

**Les populations actuelles de *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse.
Implications paléontologiques**

par

**Annick BOULLIER (1), Jean-Henri DELANCE (2), Christian C. EMIG (3),
Jean-Loup d'HONDT (4), Danièle GASPARD (5), Bernard LAURIN (2)
(RCP 728 du C.N.R.S.)**

Abstract - Over 2000 living specimens of *Gryphus vitreus* (BORN) were collected by dredging and trawling during three cruises off Corsica (Mediterranean Sea). The species occurs at a depth of between 115 m and 200 m, and its sea-bed distribution depends upon bottom topography and hydrodynamic conditions. *Gryphus vitreus* defines a bathylittoral ecosystem with a distinctive biotope and biocoenosis readily distinguishable from the neighbouring circalittoral and bathyal biocoenoses.

Analysis of enzyme polymorphism (based on 16 units belonging to 5 enzym systems) reveals weak genetic differentiation between the three populations studied. The chemo-taxinomical study of total electrophoretograms reveals change in only one unit.

Considerable variations in the thickness of the tertiary shell layer was detected in the umbonal regions of both valves. In addition to "normal" punctuation, the shell was permeated by a network of micropunctae. The shells exhibit a quasi-isometrical growth pattern up to 25 mm in length, thereafter growth is allometric which causes significant changes in both longitudinal and transverse outlines. Appreciable variability was also recognised in the peduncular beak, the foramen, the posterior shell callus and in the nature and frequency of shell distortions. In large specimens the shape of the brachial loop is closely related to overall shell outline ; the most significant changes concern the development of the anterior tips of the transverse band.

Each population displays notable morphological homogeneity, but important differences were apparent between all the six populations studied, especially between those from the North and South of the study area. These differences seem to arise because of a flexibility in growth resulting from allometric development. The systematic and palaeoecological implications of this variability for fossil populations and species of Terebratulida are discussed, with particular reference to the validity of the Eocene genus *Eogryphus*.

Introduction

La térébratule *Gryphus vitreus* (BORN), qui forme en Méditerranée occidentale des peuplements importants, constitue un matériel approprié à l'analyse de la structure des populations de brachiopodes vivants et de leur variabilité biologique, écologique, microstructurale et architecturale. La finalité d'une telle appréhension, globale et pluridisciplinaire, des formes vivantes est de réunir des éléments permettant d'affiner l'approche métho-

dologique des brachiopodes fossiles aux plans de la structure des populations, de la taxinomie, de l'évolution et de l'utilisation paléocéologique.

Tenant compte des données obtenues au large de la Provence (Gautier & Picard, 1957 ; Falconetti, 1980) nous avons centré nos prospections autour de l'île de Corse. A partir du matériel collecté, les investigations ont porté principalement sur les rapports des populations avec l'environnement, le polymorphisme enzymatique, la variabilité morphologique externe et interne de la coquille et la microstructure. La discussion des résultats suggère des applications pour l'étude des populations fossiles.

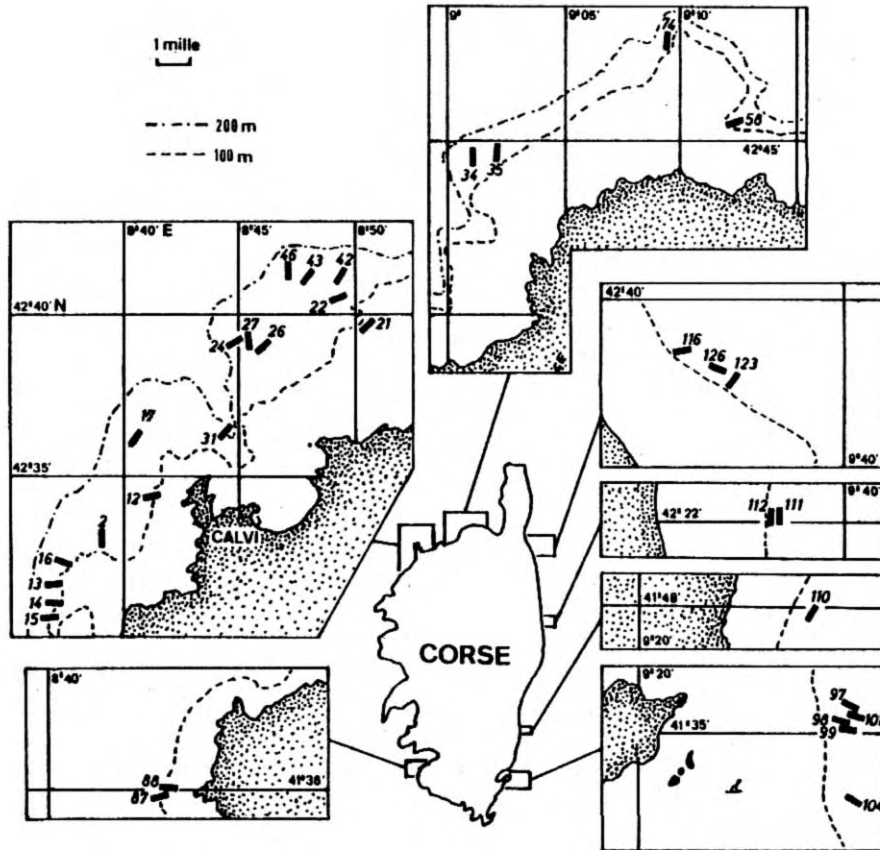


Fig. 1 - Localisation des stations corses de *Gryphus vitreus*.

MATERIEL ET METHODES

Trois campagnes (juin 1983, avril et juillet 1984), avec le navire CNRS "Catherine-Laurence", ont prospecté 130 stations, dont 35 ont révélé la présence significative de *Gryphus vitreus* (fig. 1). Au total plus de 2000 spécimens vivants ont été collectés par dragage, entre 115 et 200 mètres de profondeur. De plus, du matériel ancien (Quaternaire) et des sédiments ont été prélevés.

L'étude synécologique a été conduite par comparaison avec des données publiées antérieurement.

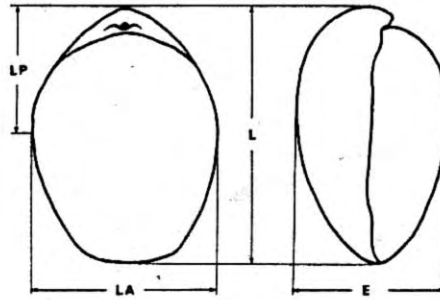


Fig. 2 - Dimensions de la coquille de *Gryphus vitreus*. L : longueur maximale ; LA : largeur maximale ; E : épaisseur maximale ; LP : position de la largeur maximale sur l'axe antéro-postérieur.

L'étude du polymorphisme enzymatique (sur des individus congelés au moment de la récolte), a porté sur la comparaison de cinq systèmes enzymatiques et d'électrophorogrammes totaux. Les extraits protéiques, à partir de broyats d'animaux entiers ont été centrifugés (à 10000t/mm durant 5 mn) et les protéines séparées par électrophorèse sur gels de polyacrylamide à gradient (24h de migration). Elles ont été colorées pour les estérases et la phosphoglucosomutase (méthode selon Guérin *et al*), la phosphatase acide (méthode de Shaw et Prasad), les amylases et la glucose-6-phosphate isomérase (méthode de Barker et Mulley). Les enregistrements densitométriques individuels de protéines totales ont été colorés préalablement au bleu de Coomassie. Les résultats sont exprimés en fonction de la Rf des fractions sur les gels.

