



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 2 (2003) 597–605



Évolution

Fluctuations morphologiques et hétérochronies chez *Toxaster* (échinides, Crétacé inférieur)

Éric François *, Didier Marchand, Bruno David

UMR CNRS 5561 Biogéosciences, Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, 6, bd Gabriel, 21000 Dijon, France

Reçu le 4 juin 2003 ; accepté le 8 septembre 2003

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial.

Résumé

Plusieurs étapes de la diversification du spatangue *Toxaster* au Crétacé inférieur sont décrites à partir de l'analyse de six espèces qui se succèdent du Valanginien inférieur au Barrémien sur la marge nord-ouest téthysienne. La description des variations morphologiques est fondée sur l'analyse de deux paramètres angulaires qui permettent d'identifier trois modules sur le test. La comparaison des trajectoires ontogénétiques des espèces *T. granosus kiliani* et *T. retusus*, prises comme références, suggère une interprétation hétérochronique de type peramorphose. L'élargissement des comparaisons aux adultes des six espèces démontre l'absence de peramorphocline, mais atteste que l'évolution de ces espèces répond, pour un module, à une logique allométrique. Ceci atteste le rôle majeur joué par la taille et permet de révéler le caractère globalement conservateur de l'évolution de ces *Toxaster*. **Pour citer cet article : É. François et al., C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Morphological fluctuations and heterochronies of *Toxaster* (echinoid, Lower Cretaceous). Several steps of the diversification of the spatangoid *Toxaster* are described with an analysis of six species distributed over the north-west Tethyan margin, and ranging from the Lower Valanginian to the Barremian. Morphological variation was investigated with the analysis of two parameters (angles), which allowed recognition of three modules on the test. Comparison of ontogenetic trajectories of two reference species (*T. granosus kiliani* and *T. retusus*) suggests a peramorphic heterochronic pattern. However, no peramorphocline can be attested when comparisons are extended to adults of the six species. Evolution among these species is partially driven by allometric changes in one module, indicating an important influence of size. On the temporal and spatial scale of the study, the evolution of *Toxaster* appears globally quite conservative. **To cite this article: É. François et al., C. R. Palevol 2 (2003).**

© 2003 Académie des sciences. Publié par Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : ontogénie ; spatangues ; *Toxaster* ; Crétacé inférieur ; Marge nord-ouest téthysienne

Keywords: ontogeny; spatangoids; *Toxaster*; Lower Cretaceous; North-West Tethyan margin

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : eric.francois@u-bourgogne.fr (É. François).

Abridged English version

1. Introduction

Stephen Jay Gould has widely contributed to demonstrate that changes in developmental patterns constitute a main source of morphological variation and are a key component in evolutionary processes [10–12]. The publication of his book “Ontogeny and Phylogeny” [13] was an important contribution to evolutionary paleontology, instigating a renewal of interest for taking into account ontogenetic data in evolutionary patterns [1,8,15–17,19–20,24,27–29]. This kind of approach has widely been applied to irregular urchins, allowing to describe mechanisms of morphological changes underlying diversification at different taxonomic scales [5,8,14,21]. However, stratigraphical successions in phyletic and, then, heterochronic terms, has to be carefully interpreted, considering sedimentary context, stratigraphical distribution of morphologies being in some cases induced by paleo-environmental changes [23].

Along spatangoid individual development, forward migration of peristome and backward migration of periproct out of the apical area allows us to distinguish three functional modules in the test surface:

- (1) the frontward module is devoted to nutrition (especially in endobenthic species) and to respiration;
- (2) the backward module between apical system and periproct is devoted to respiration;
- (3) the bottom module between peristome and periproct (including the plastron), is devoted to locomotion.

The aim of this work is to explore variation of these modules in the beginning (Lower Cretaceous) of spatangoid radiation.

Despite the lack of a cladistic analysis (because of plesiomorphic features of *Toxaster*), a close relationship between species of north-western tethyan margin may reasonably be considered [25].

2. Materials and methods

Species *T. granosus granosus*, *T. granosus kiliani* (considered here as the classical two sub-species of *Toxaster granosus* respectively of Lower and Upper Valanginian ages [18, 26]), *T. retusus*, *T. lorioli*, *T. gibbus* and *T. seynensis* are occurring from Lower

Valanginian to Lower Barremian in the northwestern tethyan margin paleogeographical context ([2,4], Fig. 1). Two species (*T. granosus kiliani*, Upper Valanginian; *T. retusus*, Lower Hauterivian) are taken as references to illustrate ontogenetic variations. The smallest specimens are above 8 mm long, but analogy to now-our-day spatangoids [9] suggests a size of less than 1 mm for young post-metamorphic *Toxaster*. The six species adults morphologies are compared (adult stage is appreciated by gonopores opening). Five measures, LL, PP, AP, BO, HT (Fig. 2) allows calculation of two angles between apical system, peristome and vertical (α), and between peristome, apical system and periproct (β). Variation of these angles describe relationships between the three modules. Synthetical ontogenetic trajectories are described and compared. 559 *Toxaster granosus kiliani* from the Verrucosum zone (Upper Valanginian) of the Arc of Castellane and 2481 *Toxaster retusus* from Radiatus zone (Lower Hauterivian) of Paris Basin are measured. The other species are documented by a lower number of specimens: from the Arc of Castellane, 119 *T. granosus granosus* (Campylotoxus, Lower Valanginian), 99 *T. lorioli* (Callidiscus–Radiatus, Upper Valanginian—Lower Hauterivian) and 227 *T. gibbus* (Sayni–Ligatus, Upper Hauterivian); from Alès area: 174 *T. seynensis* (Hugii–Caillaudianus, Lower Barremian).

