupes (Fig. 8). Enfin, au sein des *B. gr. atlantica*, la forme *B. luzonica* de mer Rouge apparaît très similaire aux formes méditerranéennes du groupe et cela pose le problème de la distinction spécifique de *luzonica* par rapport à *atlantica*. Ne devrait-on pas considérer que, comme *mediterranea*, c'est une variété d'*atlantica* ?

DISTRIBUTION STRATIGRAPHIQUE DE *B. GR. LYRIFERA* ET *B. GR. ATLANTICA*

Au Miocène inférieur, notamment dans les gisements du bassin du Rhône, *B. gr. atlantica* est très fréquent avec l'espèce *B. crescentica* (Philippe,

1998). Au Miocène supérieur, et plus précisément au Messinien, les premiers *B. gr. lyrifera* (Lacour & Néraudeau 1999 ; Lachkhem & Roman 1995) apparaissent dans le bassin méditerranéen qui, à partir de cette époque, comprend les deux groupes morphologiques. Le groupe *atlantica* est observable jusque dans les derniers niveaux messiniens pré-évaporitiques (à 10 m sous les gypses à Los Yesos [Lacour 1999]), mais n'est retrouvé fossilisé qu'au Pliocène et surtout au Pléistocène en Suisse et en Italie (*Brissopsis* sp. in Ragaini 1996 ; Borghi 1997). Le groupe *lyrifera* est par contre présent tout au long du Messinien, y compris dans des marno-calcaires intercalés au sommet des derniers gypses messiniens (sommet de la coupe de Los Yesos), encadrés par 60 m de gypses sous-jacents et 2 à 3 m de gypses surjacents (Lachkhem & Roman 1995 ; Lacour 1999). Il survit en Méditerranée au Plio-Pléistocène sans grande modification morphologique (Ragaini 1996 ; Borghi 1997 ; Néraudeau *et al.* 1999), ainsi que dans l'Actuel où il est présent tant en Atlantique qu'en Méditerranée (Tortonese 1965 ; David 1989).

ANALYSE PALÉOÉCOLOGIQUE DES FACIÈS NÉOGÈNES À *BRISSOPSIS*

Actuellement, les deux groupes morphologiques *B. gr. atlantica* et *B. gr. lyrifera* comptent parmi les spatanges les plus profonds et caractérisent des vasières calmes d'étage circalittoral à bathyal. Ils marquent toujours des milieux plus profonds que ceux propices aux *Schizaster* et aux *Spatangus*, autres spatanges actuels déjà présents dans le Messinien pré-évaporitique. Actuellement, l'espèce *Brissopsis* gr. *lyrifera* se rencontre ponctuellement entre 60 et 200 m de profondeur, mais n'est abondante qu'à partir de 200 m (Prouho 1888 ; Koehler 1921 ; Tortonese 1965 ; David 1989 ; Féral *et al.* 1990), où elle a la particularité de constituer de vastes colonies monospécifiques (Féral *et al.* 1990). Les colonies denses de l'espèce marquent ainsi des milieux plus profonds que ceux occupés par les spécimens épars (Féral *et al.* 1990 ; Féral comm. pers.). La répartition bathy-

métrique de *Brissopsis* gr. *atlantica* s'échelonne depuis des profondeurs comparables à celles occupées par *B.* gr. *lyrifera* jusqu'à 3 200 m de profondeur, comme dans l'océan Atlantique oriental (Tortonese 1965).

Au Plio-Pléistocène, les *B.* gr. *lyrifera* étaient déjà des spatanges profonds comme en témoignent les marnes et argiles circalittorales à bathyales à *B. lyrifera* du Pliocène et du Pléistocène d'Italie et de Suisse (Ragaini 1996 ; Borghi 1997). Au Messinien, les faciès pré-évaporitiques à *B. lyrifera* sont toujours des marnes sableuses de plateforme distale et systématiquement les niveaux les plus profonds contenant des oursins spatangoïdes (Lacour & Néraudeau 1999). De plus, les spécimens interstratifiés dans les gypses sommitaux du bassin de Sorbas (Los Yesos, Fig. 2C) ont été fossilisés dans leur milieu de vie : ils sont préservés, complets (Fig. 5A-C) dans des sédiments non consolidés, avec un remplissage interne identique au faciès encaissant et souvent avec une partie de leurs radioles en connexion (Fig. 5D-E). La fragmentation des tests est due au lessivage des marnes à *Brissopsis* par la pluie et non à un transport *post-mortem* de ces oursins, tous les intermédiaires étant visibles sur le terrain entre les spécimens complets (Fig. 5A-C), les spécimens partiellement fragmentés (Fig. 5D) et les fragments de petite taille, avec ou sans radioles (Fig. 5E). Ils n'ont donc subi aucun transport *post-mortem* important et leur interstratification dans les derniers gypses messiniens est d'autant plus informative sur le plan paléoécologique : 1) la présence de tels organismes sténohalins à la fin de l'épisode évaporitique dans le bassin de Sorbas témoigne de connexions directes entre ce bassin et des zones marines franches ; 2) leur association systématique, tant dans l'Actuel que dans le Messinien pré-évaporitique, aux milieux de plateforme distale, au moins circalittoraux, est un argument en faveur du dépôt d'une partie des gypses sous une tranche d'eau relativement importante.