Seuls les échantillons les plus abondants ont été retenus pour l'étude quantitative de la variabilité morphologique des coquilles. Quatre dimensions L, LA, E, LP ont été mesurées (fig. 2) et combinées dans les rapports et indices suivants : LA/L, E/L ; LP/L, $R = L/(LA \cdot E)^{1/2}$; gibbosité ($G=2E/L+LA$). Des caractères non dimensionnels ont été observés et codés : taille et forme du foramen, nature du support du pédoncule, déformations de la coquille. Ces variables ont fait l'objet d'un traitement statistique univarié (histogrammes de fréquences), bivarié (diagrammes de dispersion, corrélations) et multivarié par analyse factorielle des correspondances (Delance, 1973 ; Laurin, 1984) et classification automatique hiérarchisée. Pour cela, chaque dimension et indice a été codé selon une répartition en dix classes de façon à constituer un tableau de données homogène où chaque variable prend une valeur de 1 à 10. Les variables non dimensionnelles ont été introduites après codage comme variables supplémentaires dans l'analyse multivariée.

L'architecture interne de la coquille a été examinée sur 45 individus de taille variable rendant compte des modifications ontogénétiques (Boullier, 1976). L'appareil brachial a été observé à la loupe binoculaire et mesuré (longueur et largeur maximales, position des crura).

La microstructure a été étudiée au microscope électronique à balayage (MEB) sur des coquilles juvéniles et sur des fragments de coquilles adultes. La face interne des valves de coquilles jeunes et de fragments a été observée à l'état naturel ou après passage à l'hypochlorite de sodium. Des sections polies ont été fixées au glutaraldéhyde à 3% et attaquées au RDO à 25% et à 12,5% pendant quelques secondes (certaines préparations ont été deshydratées par la méthode du point critique).

SYNECOLOGIE DES FONDS A *GRYPHUS VITREUS*

Autour de la Corse les fonds à *Gryphus vitreus* dessinent une zone horizontale dont les limites bathymétriques varient entre 115-125 mètres (parfois 90 m) et 140-200 mètres englobant le rebord du plateau continental (situé entre 120 m et 175 m). La largeur de cette zone (de quelques centaines de mètres à plus de 4 kilomètres) est directement déterminée par la physiographie

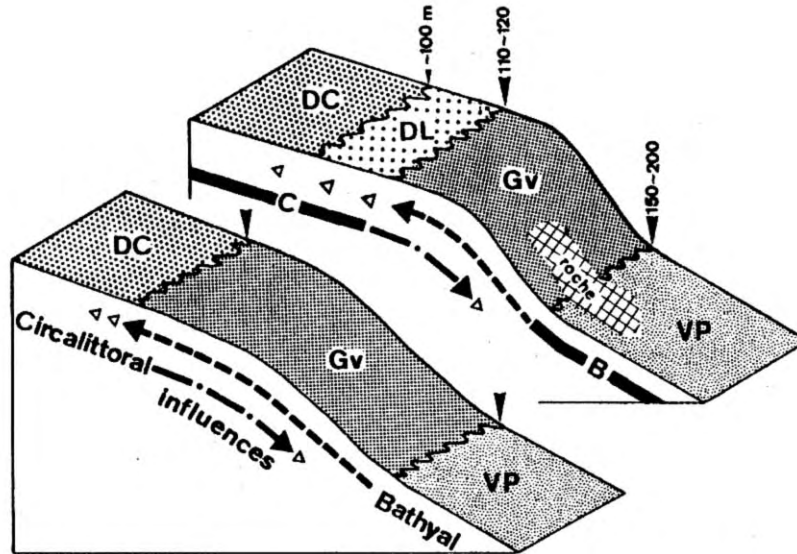


Fig. 3 - Localisation de l'écosystème bathylittoral (biocénose à *Gryphus vitreus* GV). DC : détritique côtier ; DL : détritique du large ; VP : vases profondes.

et par les conditions hydrodynamiques qu'elle induit (Emig, 1985a).

Les fonds à *Gryphus vitreus* sont limités sur le plateau continental par les biocénoses circalittorales du détritique côtier (DC) ou du détritique du large (DL) et en profondeur, sur la pente continentale, par la biocénose des vases profondes (VP) bathyales (fig. 3). Ils se rattachent à un écosystème bathylittoral (Emig, 1985a,b) qui se définit ainsi : 1) Le biotope est caractérisé par un sédiment détritique, assez bien classé (il n'a pas été observé de différence significative dans la granulométrie d'une station à l'autre) contenant une forte proportion de petits substrats durs, par un hydrodynamisme constant d'intensité moyenne s'atténuant en profondeur, par de faibles variations annuelles de température et de salinité et par une influence du système phytal, présence de l'algue chlorophycée *Ostreobium* dans de nombreuses coquilles (Fredj & Falconetti, 1977). 2) La biocénose à *Gryphus vitreus* est formée de stocks faunistiques caractéristiques (notamment pour les annélides polychètes et mollusques) d'espèces inféodées à des petits substrats durs (Di Geronima et al., 1977 ; Falconetti, 1980 ; Emig, 1985a) ; elle se caractérise également par sa richesse relative en espèces et individus. Quel que soit la configuration du fond, l'influence des biocénoses voisines, circalittorales ou bathyales, reste limitée, bien que l'installation d'espèces circalittorales sur les fonds à *Gryphus* soit favorisée par le substrat détritique et l'hydrodynamisme. La place de l'écosystème, dont fait partie la biocénose à *Gryphus vitreus*, dans l'étagement benthique a été discutée par l'un de nous (Emig, 1985a). D'un côté il ne peut être placé dans l'étage circalittoral, de l'autre il est marqué par une relative indépendance vis-à-vis de l'étage bathyal, bien qu'il soit soumis aux influences de l'un et de l'autre. Par ailleurs, sa limite inférieure est proche de celle du système phytal. En conséquence cet écosystème est qualifié de bathylittoral sans donner à ce terme une signification d'étage.

APPROCHE BIOCHIMIQUE DE LA VARIABILITE INTRASPECIFIQUE

Les représentants de trois populations de *Gryphus vitreus* ont fait l'objet d'une comparaison portant sur 14 bandes relevant de 5 systèmes enzymatiques (Tableau 1). Ces populations ne montrent, de ce point de vue, qu'un seul phénotype et donc un seul allèle pour les amylases, un nombre de fractions

élevé pour la phosphatase acide (5 bandes reconnues) et un polymorphisme pour les estérases (8 bandes dont 7 communes). Il n'apparaît aucune bande pour la glucose-6-phosphate isomérase ni pour la phosphoglucomutase. Les résultats montrent également deux phénotypes pour les estérases : la population la plus occidentale analysée présentant une bande 3 supplémentaire. Les électrophorogrammes totaux n'ont révélé que deux bandes protéiques nettes. Pour l'une d'elles, la valeur de Rf varie légèrement d'une station à l'autre.

ETUDE DE LA VARIABILITE MORPHOLOGIQUE Analyse morphologique des coquilles

L'étude a porté sur sept échantillons provenant (fig. 1) du large de Calvi (n°s 26,31,34,74) et du Sud-est de l'île entre Porto-Vecchio et Solenzara (n°s 98,104,111), soit 1157 individus vivants. A l'exception du n° 31, les stations ont été explorées à l'aide d'une drague Charcot-Picard. L'échantillon 31 provient du relèvement d'un filet de pêche échoué sur le fond depuis peu d'années.