3. Results

1. The two reference species (*T. granosus kiliani* and *T. retusus*) have similar ontogenetic tendencies (Fig. 3). In both cases, α angle increases, whereas β tends to decrease along growth after a small augmentation in the beginning of the trajectory. Angles variations between youths and adults are ever higher for α than for β . However trajectory of the derived species (*T. retusus*) is ever foreshifted compared to the older species (*T. granosus kiliani*). This foreshifting tends to increase with size. *Toxaster retusus* reaches greater sizes than *T. granosus kiliani* in studied samples (respectively 50 mm and 35 mm). Thus, the largest *T. retusus* are reaching α and β values, respectively, much stronger and much smaller than those of the longest *T. granosus kiliani*.
2. The same kind of analysis applied to the six species considered as stratigraphically successive

couples show smaller differences (Fig. 4). However, main interspecific differences are observed between adults. Mean angular values are plotted against sizes for the adults of the six species. Mean sizes of *T. retusus*, *T. lorioli* and *T. gibbus* are higher than for *T. granosus granosus*, *T. granosus kiliani* and *T. seynensis*. The other difference concerns angular values: the α angle is bonded to size differences (variations are of above 10°) whereas β does not show allometric variation (variations are above 5°). However, no stratigraphical trend appears for the two angles.

4. Discussion

Angular variations express balance between the three constitutive modules of the test. Augmentation of α expresses frontward migration of the peristome during growth [3] and correlatively an increase of bottom module devoted to locomotion (plastron). Two main steps are observed in β variations: a strong augmentation for individual of less than 20 mm (due to exocyclism acquisition: $\beta = 0$ for imago as periproct is inserted into apical system) followed by a low diminution for adults (bottom module decreases as periproct goes up). These trends have already been noted for *Toxaster granosus kiliani* [3], *Mecaster africanus* [7], *Mecaster cenomanensis* [22], and recent spatangoids [6,9].

An heterochronic interpretation may be proposed for *T. retusus* ontogenetic trajectory with species *T. granosus kiliani* taken as reference. A peramorphic evolutionary pattern leads *T. granosus kiliani* to *T. retusus* by acceleration and hypermorphosis. In functional approach, this trend corresponds to plastron development, with a multiplication of tubercles and associated spines, especially devoted to locomotion in this area of the urchin. However, no general peramorphic trend may be established concerning α for the whole species, and β does not show clear allometric variations.

5. Conclusion

Whereas modules balance shows wide variations along *Toxaster* ontogeny, differences between adults of the six species are much more reduced. Thus, developmental pathways and realizations are relatively stable since Lower Cretaceous and interspecific variations are of low ranges. Balance between modules is

acquired early during genus evolution, later differences are induced by allometric patterns (α and plastron), or random fluctuations (β and periproct). Deployment on north-western tethyan margin of the genus during Lower Cretaceous was thus quite conservative.

1. Introduction

Stephen Jay Gould a largement participé à démontrer que les changements dans les modalités du développement constituaient une source prépondérante de variation morphologique et qu'ils soient une clef de lecture majeure de l'évolution [10–12]. La publication de son ouvrage *Ontogeny and Phylogeny* [13] a véritablement représenté une étape fondamentale de la paléontologie évolutive, provoquant un considérable regain d'intérêt pour la prise en compte des données de l'ontogenèse dans l'interprétation des phénomènes évolutifs [1,8,15–17,19–20,24,27–29]. Dans le contexte du temps long de l'évolution des clades, la caractérisation des relations ontogenèse-phylogenèse et l'identification d'éventuels mécanismes hétérochroniques permettent de mieux saisir la mise en œuvre de processus à l'échelle macro-évolutive [13]. Chez les échinides en général et les oursins irréguliers en particulier, ce type d'approche a été largement appliqué et il a permis de décrire les mécanismes du changement morphologique qui sous-tendent la diversification des groupes à différentes échelles taxinomiques [5,8,14,21]. Néanmoins, l'interprétation de successions stratigraphiques en termes phylétiques, puis hétérochroniques (pera- et paedomorphoclines) doit être envisagée avec prudence et toujours en regard du contexte sédimentaire, la distribution stratigraphique des morphologies étant dans certains cas induite par celle des paléoenvironnements [23].