Cette caractérisation marine relativement profonde des *Brissopsis* intragypses de Sorbas (Los Yesos) est confirmée par les faunes de bivalves du même niveau (Saint-Martin *et al.* sous presse). Celles-ci

contiennent en effet en quantité *Anadara* (*A.*) *diluvii* (Lamarck, 1805) et *Thracia* (*T.*) *pubescens* (Pulteney, 1799) dans les calcaires et *Aequipecten opercularis* (Linné, 1758), *Aequipecten seniensis* (Lamarck, 1819) et surtout *Neopycnodonte navicularis* (Brocchi, 1814) dans les marnes, forme typique des fonds de milieux circalittoraux, de profondeur généralement comprise entre 50 et 100 m (Freneix *et al.* 1988). Cette dernière espèce avait déjà été signalée dans les marnes intragypses de Sorbas sous son ancien nom : *Pycnodonta navicularis* (Montenat *et al.* 1980 ; Barrier & Montenat 1990 ; Ott d'Estevou & Montenat 1990).

CONCLUSION

Malgré d'importantes variations morphologiques au sein des *Brissopsis* présents en Méditerranée pendant le Néogène et le Quaternaire, le genre ne compte, dans ce domaine géographique, que deux groupes morphologiques : *B.* gr. *atlantica* et *B.* gr. *lyrifera*. Le premier, assez stable morphologiquement, est principalement caractérisé par des pétales postérieurs courbes et confluent, aussi longs que les antérieurs, ainsi que par un test généralement oblong à gouttière et sinus peu profonds. Il a survécu presque inchangé du Miocène inférieur à l'époque actuelle. Le second groupe, *B.* gr. *lyrifera*, est très variable de contour, mais le plus souvent subcirculaire avec un sinus et une gouttière bien marqués et toujours muni de pétales postérieurs droits et non confluent, nettement plus courts que les antérieurs. La présence de ce groupe de *Brissopsis* dans les marnes interstratifiées dans les derniers gypses messiniens est un argument en faveur du maintien de communications entre le bassin de Sorbas et des zones marines franches vers la fin de l'épisode évaporitique.

Remerciements

Les auteurs remercient tout particulièrement Nadia Ameziane qui a permis l'examen de la collection du Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, conservée à la Zoothèque

du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, et Jean Roman qui a mis à leur disposition les collections du Laboratoire de Paléontologie du même Muséum, notamment ses propres collections de *Brissopsis* provenant du Mio-Pliocène d'Afrique du Nord. Les auteurs remercient à nouveau Jean Roman, ainsi que Michel Philippe (Musée Guimet, Lyon), qui ont relu le manuscrit et apporté de nombreuses remarques tant constructives que pertinentes. Ils adressent aussi leurs remerciements à Denis Serrette qui a réalisé les illustrations photographiques. Enfin, ils n'oublient pas que le matériel messinien n'aurait pu être récolté sans les collaborations sur le terrain de D. Bourgeois, F. Chavaillon, E. Goubert, S. Pestrea, J.-P. Saint-Martin, A. Sauvage et É. Vincent. Ce travail est une contribution au Projet « Impact de la crise messinienne sur l'évolution du biota méditerranéen entre le Tortonien et l'Actuel » du Programme CRISEVOLE.