Caractères dimensionnels (fig. 4)

-Etude de la croissance. Elle a pour base l'échantillon n° 31 (Calvi 3) qui offre un large éventail de tailles ($3,0 \text{ mm} < L < 29,4 \text{ mm}$). Les 277 coquilles

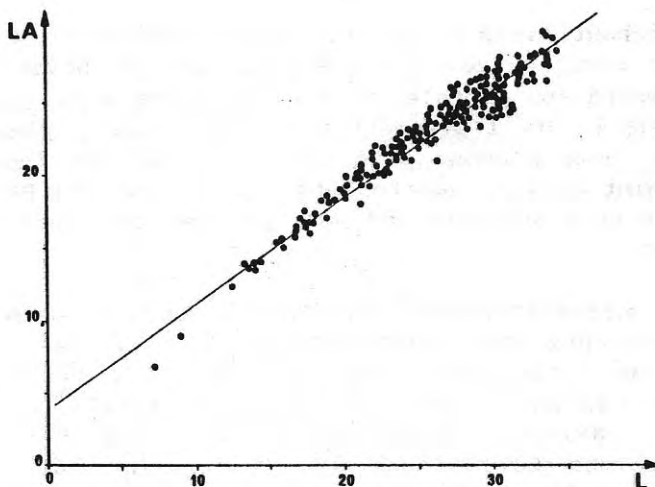


Fig. 4 - Dispersion de la largeur (LA) en fonction de la longueur (L).
Population de *Gryphus vitreus* de Porto-Vecchio 1 (station 98).

étant fixées par leur pédoncule au filet, ce lot n'a subi aucun tri, il est représentatif pour l'étude de l'ontogenèse. Les plus grands individus ne dépassent pas la taille de 29,3 mm alors que celle-ci atteint 38,3 mm et 40,5 mm (Tableau 2) dans les deux autres lots de Calvi (stations 34 et 26). Il s'agit vraisemblablement d'une population récente, en cours de développement.

La distribution des tailles est unimodale, non gaussienne en raison d'une légère asymétrie : les coquilles de longueur inférieure à 4,5 mm sont en déficit important tandis que celles comprises entre 4,5 et 8 mm sont en fort excédent numérique. Chez les brachiopodes articulés vivants de dimensions comparables, il est rare de trouver une telle distribution des tailles. Habituellement, en fonction de la (ou des) période(s) de reproduction, les histogrammes sont soit nettement asymétriques, avec le mode situé vers les plus pe-

tites tailles (immédiatement après la fixation des larves), soit bimodaux avec un mode dans les grandes tailles (Thayer, 1975 ; Rickwood, 1977 ; Doherty, 1979 ; Stewart, 1981).

Les corrélations entre les dimensions sont très élevées (e.g. : $r=0,995$ pour L-LA et L-E), bien que la géométrie de la coquille se modifie avec l'âge. Le contour dorsal, subcirculaire jusqu'à une taille de 10 mm environ, s'allonge ensuite progressivement : à l'origine la largeur représente 92% de la longueur, ce pourcentage tombe à 85% chez les coquilles de 25 mm. La croissance en épaisseur suit un cheminement inverse : les valves se bombent progressivement jusqu'à 10 mm environ ; au-delà les fluctuations de l'épaisseur relative, deviennent moindres.

Dans les autres lots (Calvi 1 et 2 ; Porto Vecchio 1 et 2) la présence significative de grands individus ($30 < L < 41$ mm) fait apparaître une allométrie de croissance sensible à partir de 20 mm environ (fig. 4). Au cours de cette dernière phase de l'ontogénèse, les variations individuelles s'expriment plus largement, aboutissant à des coquilles de forme soit pentagonale allongée, soit nettement plus transverse. L'ensemble de la transformation ontogénétique est bien modélisé par les variations de l'indice de gibbosité (G) qui exprime l'allongement relatif de la coquille. Quoique la corrélation entre G et L soit toujours élevée ($r_{G-L}=0,67$ à $0,81$ suivant les lots), la valeur de G change avec la taille. De $0,48$ pour une coquille de 5 mm, elle passe à $0,72$ pour une taille de 35 mm. Dans tous les échantillons, les variations de G sont exprimées par une régression linéaire (e.g. : $G=0,08L + 4,37$ dans la population de Calvi 1).

- **Comparaison des échantillons** (fig. 5). L'homogénéité de chacun des lots ayant été statistiquement vérifiée par les analyses uni- et bivariées, nous avons pu procéder à leur comparaison globale par des analyses multidimensionnelles. Afin de minimiser les effets de l'allométrie de croissance, plus ou moins accusés d'un lot à l'autre, nous n'avons pris en compte que les individus plus grands que 20 mm. De ce point de vue, quatre lots (Calvi 1 et 2 ; Porto Vecchio 1 et 2) présentant des effectifs adéquats ont été traités par analyse factorielle des correspondances (AFC).

Cette technique présente l'avantage notable de permettre la projection directe et concomitante des observations (i.e. : les individus) et des variables sur les axes factoriels calculés. Ici les trois premiers facteurs extraits de l'AFC expriment 79% de l'inertie totale de la distribution, c'est-à-dire de la variation morphologique prise en considération. Sur les projections, les points-observations se répartissent sur l'axe 1 (48,2% de l'inertie) en fonction des variations, d'une part des rapports LA/L et LP/L,, d'autre part de la gibbosité (G). La contribution la plus importante est celle de LA/L (58,3%). Sur le deuxième axe, R et E/L s'opposent avec des contributions sensiblement égales en valeurs absolues. Le troisième axe (13,8%) est surtout déterminé par LP/L, accessoirement par LA/L (dans le sens opposé). Sur le premier plan factoriel, les individus forment un seul nuage qui traduit l'homogénéité d'ensemble des quatre populations (fig. 5). Toutefois, on observe une tendance au regroupement des coquilles de Calvi dans la moitié droite de la projection et de celles de Porto-Vecchio dans la moitié gauche.

Une classification ascendante hiérarchique, effectuée à partir de l'AFC, corrobore ce résultat, les individus de ces deux régions étant majoritairement répartis en deux classes distinctes. Les *Gryphus* de grande taille ($L > 30$ mm) étant significativement plus abondants dans les stations de Calvi, cette tendance au clivage en deux groupes illustre les différenciations morphologiques précédemment mises en évidence. En fait, les différences observées entre ces quatre stations résultent essentiellement de l'état de maturité des coquilles.