Au cours du développement individuel des spatangues, les migrations respectives du péristome vers l'avant et du périprocte en dehors de la zone apicale induisent une subdivision de la surface du test en trois modules fonctionnellement différents : (1) le module antérieur compris entre appareil apical et péristome est majoritairement dévolu à la nutrition (notamment chez les formes endobiontes) et à la respiration ; (2) le module postérieur entre appareil apical et périprocte est dévolu à la respiration ; (3) le module inférieur entre péristome et périprocte est dévolu à la locomotion. Les

positions respectives de l'appareil apical, du périprocte et du péristome à la surface du test constituent ainsi une source importante de variation morphologique, les changements d'équilibre entre ces modules représentant autant de possibilités d'ajustement en regard du mode de vie de l'oursin et des conditions environnementales. L'objectif de ce travail est d'explorer les variations de ces modules dans le contexte du début de la radiation des spatangues au Crétacé inférieur.

Apparu et bien diversifié au Crétacé inférieur, le genre *Toxaster* est un ensemble paraphylétique qui peut être considéré comme le groupe souche de la radiation des spatangues. Compte tenu des caractéristiques globalement plésiomorphes des *Toxaster* et du manque de caractères discrets véritablement utilisables dans une perspective d'analyse phylogénétique, les relations entre espèces sont sommairement appréciées sur la base des successions stratigraphiques. Toutefois, même en l'absence d'une analyse cladistique précise, il n'est pas invraisemblable d'envisager des liens de parentés étroits entre les espèces qui se succèdent stratigraphiquement dans le cadre des marges nord-ouest téthysiennes (Bassin parisien et bassin du Sud-Est de la France) [25]. En effet, l'hypothèse de migrations récurrentes de faunes allogènes en provenance du domaine océanique téthysien est peu plausible. Il est donc légitime de s'interroger sur les variations morphologiques qui ont affecté la succession des espèces des *Toxaster* de ces régions au cours du Crétacé inférieur.

La description des modalités du développement de plusieurs espèces de *Toxaster* à partir de paramètres simples de taille et de forme a permis de comparer leurs trajectoires ontogénétiques, puis d'apprécier la pertinence d'une interprétation des variations chez *Toxaster* par des hétérochronies du développement.

2. Matériel et méthode

Les espèces *T. granosus granosus*, *T. granosus kiliani* (hors du contexte d'une révision générale de la systématique du genre *Toxaster*, nous préférons rester proches de la position classique [18,26] et considérons ici comme deux sous-espèces les formes Valanginien inférieur et Valanginien supérieur de *T. granosus*), *T. retusus*, *T. lorioli*, *T. gibbus* et *T. seynensis* se succèdent stratigraphiquement du Valanginien inférieur au Barrémien inférieur [2,4] dans le contexte paléogéographique de la marge nord-ouest téthysienne (Fig. 1).

	biozones	espèces	effectifs
Bar. inf.	Caillaudianus		174
	Nicklesi		
	Hugii		
Hauterivien	Balearis		227
	Ligatus		
	Sayni		
	Nodosoplicatum		2481
	Loryi		
Radiatus		<i>T. retusus</i>	2481
Valanginien	Callidiscus		99
	Trinodosum		559
	Verrucosum		
	Campylotoxus		
	Pertransiens		<i>T. granosus kiliani</i>
Otopeta		<i>T. granosus granosus</i>	119

Fig. 1. Espèces étudiées : distribution stratigraphique et effectifs.

Fig. 1. Studied species: stratigraphic distribution and sample sizes.

Deux de ces espèces, *T. granosus kiliani* du Valanginien supérieur et *T. retusus* de l'Hauterivien inférieur (particulièrement abondantes et pour lesquelles des séries ontogénétiques étaient accessibles), ont été choisies comme références pour documenter la variation ontogénétique. Les plus petits individus récoltés ont une taille (longueur) d'environ 8 mm. Par référence aux spatangues actuels [9], on peut penser que le tout jeune *Toxaster* post-métamorphique (imago) avait une taille inférieure au millimètre, ce qui signifie que les premiers stades de l'ontogenèse ne sont pas documentés dans nos échantillons. Les morphologies adultes (le stade adulte étant apprécié par l'ouverture des gonopores) de l'ensemble des six espèces ont ensuite été comparées.

Cinq mesures linéaires ont été effectuées dans le plan antéro-postérieur : LL, PP, AP, BO, HT (Fig. 2). Elles permettent le calcul de deux angles entre appareil apical, péristome, et verticale (α) et entre péristome, appareil apical et périprocte (β). Les valeurs prises par ces deux angles et leurs variations conjointes permettent d'apprécier de manière simple l'importance relative des trois modules évoqués ci-dessus. Les traitements statistiques utilisés sont des analyses bivariées simples. Les valeurs en degrés de α et β sont regroupées par classe de taille de 4 mm pour les petits individus (LL < 20 mm) qui sont peu nombreux et de 1 mm pour les autres. Les valeurs moyennes obtenues pour chacune de ces classes sont affectées d'une erreur