RÉFÉRENCES

- Barrier P. & Montenat C. 1990. — Miscellanées faunistiques. *Documents et Travaux de l'IGAL* 12-13 : 73-80.
- Borghi E. 1997. — Genus *Brissopsis* in Pliocene and Pleistocene of Emilia region (North Italy). *Società Reggiana Scienze naturali* 12: 1-15.
- Conesa G. 1997. — *Géométrie et biosédimentologie d'une plate-forme carbonatée messinienne (bassin de Sorbas, Sud-Est de l'Espagne)*. Thèse, Université Aix-Marseille I, Marseille, France, 281 p.
- Conesa G., Saint-Martin J.-P., Cornée J.-J. & Muller J. 1999. — Nouvelles contraintes sur la crise de salinité messinienne par l'étude d'une plate-forme carbonatée marginale (bassin de Sorbas, Espagne). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris* 328 : 81-87.
- David B. 1989. — Faunes méditerranéenne et atlantique de part et d'autre du détroit de Gibraltar : les échinides irréguliers de la campagne BALGIM. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences, Paris* 309 (III) : 165-172.
- Dollfus R. P. & Roman J. 1981. — Les échinides de la mer Rouge. Monographie zoologique et paléontologique. *Comité Travaux historiques et scientifiques, mémoire section sciences* 9, 145 p.
- Emig C. C. 1997. — Bathyal zones of the Mediterranean continental slope: an attempt. *Publicacion Especial Instituto Espanol Oceanographia* 23: 23-33.
- Féral J.-P., Ferrand J.-G. & Guille A. 1990. — Macrobenthic physiological responses to environmental fluctuations: the reproductive cycle and enzymatic polymorphism of a eurybathic sea-urchin on the northwestern Mediterranean continental shelf and slope. *Continental Shelf Research* 10 (9-11): 1147-1155.
- Frenéix S., Saint-Martin J.-P. & Moissette P. 1988. — Huîtres du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale) et paléobiologie de l'ensemble de la faune de bivalves. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 4^e série*, 10 (C) 1 : 1-21.
- Koehler R. 1921. — Faune de France. 1 : Echinodermes. Paris, 210 p.
- Lachkhem H. & Roman J. 1995. — Les échinoïdes irréguliers (Néognathostomes et Spatangoïdes) du Messinien de Melilla (Maroc septentrional). *Annales de Paléontologie* 81 (4) : 247-278.
- Lacour D. 1999. — *Évolution de la biodiversité des échinides et des bivalves méditerranéens du Miocène terminal à l'Actuel : application au Messinien du bassin de Sorbas (Sud-Est de l'Espagne)*. DEA, Université Aix-Marseille I, Marseille, France, 50 p.
- Lacour D. & Néraudeau D. 1999. — Evolution of the biodiversity of Mediterranean irregular echinoids between the Late Miocene and the Present-Day, in Camoin G. F. & Dullo W. C. (eds), *Paleoceanology of reefs and carbonate platforms: Miocene to Modern*, *Publication de l'Association des Sedimentologues français* 32: 133-135.
- Montenat C., Ott d'Estevou P., Plaziat J.-C. & Chapel J. 1980. — La signification des faunes marines contemporaines des évaporites messiniennes dans le Sud-Est de l'Espagne. Conséquences pour l'interprétation des conditions d'isolement de la Méditerranée occidentale. *Géologie méditerranéenne* 7 (1) : 81-90.
- Mortensen T. 1913. — Die Echiniden des Mittelmeeres. *Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel* 21, 39 p.
- Mortensen T. 1951. — *A Monograph of the Echinoidea. V. Spatangoida 2, Amphisternata II*. C. A. Reitzel (ed.), Copenhagen, 593 p.
- Néraudeau D., Borghi E. & Roman J. 1998. — Le genre d'échinide *Spatangus* dans les localités du Pliocène et du Pléistocène d'Émilie (Italie du Nord). *Annales de Paléontologie* 84 (3-4) : 243-264.
- Néraudeau D., Roman J. & Borghi E. 1999. — Impact of the Messinian crisis on the Mediterranean echinoid fauna: 355-360, in Candia Carnevali D. & Bonasoro (eds), *Echinoderm Research 1998*. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Ott d'Estevou P. & Montenat C. 1990. — Le Bassin de Sorbas-Tabernas. *Documents et Travaux de l'IGAL* 12-13 : 101-128.
- Philippe M. 1998. — Les échinides miocènes du bassin du Rhône : révision systématique (première partie). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 36, 241 p.

- Pomel A. 1887. — *Paléontologie de l'Algérie. Zoophytes*. 2^e fasc : *Echinodermes*. 1^{er} et 2^e livr., A. Jourdan éd., Alger, 344 p., 78 pls.
- Prouho H. 1888. — *Recherches sur le Dorocidaris papillata et quelques autres échinides de la Méditerranée*. Thèse, Faculté des Sciences, Paris, France, 172 p.
- Ragaini L. 1996. — L'échinofauna pliocénica del Canton Ticino nelle collezioni del Museo Cantonale di Storia Naturale di Lugano. *Geologia Insubrica* 1 (1-2): 47-51.
- Roman J. 1976. — Découverte du genre *Brissopsis* (échinide, Spatangoïde) dans les faluns du Miocène moyen de Bretagne (Le Quiou, Côtes-du-Nord). Implications biogéographiques et écologiques. *Comptes Rendus du 97^e Congrès national des Sociétés savantes, Nantes, 1972*, section sciences, 2: 25-32.
- Roman J. 1984. — Les échinides et les milieux de vie du Tertiaire. Quelques exemples. *Geobios*, mémoire spécial 8: 115-124, 1 tabl., 1 pl.
- Roman J. & Soudet H. J. 1990. — Les échinides du Néogène récent bétique. *Documents et Travaux de l'IGAL* 12-13 : 53-56.
- Saint-Martin J.-P., Néraudeau D., Lauriat-Rage A., Goubert E., Secrétan S., Babinot J.-F., Boukli-Hacene S., Pouyet S., Lacour D., Pestrea S. & Conesa G. 2000. — La faune interstratifiée dans les gypses messiniens de Los Yesos (Bassin de Sorbas, SE Espagne): implications. *Geobios* 33 (5).
- Tortonese E. 1965. — *Fauna d'Italia. VI. Echinodermata*. Calderini, Bologna, 422 p.

*Soumis le 19 janvier 2000 ;
accepté le 4 avril 2000.*