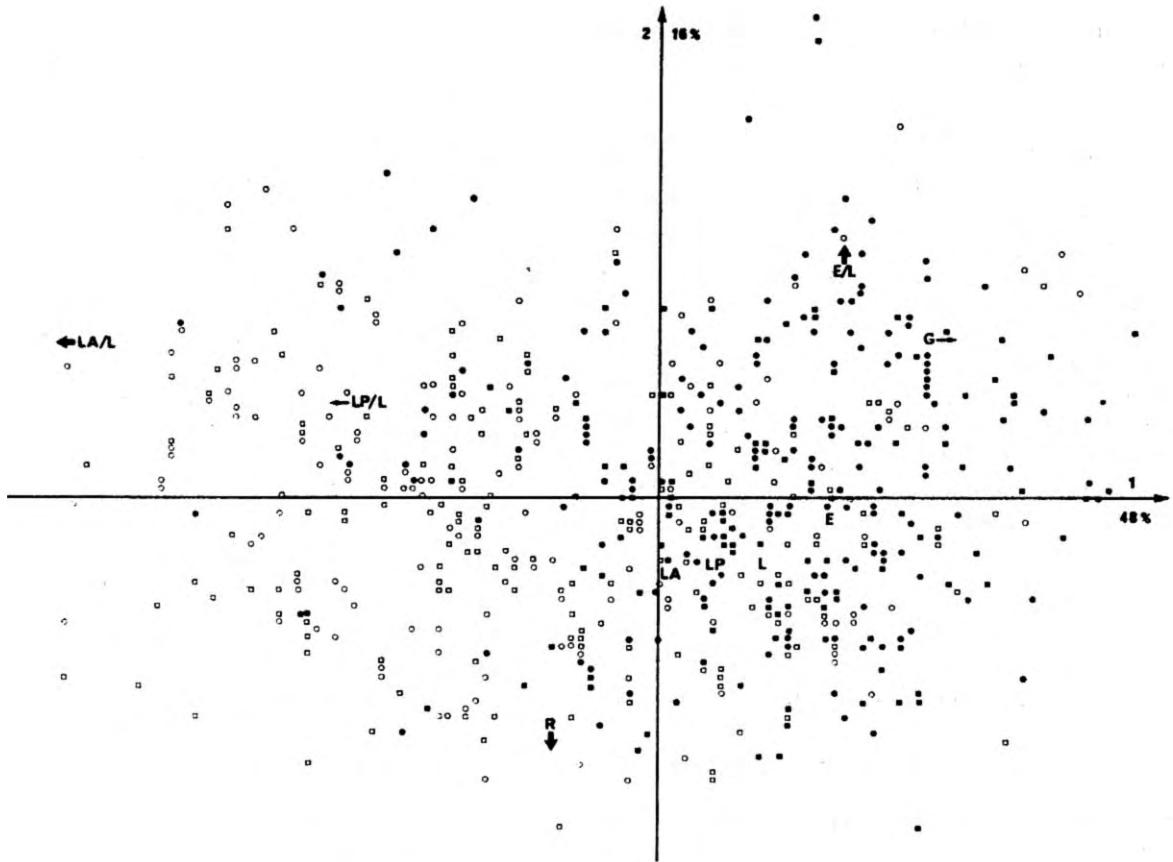


Fig. 5 - Projection des individus et des variables sur les deux premiers axes de l'AFC. L'épaisseur des flèches est proportionnelle aux contributions des variables sur les axes. Cercles ouverts : Porto Vecchio 1 ; cercles noirs : Calvi 2 ; carrés ouverts : Porto Vecchio 2 ; carrés noirs : Calvi 1.

Caractères non dimensionnels

- **Foramen.** Trois types de foramen, correspondant à deux formes d'umbo, ont été reconnus : (a) Foramen large : diamètre 2,2 mm, contour ovale à circulaire, marginé et parfois labié. Il s'ouvre à l'extrémité d'un bec assez court, trapu, dressé ("erect"). C'est le type le moins fréquent (14,2% de l'ensemble des individus). (b) Foramen moyen : diamètre compris entre 1,5 et 2,2 mm, contour ovale à circulaire, le plus souvent marginé, rarement labié. Il tronque le même type de bec que le précédent. Des callosités apicales internes réduisent fréquemment son diamètre intérieur. C'est le type le plus largement répandu dans toutes les populations (68,5%). (c) Foramen petit : diamètre 1,5 mm, contour généralement circulaire, peu ou pas marginé. Il se rencontre lorsque le bec est relativement allongé, incurvé à fortement incurvé, lesté de callosités internes (Rudwick, 1965). Sa fréquence est assez constante (16,4% en moyenne).

Ces types de foramen ne sont liés ni au contour général des coquilles, ni à leur gibbosité ; leur différenciation semble se produire seulement vers la fin de la croissance : à de rares exceptions près, il n'existe que le type moyen chez les individus de taille inférieure à 20 mm.

Dans chaque échantillon, quelques individus ont leur foramen complètement bouché par une excroissance de la couche prismatique ou obstrué par un bryzoaire encroûtant. Bien que ces individus ne représentent que 1,6% de l'ensemble, on peut considérer qu'ils traduisent une capacité de l'espèce *Gryphus vitreus* à vivre librement sur le fond.

- **Support du pédoncule.** Les *Gryphus* se fixent à parts sensiblement égales sur deux types de supports : débris rocheux nus ou encroûtés d'algues et restes d'organismes fragmentés ou entiers. Parmi ces derniers, les *Gryphus* (morts et vivants) et les bivalves dominent sur les autres organismes : petits gastropodes, dentales, bryozoaires, coraux solitaires, tubes de serpules et radioles d'oursins. Dans les stations de Calvi 1 et 2, la fixation sur *Gryphus* (essentiellement des débris de valves) apparaît plus fréquente.

- **Déformations de la coquille.** Des déformations se rencontrent dans toutes les populations, plus fréquemment dans les stations où un pourcentage important de coquilles sont recouvertes par des épizoaires (essentiellement des bryozoaires). Le type habituel est un gauchissement plus ou moins accentué de la coquille entraînant une asymétrie faible ou marquée. Ces déformations affectent moins fréquemment les commissures frontale et latérales. Un sillon longitudinal (médian ou latéral) peut même se dessiner sur une ou les deux valves. Toutes ces altérations apparaissent préférentiellement sur les coquilles pentagonales allongées de taille supérieure à 25 mm.

L'introduction de ces trois caractères non dimensionnels dans l'AFC n'a entraîné aucun changement notable des résultats.

Analyse des variations des structures internes (fig. 6-8)

Boucle brachiale

- **Croissance du brachidium.** Les premiers stades observés (LVB=4 mm) dans l'ontogénie de l'appareil brachial de *Gryphus vitreus* sont constitués par deux crura, inclinés vers le centre de la coquille, et deux branches arquées (fig. 6; 1 et 2). Les deux branches se rejoignent en un ruban arrondi vers l'avant et faiblement concave ventralement (LVB=5 mm). Une légère ondulation s'ébauche ensuite au milieu de la bandelette transverse. Ces boucles immatures, reconnues dans des coquilles de 5 à 10 mm environ, se caractérisent par des côtés parallèles, des crura en position médiane ($a/Lb=0,52$), une bande transverse étroite, arrondie à l'avant, à peine ondulée.

A partir de 13 mm de longueur maximale (LVB=12 mm), la boucle brachiale totalement constituée atteint 3 mm. La branche transverse, devenue plus anguleuse à l'avant, reste encore étroite avec deux petits replis s'esquissant à son bord antérieur (fig. 6 : 6 et 7). Elle s'épaissit progressivement au cours de la croissance, on en distingue aisément les stries d'accroissement (fig. 6 : 8 à 13). Dans ces stades, le brachidium s'étend uniquement sur le quart de la longueur de la valve.

- **La boucle brachiale adulte et ses variations.** La forme de l'appareil brachial adulte est triangulaire, plus large dans les coquilles pentagonales transverses. Cependant, des coquilles de contour identique peuvent renfermer des boucles de forme et de longueur différentes (fig. 7 : 2 et 3). Les bases crurales sont mal différenciées, dessinant d'abord un petit bourrelet sous l'extrémité interne des plaques cardinales. Elles développent ensuite deux sortes de tiges passant brusquement aux processus cruraux, en forme de pointes plus ou moins effilées et inclinées l'une vers l'autre. Elles se situent vers le tiers antérieur de la boucle ($a/Lb=0,63$). La bandelette transverse est toujours large, en forme d'arche avec un repli médian s'élargissant vers l'avant. Deux petits plis latéraux apparaissent plus ou moins précocement à la marge antérieure (fig. 7 : 1). La boucle brachiale occupe environ le tiers de la longueur de la valve. L'étude de sa variation ontogénique montre qu'elle est plus longue dans les exemplaires âgés, donnant une courbe légèrement disharmonique (fig. 8). Sa largeur relative varie également : de 17% dans les stades juvéniles, elle atteint 22% chez les plus grands individus. La largeur de la boucle augmente