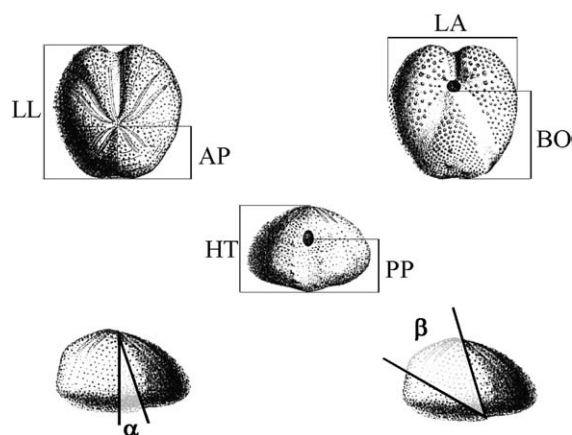


Fig. 2. Mesures réalisées et paramètres angulaires calculés. LL : longueur ; HT : hauteur ; AP : position de l'appareil apical ; PP : position du périprocte ; BO : position du péristome. Les silhouettes de *Toxaster* sont de d'Orbigny (1855).

$$\alpha = 360.tg^{-1} ((BO-AP)/HT) / 2\pi.$$

$$\beta = 90-360.tg^{-1} (PP/BO) / (2\pi) - \alpha.$$

Fig. 2. Measurements and calculated angles. LL: length; HT: height; AP: position of the apical system; PP: position of the periproct; BO: position of the peristome. *Toxaster* silhouettes are from d'Orbigny (1855).

$$\alpha = 360.tg^{-1} ((BO-AP)/HT) / 2\pi.$$

$$\beta = 90-360.tg^{-1} (PP/BO) / (2\pi) - \alpha.$$

standard et projetées en regard des longueurs. Les trajectoires ontogénétiques synthétiques ainsi obtenues sont décrites et comparées. 559 *Toxaster granosus kiliani* provenant de la zone à Verrucosum de l'Arc de Castellane et 2481 *Toxaster retusus* de la zone à Radiatus du bassin de Paris ont été mesurés. Les autres espèces sont représentées par des échantillons d'effectifs plus réduits (provenant de l'arc de Castellane : 119 *T. granosus granosus* de la zone à Campylotoxus, 99 *T. lorioli* de l'intervalle stratigraphique Callidiscus-Radiatus et 227 *T. gibbus* de l'intervalle stratigraphique Sayni-Ligatus ; provenant de la région d'Alès : 174 *T. seynensis* de l'intervalle stratigraphique Hugji-Caillaudianus).

3. Résultats

1. Les deux espèces retenues comme références, *Toxaster granosus kiliani* et *Toxaster retusus*, présentent des tendances ontogénétiques similaires (Fig. 3). Dans les deux cas, et pour les intervalles de taille observés, l'angle α augmente,

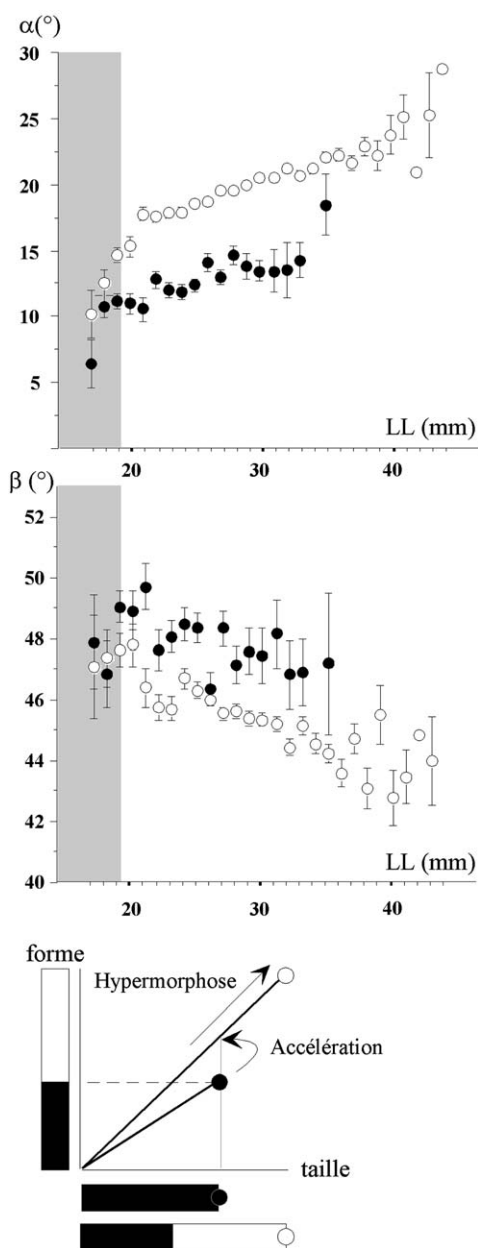


Fig. 3. Trajectoires ontogénétiques de *Toxaster granosus kiliani* (noir) et de *T. retusus* (blanc). Les valeurs moyennes des paramètres angulaires α et β sont portées en regard de la taille (LL) par classe de 4 mm (juvéniles) ou de 1 mm. Les barres verticales représentent une erreur standard par classe.

Fig. 3. Ontogenetic trajectories of *Toxaster granosus kiliani* (black dots) and *T. retusus* (open circles). Mean values of α and β angles are projected in regard of size (as estimated by the length). Classes are 4 mm (juveniles) or 1 mm wide. For each class, vertical bars represent one standard error.

tandis que l'angle β a tendance à diminuer en cours de croissance après une légère augmentation en début de trajectoire. L'amplitude de variation entre jeunes et adultes de grande taille du premier angle (α) est toujours légèrement supérieure à celle du second (β). Néanmoins, malgré cette similitude des tendances, les trajectoires ontogénétiques des deux espèces sont décalées, celle de l'espèce dérivée (*T. retusus*) étant toujours en avance (par rapport au sens de la tendance) sur celle de l'espèce plus ancienne (*T. granosus kiliani*). Ce décalage entre les deux espèces a tendance à s'accroître avec l'augmentation de taille. A tailles identiques, les différences sont plus marquées pour α qui varie de plusieurs degrés, β ne variant que de quelques degrés ou fractions de degrés. Par ailleurs, *Toxaster retusus* atteint des tailles sensiblement supérieures à celles des plus grands *Toxaster granosus kiliani* dans les échantillons étudiés (respectivement 50 mm et 35 mm). Les plus grands adultes de *T. retusus* atteignent ainsi des valeurs de α et de β respectivement beaucoup plus fortes et beaucoup plus faibles que celles prises par les plus grands *T. granosus kiliani*.

La pertinence des comparaisons effectuées est conditionnée par la signification des effectifs de chaque classe de taille, ce que traduisent les barres d'erreur autour des points moyens. Les valeurs angulaires obtenues pour les classes de tailles peu représentées (notamment classes extrêmes) sont encadrées par des barres d'erreur plus importantes. Mais ces valeurs s'ajustent de façon cohérente aux tendances générales observées pour des tailles intermédiaires, 20 à 30 mm, majoritaires chez les individus étudiés. Il ne semble donc pas y avoir de biais introduit par de faibles effectifs.

2. Le même type d'analyse que celui qui vient d'être présenté pour le couple de référence *T. granosus kiliani*–*T. retusus* est effectué pour chaque paire d'espèces se succédant au cours du temps. Les différences observées (Fig. 4) sont de plus faibles amplitudes et ne s'organisent pas selon un quelconque gradient clinal, mais leur interprétation est limitée par le manque d'individus de petite taille au moins pour certaines espèces. Dans tous les cas les différences interspécifiques les plus

importantes concernent les adultes. Pour synthétiser ces résultats, les valeurs angulaires moyennes relevées chez les adultes des six espèces retenues sont représentées en fonction de la taille (calculée comme la longueur moyenne des individus ayant des gonopores fonctionnels) et affectées d'une erreur standard (Fig. 5). La première différence importante porte sur la taille moyenne des adultes qui sont nettement plus grands chez *T. retusus*, *T. lorioli* et *T. gibbus* que chez *T. granosus granosus* et *T. seynensis*.

Une autre différence concerne les valeurs angulaires. Pour l'angle α , les valeurs sont distribuées sur un intervalle d'environ 10°, dans lequel elles sont en grande partie contraintes par les écarts de taille observés entre les espèces. Ce lien d'allométrie fait que les espèces ne se succèdent pas selon un cline morphologique stratigraphiquement ordonné. Par exemple, les espèces stratigraphiquement extrêmes (*T. granosus granosus* du Valanginien inférieur, comparée à *T. seynensis* du Barrémien) possèdent des tailles et valeurs angulaires proches, alors que les deux espèces de référence (*T. granosus kiliani* et *T. retusus*), stratigraphiquement très proches, sont morphologiquement extrêmes. Pour l'angle β , il n'existe pas de relation d'allométrie et les petites et les grandes espèces couvrent sensiblement un même intervalle de valeurs d'environ 5°. Corrélativement, il n'existe pas de cline morphologique.

4. Discussion

Les variations angulaires observées, aussi bien au cours de l'ontogenèse des deux espèces de référence qu'entre les adultes des six espèces, traduisent des changements d'équilibre entre les trois modules constitutifs du test. L'augmentation de α traduit en fait le déplacement vers l'avant du péristome en cours de croissance [3] et corrélativement une augmentation du module inférieur dévolu à la locomotion. La tendance ontogénétique observée chez les deux *Toxaster* étudiés est conforme et prolonge celle qui marque les tout premiers stades postmétamorphiques de l'ontogenèse des spatanges (l'angle α part d'une valeur nulle chez l'imago). La diminution de β chez les individus supérieurs à 20 mm correspond à la remontée du périprocte