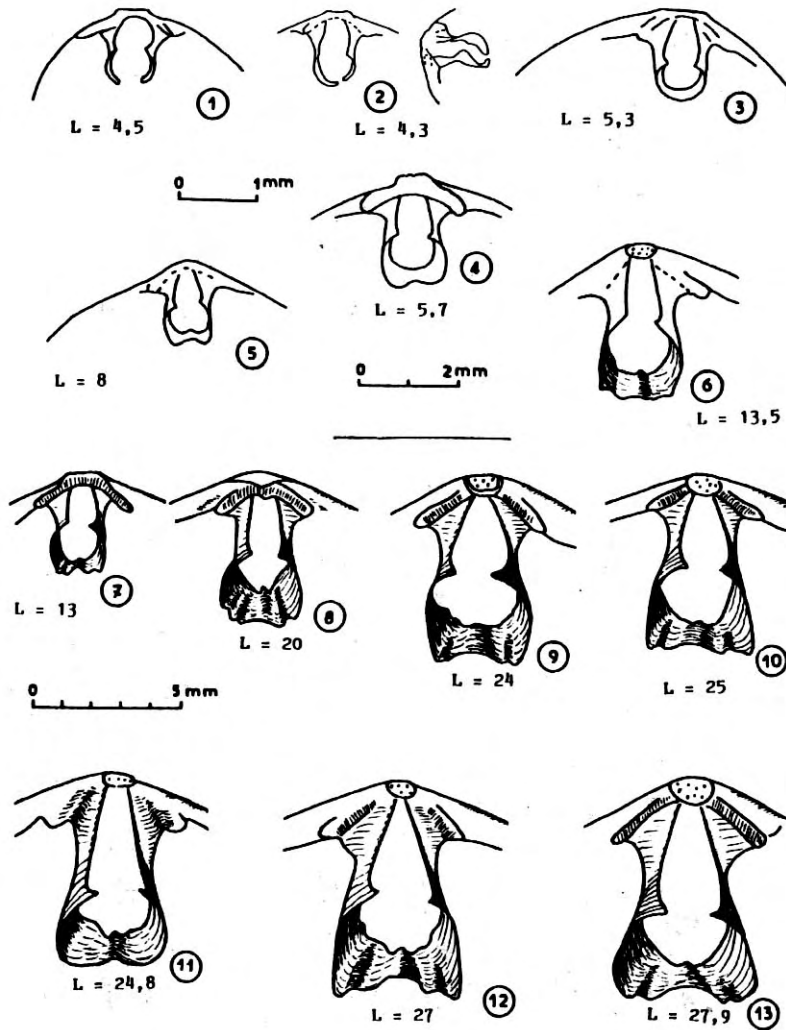


Fig. 6 - Aspects de la boucle brachiale au cours de la croissance chez *Gryphus vitreus* de Corse. 1 : sommet de la valve brachiale avec boucle incomplète. 2 : autre exemplaire en vues ventrale et latérale. 3-5 : boucles complètes, immatures. 6-7 : boucles matures dans les formes juvéniles. 8-13 : variabilité dans la position et l'acuité des crura, dans l'épaisseur et les extrémités antérieures de la bande transverse (L : longueur de la coquille, en mm).

ainsi plus vite que celle de la coquille au-dessus d'une taille de 20,5 mm.

Insertions musculaires

Le processus cardinal, aplati dans les jeunes exemplaires, devient élevé à ovulaire chez l'adulte. Sa surface est rugueuse et il décrit à son sommet une crête semi-circulaire épaissie à l'avant ; il peut aussi présenter un aspect trilobé. Les plaques cardinales externes triangulaires sont assez minces, horizontales à faiblement inclinées vers le plan de symétrie. Les empreintes des muscles diducteurs et adducteurs ont un dessin ovulaire, leur longueur ne dépasse pas le quart de celle des valves. Elles sont profondément creusées dans les coquilles âgées. Nous n'avons pas observé de véritable myophragme au niveau de l'umbo dorsal.

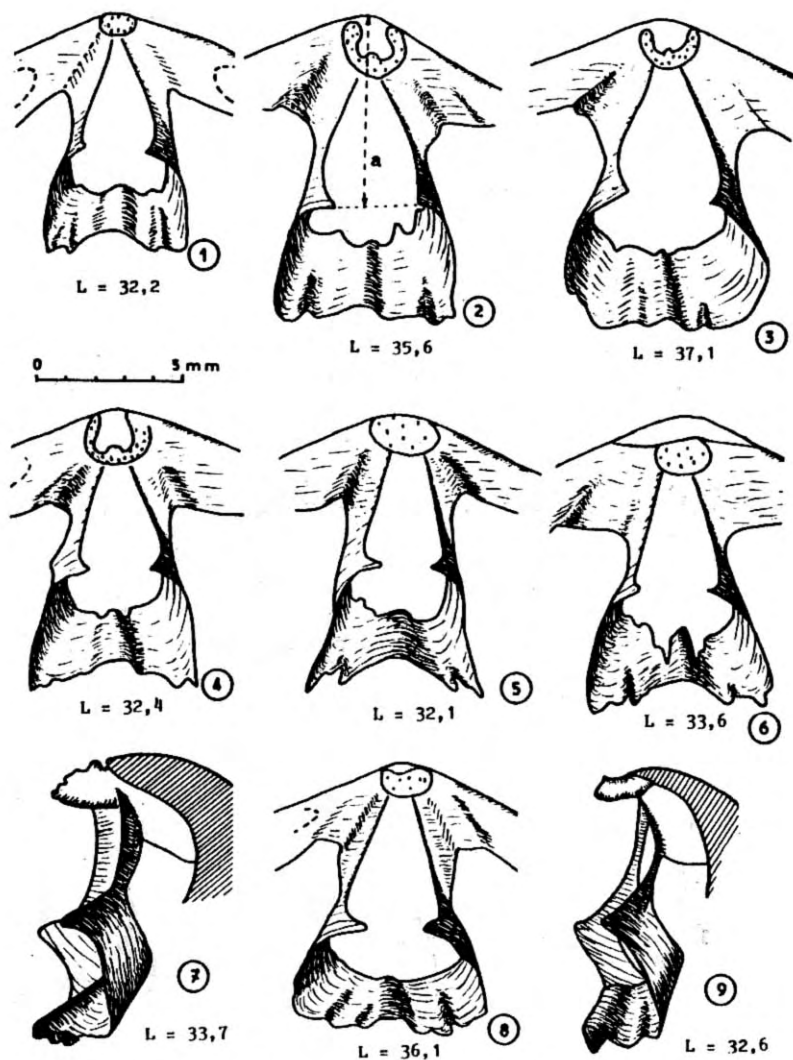


Fig. 7 - Divers aspects de la boucle brachiale de *Gryphus vitreus* (en vue ventrale); exemplaires adultes provenant du Banc de Magaud (Iles d'Hyères) et de Corse (8-9). Processus cardinal développé en gouttière (2-4) ; bande transverse à extrémités arrondies (3,8), pointues (4) ou déchiquetées (5-6); vue latérale montrant l'importance du processus cardinal, la forme triangulaire des crura, la largeur et l'ondulation de la bandelette transverse (7-9) (L : longueur de la coquille en mm).

Comparaison

Bien caractérisée par sa forme triangulaire et sa large bandelette transverse, la boucle de *Gryphus vitreus* se distingue nettement de celles d'autres Térébratulidés actuels tels *Dyscolia* (FISCHER & OEHLERT), à boucle plus élargie et branche transverse plus fine, ou *Liothyrella* (THOMSON) à boucle plus élancée et branche transverse amincie. *Dallithyris* (MUIR-WOOD) et *Dysedrosia* (COOPER) portent un brachidium plus trapu mais avec une large branche transverse voisine de celle de *Gryphus*. Un cas plus discutable se présente avec les genres *Xenobrochus* (COOPER) et *Acrobelesia* (COOPER) qui regroupent des formes de très petites tailles et qui possèdent un appareil brachial très semblable à celui des individus immatures de *Gryphus vitreus*.