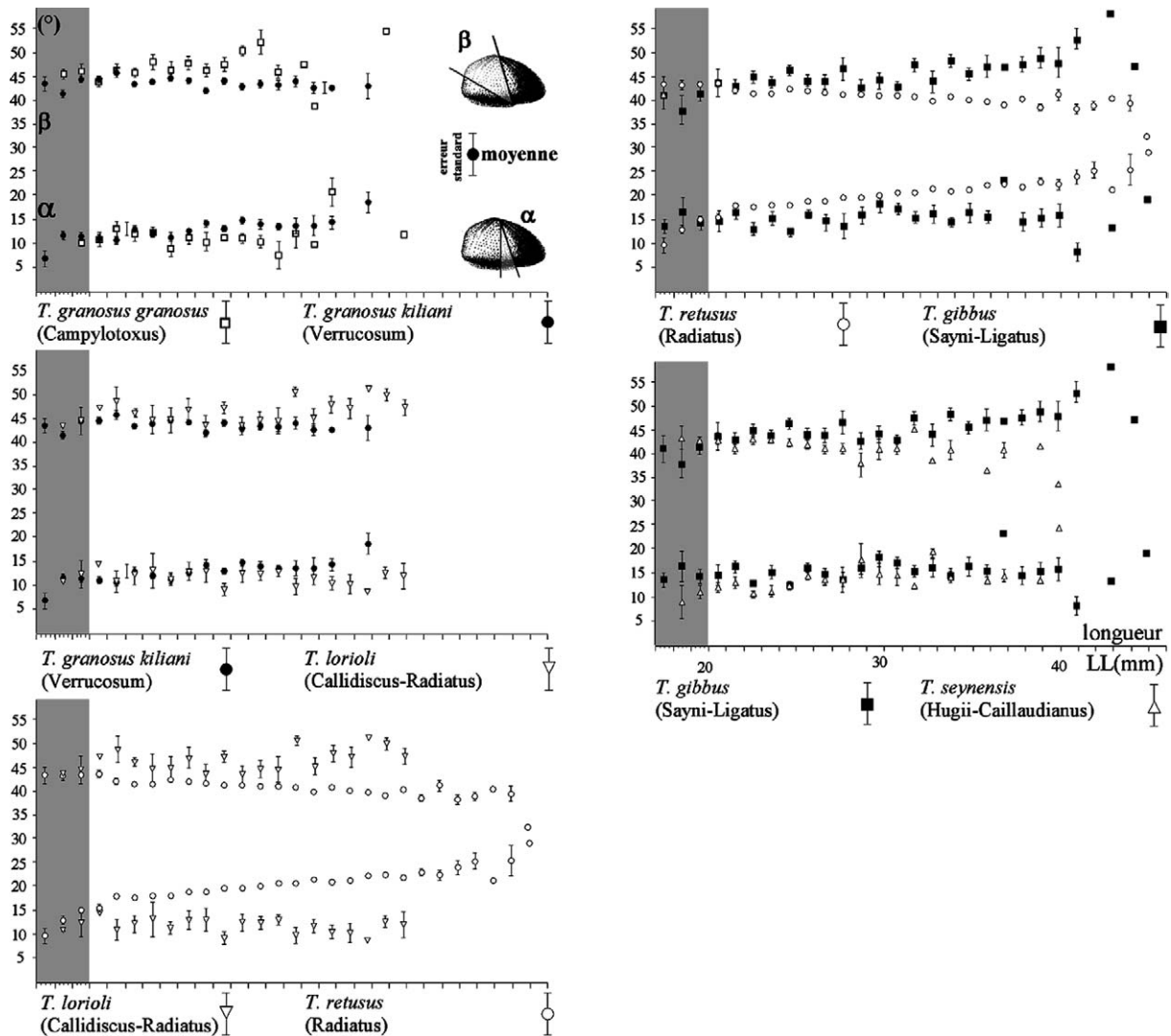


Fig. 4. Trajectoires ontogénétiques de *Toxaster granosus granosus*, *T. granosus kiliani*, *T. lorioli*, *T. retusus*, *T. gibbus*, et *T. seynensis*, comparées par couples dans l'ordre de la succession stratigraphique. Les valeurs moyennes des paramètres angulaires α et β sont portées en regard de la taille (LL) par classe de 4 mm (juvéniles) ou de 1 mm. Les barres verticales représentent une erreur standard par classe.

Fig. 4. Ontogenetic trajectories of *Toxaster granosus granosus*, *T. granosus kiliani*, *T. lorioli*, *T. retusus*, *T. gibbus* and *T. seynensis*, are compared pairwise in stratigraphic order. Mean values of α and β angles are projected in regard of size (LL). Classes are 4 mm (juveniles) or 1 mm wide. For each class, vertical bars represent one standard error.

et donc à une réduction du module postérieur. En réalité, cette diminution de β est secondaire et fait suite à une phase d'augmentation intense dont seule la fin est observable dans nos échantillons (individus inférieurs à 20 mm). En effet, l'angle β a une valeur nulle chez l'imago, chez lequel le péripote est encore inséré dans l'appareil apical, puis il augmente rapidement avec l'acquisition de l'exocyclisme. L'existence de

deux phases inversées au cours de l'ontogenèse du péripote avait déjà été notée chez *Toxaster granosus kiliani* [3], *Mecaster africanus* [7] et *Mecaster cenomanensis* [22]. D'une manière générale, ces observations concordent également avec les tendances ontogénétiques observables pour les spatanges actuels comme *Echinocardium cordatum*, chez qui le péripote acquiert une position marginale avec un rythme