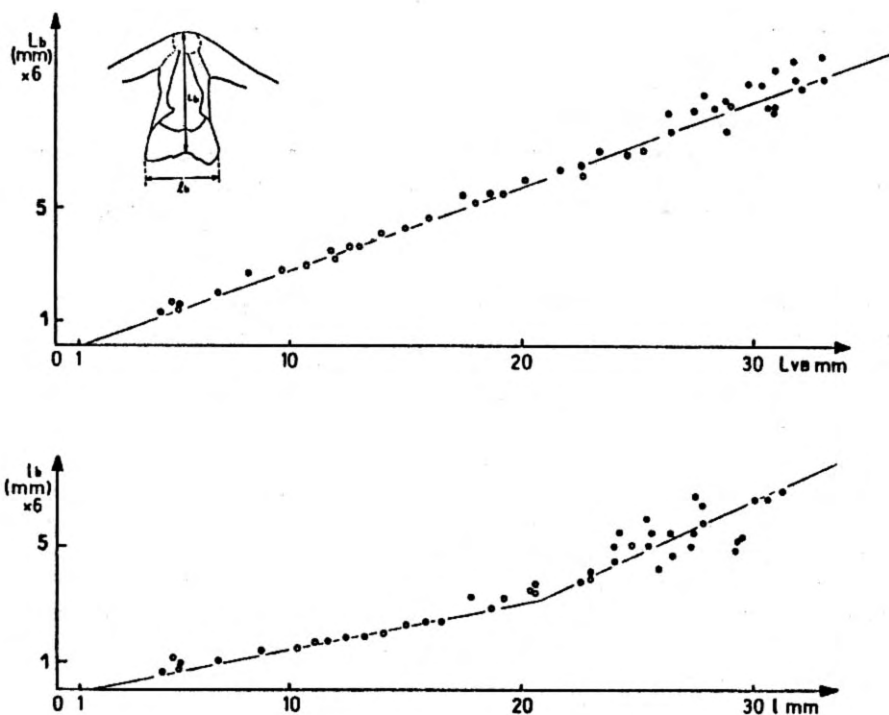


Fig. 8 - Dimensions de la longueur du brachidium (L_b) en fonction de la longueur de la valve brachiale (LVB) et de la largeur de la boucle (l_b) en fonction de la largeur de la coquille (l) chez *Gryphus vitreus*. Cercles : spécimens provenant de divers dragages de Corse ; points : spécimens provenant du Banc du Magaud (Iles d'Hyères).

MICROSTRUCTURE Les couches calcitiques

A l'exception de l'exosquelette organique, non analysé ici, la structure de la coquille de *Gryphus vitreus* en trois couches calcitiques (pl. 1: fig. 1) est très proche de celle de *Liothyrella* cf. *neozelanica* (cf. Mackinnon & Williams, 1974), de *Dallithyris murrayi* (cf. Gaspard, 1976) et de *G. sphenoides*.

-La couche primaire est mince, granuleuse, composée d'éléments sensiblement perpendiculaires à la surface de la coquille. Des stries d'accroissement la recoupent obliquement (pl. 1: fig. 2). L'émergence de la couche primaire au bord interne présente un aspect finement granuleux (pl. 1: fig. 9), lié à l'existence de villosités encore nombreuses à la surface active des cellules épithéliales sécrétrices (Williams, 1977).

-La couche secondaire fibreuse est en contigüité avec la précédente, son épaisseur est à peine supérieure à celle-ci vers le milieu de la coquille. Elle est faite d'unités peu inclinées ou parallèles à la surface, passant brusquement à des prismes à une certaine distance du bord interne (pl. 1: fig. 11), en réponse à des modifications du régime sécréteur des cellules. Ces unités fibreuses réapparaissent en certaines circonstances : il en résulte une alternance, en épaisseur, de bandes fibreuses et prismatiques (pl. 1: fig. 7).

Les fibres sont entourées chacune d'un fourreau protéique, sécrété en même temps que son contenu par une cellule épithéliale (pl. 1: fig. 6) dont on retrouve l'empreinte à l'extrémité de la fibre. Les stries d'accroissement marquent les positions successives de cette extrémité ; elles sont plus visibles à la partie proximale (pl. 1: fig. 3). Les extrémités fibreuses, comme les fibres juvéniles dans leur totalité, présentent un aspect granuleux (semblable à

celui de la couche primaire). Ainsi, un examen détaillé montre que les fibres sont moins lisses et homogènes qu'il n'y paraît de prime abord. Le granule est l'élément de base de la sécrétion carbonatée (Gaspard, 1986). Les fibres apparaissent comme le résultat d'une organisation complexe et hiérarchisée (Gaspard, 1985a) : un niveau élémentaire correspond au dépôt de granules (pl. 1: fig. 2-3) ; un niveau intermédiaire est l'agencement des granules par couches d'accroissements séparées les unes des autres par des stries (pl. 1: fig. 4-5) ; un niveau supérieur correspond à la formation d'une fibre par accrétions successives.

-La couche tertiaire prismatique est responsable de l'épaississement de la coquille de façon notoire dans sa portion postérieure (callosités). Elle se distingue de la couche secondaire par la disposition de ses éléments qui restent en continuité avec les fibres tout en étant orientés perpendiculairement. Ceci résulte de changements dans le régime sécréteur des cellules épithéliales induisant la disparition des fourreaux protéiques. La sécrétion calcitique n'est plus alors canalisée obliquement et le dépôt s'effectue en épaisseur, sous forme de prismes de tailles diverses. Les extrémités proximales des prismes dessinent une mosaïque à motifs polygonaux irréguliers (pl. 1: fig. 8 et 11). En certaines régions (pourtour des empreintes musculaires, collier pédonculaire, charnière, brachidium,...) les prismes bien alignés sont relayés par des fibres. Ailleurs (au sein des insertions musculaires) la couche prismatique devient méconnaissable par suite des résorptions dues à l'ancrage des muscles. En section, notamment sur les valves pédonculaires, la coquille est formée, dans ses portions postérieure et médiane, d'une alternance irrégulière de lits fibreux et prismatiques, ces derniers étant prépondérants en épaisseur (pl. 1: fig. 7). Les prismes, comme les fibres, présentent des lignes d'accroissement se correspondant d'un élément à l'autre (pl. 1: fig. 4, 5, 12). Entre les stries élémentaires apparaissent des granules allongés (1 μm de long), de taille proche des granules de la couche primaire (fig. 12), bien alignés et étroitement serrés.

Les ponctuations

Deux réseaux de ponctuations traversent les trois couches calcitiques de la coquille. Le premier est formé d'éléments (10 μm environ de diamètre) s'intercalant entre prismes et fibres ; il est caractéristique de tous les Térébratulidés et son rôle précis fait encore l'objet de discussions (Owen & Williams, 1969 ; Curry, 1983a,b). Le second réseau (Gaspard, 1973, 1978) est constitué de ponctuations plus fines (1 μm environ de diamètre) matérialisées à la surface interne des valves par des petits trous situés au fond de petites dépressions entourées de rainures radiales (pl. 1: fig. 8,10). Mackinnon & Williams (1974) avaient observé ce dispositif et l'avaient interprété comme les marques d'attaches du manteau. Mais le fait que ces microponctuations traversent entièrement fibres et prismes (pl. 1: fig. 8-10) contredit cette interprétation de la structure ; la fonction de ce second réseau reste à découvrir.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les quelques 2000 *Gryphus vitreus* vivants recueillis autour de la Corse mettent en lumière plusieurs constantes de la structure des populations et de l'espèce. Certaines d'entre elles ont des implications paléontologiques. L'étude comparative des échantillons fait ressortir globalement la forte homogénéité et la nette stabilité de l'espèce. Ceci ne signifie pas que toutes les populations de *Gryphus vitreus* soient semblables, voire identiques. Elles possèdent leurs particularismes dans la composition, l'architecture squelettique interne et externe, et le polymorphisme enzymatique. Toutes ces spécificités sont cependant incluses dans un continuum de variabilité biologique qui cir-

conscrit l'espèce. Ce phénomène, qui est loin d'être rare, doit rester à l'esprit du taxinomiste et inciter à revoir et nuancer les critères de diagnose d'espèces et de genres actuels et fossiles (dont *Gryphus*).