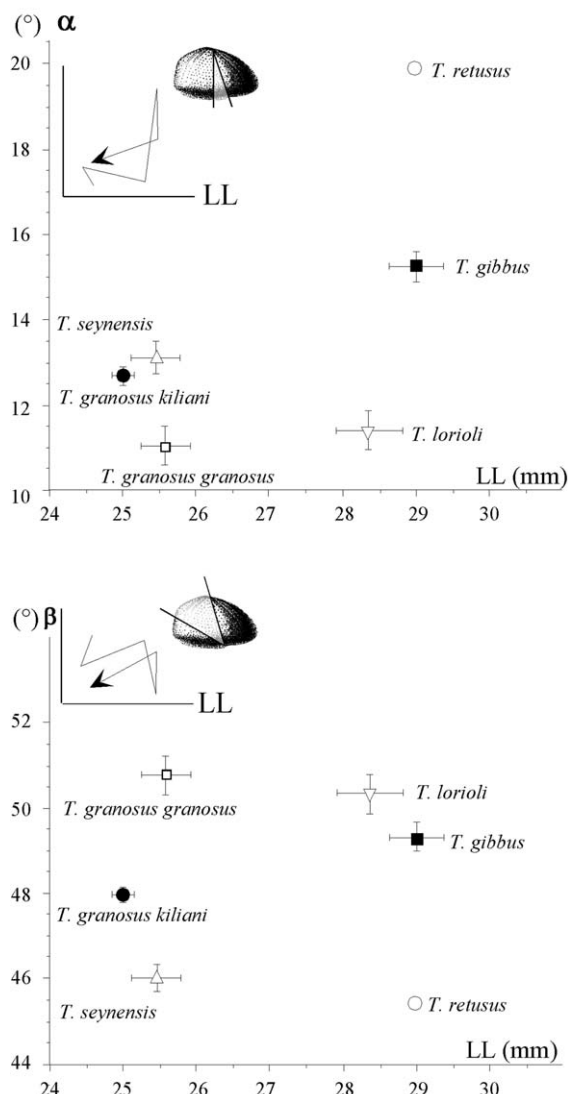


Fig. 5. Comparaisons interspécifiques entre les adultes (seuls les individus supérieurs à 20 mm et à gonopores ouverts ont été pris en compte). Les barres horizontales et verticales représentent respectivement une erreur standard sur les longueurs et sur le paramètre angulaire α ou β . L'ordre de succession stratigraphique des espèces est schématisé par les flèches.

Fig. 5. Interspecific comparisons between adults (only specimens greater than 20 mm in length and with open gonopores are taken in account). Horizontal and vertical bars represent one standard error on length, and on α or β angles respectively. Species stratigraphic rank is represented by arrows.

lent, alors que le déplacement du périprocte, très rapide chez l'imago, s'atténue ou s'inverse au cours du développement plus tardif [6,9].

L'espèce *T. granosus kiliani*, plus ancienne, étant prise comme référence, il est possible de proposer une interprétation hétérochronique des décalages entre sa trajectoire ontogénétique et celle de *T. retusus*. Pour les deux angles, les pentes des trajectoires sont plus fortes chez *T. retusus* que chez *T. granosus kiliani* (testées significativement sur l'intervalle de longueur 20-30 mm). Ce type de décalage correspond à une accélération du développement. Par ailleurs, les tailles atteintes par *T. retusus* étant significativement plus grandes que celles de *T. granosus kiliani*, il y a également hypermorphose (en faisant l'hypothèse que les rythmes de croissance en taille des deux espèces sont de même ordre). Le cheminement évolutif menant de *T. granosus kiliani* à *T. retusus* est de nature peramorphique et il peut être rapporté à un double mécanisme d'accélération et d'hypermorphose. La peramorphose est particulièrement prononcée pour l'angle α et, sur un plan fonctionnel, elle correspond principalement au développement du plastron qui s'accompagne de la multiplication de tubercules et des piquants associés, essentiellement dédiés à la locomotion dans cette zone du test. Cette évolution peramorphique amorcée entre le Valanginien et l'Hauterivien inférieur ne peut pas être élargie à un peramorphocline couvrant toutes les espèces étudiées. En effet, même si les différences avec et entre les autres espèces plus anciennes ou plus récentes pouvaient être regardées comme dues à des hétérochronies (pour α), celles-ci s'expriment de manière chaotique au cours du temps. En réalité, ce sont les tailles adultes atteintes qui déterminent les morphologies associées et la disparité morphologique des *Toxaster* du Crétacé inférieur répond à une logique strictement allométrique. Pour l'angle β , les écarts sont de plus faible amplitude et il n'y a aucune logique ontogénétique.

5. Conclusion

Bien que les équilibres entre les modules du test subissent d'importantes modifications lors de la croissance chez *Toxaster*, les divergences entre adultes des différentes espèces sont beaucoup plus réduites. Ceci signifie que les trajectoires de développement et leurs aboutissements étaient relativement stables dès le Valanginien inférieur et que les variations interspécifiques subséquentes ont été de faible amplitude. Au

cours de cette phase de la radiation des *Toxaster*, tout se passe comme si l'équilibre global entre modules du test était acquis dès le début de l'évolution du genre et que les différences observées ensuite étaient, soit imputables à des ajustements liés à la taille par le jeu d'allométries (angle α et plastron), soit correspondaient à de petites fluctuations aléatoires (angle β et périprocte). Le déploiement du genre au Crétacé inférieur sur la marge nord-ouest téthysienne s'est donc fait de manière assez conservatrice.