Installés sur la pente continentale (entre 115 et 200 m de profondeur), dans une ambiance écologique bien déterminée, les peuplements de *Gryphus vitreus* caractérisent un écosystème bathylittoral soumis à l'influence des biocénoses qui l'encadrent. Ces données écologiques constituent les prémisses d'une analyse de la distribution des espèces fossiles de ce genre.

L'analyse de la microstructure de la coquille (au MEB) montre que les unités élémentaires de la sécrétion carbonatée sont des granules. Elle révèle que la couche tertiaire, responsable des épaisissements de la coquille, peut consister en une alternance irrégulière de lits fibreux et prismatiques. Enfin, elle met en évidence le développement, à côté du réseau de punctuations classique des Térébratulidés, d'un réseau de micropunctuations traversant fibres et prismes. Des observations similaires ont été faites sur des coquilles subactuelles très abîmées, appartenant vraisemblablement à la même espèce, ainsi que sur des spécimens de la petite espèce fossile *Gryphus minor* (Pleistocène d'Italie).

L'étude quantitative de la variabilité interne et externe des coquilles de *Gryphus vitreus* montre que :

1- Il n'y a pas de rapport fonctionnel direct entre la valeur du coefficient de variabilité (d'un paramètre) et le degré d'homogénéité de l'échantillon. L'amplitude des variations dépend directement, en fait, de l'intervalle de tailles utilisé ; aussi la valeur du coefficient (de variabilité) peut-elle fluctuer notablement d'un échantillon à l'autre (Tableau 2).

2- Une importante variation individuelle se surimpose aux transformations allométriques chez les coquilles matures. Cette augmentation de la variabilité avec la taille conduit à situer les variants morphologiques, identifiés dans le déroulement des processus ontogéniques. Des coupures taxinomiques ne peuvent donc être envisagées qu'après avoir testé statistiquement l'ensemble des caractères. De ce point de vue, la plus grande réserve s'impose lorsque l'on ne dispose que de lots fossiles d'effectifs très réduits où manifestement toutes les phases du développement n'ont pas été archivées. L'étude des populations de *Gryphus vitreus* inclinerait à adopter, sur le plan taxinomique, plutôt une attitude de réunisseur ("lumper") qu'une attitude de diviseur ("splitter"), sans que, pour cela, la finesse de l'analyse morphologique en soit occultée.

3- L'étude du crochet pédonculaire de *Gryphus vitreus* a mis en évidence la coexistence, en des proportions différentes, de trois types de foramen dans chacune des populations corses. La valeur taxinomique discriminante accordée par certains auteurs à ce caractère doit être sérieusement remise en question, au moins chez les Térébratulidés. C'est ainsi que la validité du genre éocène *Eogryphus* (HERTLEIN, 1944), principalement différencié de *Gryphus* par la petite taille du foramen semble fortement contestable. Récemment d'ailleurs, Cooper a suggéré, sur d'autres caractères, le rattachement de *Eogryphus* aux Térébratellidés. Cet exemple illustre bien les dangers, particulièrement pour les groupes fossiles, d'une systématique reposant sur la juxtaposition de caractères morphologiques sans tenir compte de leurs rapports architecturaux, ni de leurs modifications au cours de la croissance.

4- La coexistence de trois types différents de foramen dans tous les échantillons examinés, traduit la souplesse d'adaptation de cette espèce dans ses rapports avec le substrat : coquilles sessiles ou reposant librement sur le fond. Ce cas, rencontré chez d'autres Térébratulidés actuels (Richardson, 1981) et fossiles (Delance, 1972) incline à observer une grande prudence dans

l'interprétation morphofonctionnelle des caractères des brachiopodes fossiles et leur utilisation paléoécologique.

5- Parmi les structures internes, les seules variations notables sont celles de l'épaisseur de la branche transverse, de ses terminaisons et de l'importance de sa crête médiane ; au contraire crura et processus cardinal sont assez constants. Aussi est-il conseillé, dans les diagnoses génériques, de ne pas accorder une importance exagérée aux variations de la boucle. Les changements induits par les phénomènes de croissance - comme l'élargissement de la boucle - ne sont pas sans conséquences pour les études de formes fossiles : ils doivent faire l'objet d'analyses approfondies avant d'étayer des hypothèses écologiques ou phylogéniques. Bien que nous ne prétendions pas avoir dressé un tableau exhaustif de la structure de *Gryphus vitreus*, les informations que nous apportons dans des domaines différents de la biologie et de l'écologie montrent l'intérêt d'une telle approche interdisciplinaire. Les conclusions auxquelles nous avons abouti soulignent combien le développement de travaux biologiques et écologiques sur les brachiopodes actuels est utile et nécessaire pour progresser dans la compréhension des taxons fossiles.

Remerciements

Ce travail a été accompli dans le cadre de la RCP 728 du Centre National de la Recherche Scientifique (C.N.R.S.). Nos remerciements vont également au capitaine et à l'équipage du N/O "Catherine Laurence" pour leur assistance lors des campagnes de dragage.

Références

- BOULLIER A. 1976 - Les Térébratulidés de l'Oxfordien du Jura et de la bordure sud du Bassin de Paris. Ann. Scient. Univ. Besançon, 3è sér., 27 : 1-457.
- COOPER G.A. 1983 - The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to Recent : a study of the brachidia (loops). Smiths. Contr. Palaeobiol., 50 : 1-445.
- CURRY G.B. 1982 - Ecology and population structure of the Recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland. Palaeontology, 25, 2 : 227-246.
- CURRY G.B. 1983 - Microborings in recent brachiopods and the functions of caeca. Lethaia, 16, 2 : 119-127.
- CURRY G.B. 1983 - Brachiopod caeca - a respiratory role ? Lethaia, 16, 4 : 311-312.
- DELANCE J.H. 1972 - Les callosités internes chez les Zeilleriacea (Terebratulida, Brachiopoda). 24è Congrès géol. international, 1, 7 Paléont. : 8-14.
- DELANCE J.H. 1974 - Zeilleridés du Lias d'Europe occidentale (Brachiopodes). Systématique des populations, phylogénie, biostratigraphie. Mém. Géol. Univ. Dijon, 2, : 1-406.
- DI GERONIMO I., FALCONETTI C. & FREDJ G. 1977 - Quelques aspects et problèmes posés par la faune malacologique des fonds à *Gryphus vitreus* (BORN). Rapp. P.v. Réun. Com. intern. Mer Méditer., 24 : 137-139.
- DOHERTY P.J. 1979 - A demographic Study of a Subtidal Population of the New Zealand Articulate Brachiopod *Terebratella inconspicua*. Mar Biol., 52: 331-342.
- EMIG C.C. 1985a - Relations entre l'espèce structure dissipatrice biologique et l'écosystème structure dissipatrice écologique. Contribution à la théorie de l'évolution des systèmes non en équilibre. C.R. Acad. Sci., Paris, 300, 8 : 323-326.
- EMIG C.C. 1985b - Distribution et synécologie des fonds à *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) en Corse. Mar. Biol., 90 : 139-146.