Remerciements

Ce travail est une contribution de l'équipe « Différenciation et espèces » de l'UMR 5561 Biogéosciences. Il a également bénéficié du soutien du GDR 2474 « Morphométrie et évolution des formes ».

Références

- [1] P. Alberch, S.J. Gould, G.F. Oster, D.B. Wake, Size and shape in ontogeny and phylogeny, *Paleobiology* 5 (3) (1979) 296–317.
- [2] B. David, Les *Toxaster* (Échinides, spatangoïdes) de l'Éocène subalpin de Castellane, thèse université de Franche-Comté, 1979.
- [3] B. David, Un modèle d'ontogénèse : la croissance de *Toxaster granosus kiliani* (Lambert), échinide spatangoïde du Valanginien, *Geobios* 13 (1980) 903–926.
- [4] B. David, La variation chez les échinides irréguliers. Dimensions ontogénétiques, écologiques, évolutives, thèse d'État, université de Dijon, 1985.
- [5] B. David, Jeu en mosaïque des hétérochronies : variation et diversité chez les Pourtalesiidae (Échinides abyssaux), *Geobios* 12 (1989) 115–131.
- [6] B. David, B. Laurin, L'ontogénèse complexe du *Spatangium echinocardium cordatum* : un test des standards des trajectoires hétérochroniques, *Geobios* 24 (5) (1991) 569–583.
- [7] A. Devriès, Contribution à l'étude de l'ontogénèse de quelques formes d'échinides fossiles, *Publ. Serv. Carte géol. Algérie (n^{elle} sér.)* 5 (1960) 58–103.
- [8] J.-L. Dommergues, B. David, D. Marchand, Les relations ontogénèse-phylogénèse : applications paléontologiques, *Geobios* 19 (1986) 335–356.
- [9] I. Gordon, The development of the calcareous test of *Echinocardium cordatum*, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 215 (1926) 255–313.
- [10] S.J. Gould, Allometry in Pleistocene land snails from Bermuda : The influence of size upon shape, *J. Paleontol.* 40 (5) (1966) 1131–1141.
- [11] S.J. Gould, Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biol. Rev.* 41 (1966) 587–640.
- [12] S.J. Gould, Ontogeny and the explanation of form: an allometric analysis, in: D.B. Macurda (Ed.), *Paleobiological aspects of growth and development*, *Paleontol. Soc. Mem.* 2 (1968) 81–98.
- [13] S.J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge, UK, 1977.
- [14] M.L. Mc Kinney, Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection, *Palaeobiology* 10 (4) (1984) 407–419.
- [15] M.L. Mc Kinney, Ecological causation of heterochrony: a test and implications for evolutionary theory, *Paleobiology* 12 (1986) 282–289.
- [16] M.L. Mc Kinney, K.J. Mc Namara, L.G. Zachos, Heterochronic hierarchies : application and theory in evolution, *Hist. Biol.* 3 (1990) 269–287.
- [17] C.P. Klingenberg, Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny, *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 73 (1) (1998) 79–123.
- [18] J. Lambert, Etude sur quelques formes primitives de spatangides, *Bull. Soc. Hist. nat. de l'Yonne* 5 (73) (1920) 1–23.
- [19] K.J. Mc Namara, Heterochrony and phylogenetic trends, *Paleobiology* 8 (1982) 130–142.
- [20] K.J. Mc Namara, A guide to the nomenclature of heterochrony, *J. Paleontol.* 60 (1986) 4–13.
- [21] K.J. Mc Namara, The Role of heterochrony in the evolution of spatangoid echinoids, *Geobios* 12 (1987) 283–295.
- [22] D. Néraudeau, Ontogénèse, paléoécologie et histoire des *Hemiaster*, échinides irréguliers du Crétacé, thèse, université de Bourgogne, 1990.
- [23] D. Néraudeau, Transgressions – regressions and echinoid morphoclines, *Lethaia* 25 (1992) 219–220.
- [24] S.M. Reilly, E.O. Wiley, D.J. Meinhardt, An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena, *Biol. J. Linn. Soc.* 60 (1997) 119–143.
- [25] J. Rey, Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal), *Serviços geológicos de Portugal* 21 (1972) 470 p.
- [26] L. Savin, Note sur quelques échinides du Dauphiné et autres régions, *Bull. Soc. stat. Isère* 4 (6) (1902) 1–24.
- [27] F. Slack, G.R. Ruvkun, Temporal pattern formation by heterochronic genes, *Annu. Rev. Genet.* 31 (1997) 611–634.
- [28] M.L. Zelditch, W.L. Fink, Heterochrony and heterotopy: stability and innovation in the evolution of form, *Paleobiology* 22 (2) (1996) 241–254.
- [29] M.L. Zelditch, H.D. Sheets, W.L. Fink, Spatiotemporal reorganization of growth rates in the evolution of ontogeny, *Evolution* 54 (4) (2000) 1363–1371.