- FALCONETTI C. 1980 - Bionomie benthique des fonds situés à la limite du plateau continental du banc du Magaud (îles d'Hyères) et de la région de Calvi (Corse). Thèse Dr. Sci., Univ. Nice, 287 p.
- FREDJ G. & FALCONETTI C. 1977 - Sur la présence d'algues filamenteuses perforantes dans le test des *Gryphus vitreus* (BORN) (Brachiopodes terebratulidés) de la limite inférieure du plateau continental méditerranéen. C.R. Acad. Sc. Paris, **284**, B : 1167-1170.
- GASPARD D. 1973 - Identification de deux réseaux de ponctuations chez certaines térébratules (Brachiopodes) du Crétacé. C.R. Acad. Sci. Paris, **277**, D: 157-160.
- GASPARD D. 1976 - Caractères morphologiques et microstructuraux de "*Terebratula dutempleana* (d'ORB.). Ann. Pal. (Invert.), **62** : 123-138.
- GASPARD D. 1978 - Biominéralisation chez les Brachiopodes Articulés - Microstructure et formation de la coquille. Ann. Pal. (Invert.), **64** : 1-25.
- GASPARD D. 1985a - Sellithyridinae du Crétacé d'Europe occidentale. Dynamique de populations, systématique et évolution. Thèse Dr. Sci., Univ. Dijon, 289 p.
- GASPARD D. 1986. - Aspects figurés de la biominéralisation. Unités de base de la sécrétion carbonatée chez des Terebratulida actuels. Biostratigraphie Paléozoïque, **4** : 77-83.
- GAUTIER Y. & PICARD J. 1957 - Bionomie du banc du Magaud (Est des Iles d'Hyères). Trav. Stn. mar. Endoume, **21**, 12 : 28-40.
- HERTLEIN L.C. & GRANT U.S. IV 1944 - The cenozoic brachiopoda of western North America. Publ. Univ. Calif. Math. and Phys. Sci., **3** : 236 p.
- HONDT J.L. (d') 1984 - Bryozoaires épibiontes sur le brachiopode articulé *Gryphus vitreus* (BORN, 1778) en Mer Méditerranée occidentale (Corse). Vie Milieu, **34** : 27-33.
- LAURIN B. 1984 - Les Rhynchonellidés des plates-formes du Jurassique moyen en Europe occidentale. Dynamique des populations, évolution, systématique. Cah. Paléont. (Invert.) : 1-455.
- LOGAN A. 1979 - The recent brachiopoda of the Mediterranean sea. Bull. Inst. Oceanog. Monaco, **72**, 434 : 1-107.
- MACKINNON D.I. & WILLIAMS A. 1974 - Shell structure of Terebratulid brachiopods. Palaeontology, **17**, 1 : 179-207.
- NOBLE J.P.A. & LOGAN A. 1981 - Size frequency distributions and taphonomy of brachiopods : a recent model. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeocol., **36** : 87-105.
- OWEN G. & WILLIAMS A. 1969 - The caecum of articulate Brachiopoda. Proc. Roy. Soc. London, B, **172** : 187-201.
- RICHARDSON J.R. 1981 : Distribution and orientation of six articulate brachiopod species from New Zealand. N.Z. J. Zool., **8** : 189-196.
- RICKWOOD A.E. 1977 - Age, Growth and Shape of the Intertidal Brachiopod *Waltonia inconspicua* SOWERBY, from New Zealand. Amer. zool., **17** : 63-73.
- RUDWICK M.J.S. 1965 - Ecology and Paleoecology. In Williams et al. Brachiopoda. Treatise on Invertebrate Paleontology, part H., R.C. Moore (Ed.), Univ. Kansas Press.: H199-H214.
- STEWART I.R. 1981 - Population structure of articulate brachiopod species from soft and hard substrates. N.Z.J.zool., **8** : 197-207.
- TADDEI RUGGIERO E. 1983 - Struttura del guscio dei generi *Gryphus* e *Terebratula* (Terebratulidae, Brachiopoda). Boll. Soc. Naturalisti Napoli, **XC** (1981) : 177-201.
- THAYER C. 1975 - Size frequency and population structure of brachiopods. Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol., **17** : 139-148.
- WILLIAMS A. 1971 - Comments on the growth of the shell of Articulate Brachiopoda. Smiths. Contr. Paleobiol., **3** : 47-67.
- WILLIAMS A. 1977 - Differentiation and growth of the Brachiopod mantle. Amer. zool., **17** : 107-120.
- WILLIAMS A. & WRIGHT A.D. 1961 - The origin of the loop in articulate Brachiopods. Palaeontology, **4**, 2 : 149-176.

		STATIONS						
Bandes d'enzymes		24 N = 30		35 et 84 N = 50		58 N = 40		Intensité
Phosphatase acide								
1	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	•••
2	49.7 - 52.2	47.9 - 52.2	47.9 - 52.2	47.9 - 52.2	47.9 - 52.2	47.9 - 52.2	47.9 - 52.2	••
3	55.0 - 56.8	55.0 - 56.8	55.0 - 56.8	55.0 - 56.8	55.0 - 56.8	55.0 - 56.8	55.0 - 56.8	•
4	68.4 - 71.0	68.4 - 71.0	68.4 - 71.0	68.4 - 71.0	68.4 - 71.0	68.4 - 71.0	68.4 - 71.0	••
5	74.8 - 76.1	74.8 - 76.1	74.8 - 76.1	74.8 - 76.1	74.8 - 76.1	74.8 - 76.1	74.8 - 76.1	•
Estérases								
1	0.0 - 1.3	0.0 - 1.3	0.0 - 1.3	0.0 - 1.3	0.0 - 1.3	0.0 - 1.3	0.0 - 1.3	•••
2	5.2 - 6.4	5.2 - 6.4	5.2 - 6.4	5.2 - 6.4	5.2 - 6.4	5.2 - 6.4	5.2 - 6.4	••
3	9.0 - 10.3	-	-	-	-	-	-	••
4	57.5 - 58.0	57.6 - 58.0	57.6 - 58.0	57.6 - 58.0	57.5 - 58.0	57.5 - 58.0	57.5 - 58.0	•
5	61.9 - 63.2	61.9 - 63.2	61.9 - 63.2	61.9 - 63.2	61.9 - 63.2	61.9 - 63.2	61.9 - 63.2	•
6	78.0 - 79.3	78.0 - 79.3	78.0 - 79.3	78.0 - 79.3	78.0 - 79.3	78.0 - 79.3	78.0 - 79.3	•
7	82.6 - 85.1	82.6 - 85.1	82.6 - 85.1	82.6 - 85.1	82.6 - 85.1	82.6 - 85.1	82.6 - 85.1	••
8	82.7 - 90.9	82.7 - 90.9	82.7 - 90.9	82.7 - 90.9	82.7 - 90.9	82.7 - 90.9	82.7 - 90.9	•
Glucose-6-phosphate isomérase Phosphoglucomutase								
-								
Electrophorogrammes totaux								
1	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	0.0 - 1.9	
2	38.5	37.1	37.1	37.1	35.7	35.7	35.7	

N = nombre d'allèles = 2 fois le nombre d'individus

Tableau 1 - Polymorphisme enzymatique de *Gryphus vitreus* en Corse

	N	Lmin	Lmax	LM	SD	CV%
CALVI 1 (n°26)	111	23.6	40.5	31.8	3.2	10.0
CALVI 2 (n°34)	171	14.7	38.3	28.9	4.5	15.5
CALVI 3 (n°31)	214	3.1	29.3	12.4	6.0	48.0
P. DECCHIO 1 (n°98)	211	7.2	34.4	25.4	5.5	21.8
P. DECCHIO 2 (n°104)	180	9.2	34.5	24.7	4.0	19.3

Tableau 2 - Tailles des coquilles de *Gryphus vitreus* dans 5 stations corse (localisation des stations : cf. fig. 1). Dimensions en mm ; SD : écart-type ; CV : coefficient de variabilité.

Annick BOULLIER
Laboratoire de Géologie structurale et appliquée (UA-CNRS n°11)
Institut des Sciences Naturelles, Place Leclerc
25030 BESANCON Cédex - FRANCE

Jean-Henri DELANCE et Bernard LAURIN
Institut des Sciences de la Terre (UA-CNRS n°157)
6, Boulevard Gabriel
21100 DIJON - FRANCE

Christian C. EMIG
Station Marine d'Endoume (UA-CNRS n°41)
Rue de la Batterie-des-Lions
13007 MARSEILLE - FRANCE

Jean-Loup d'HONDT
Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins
Muséum National d'Histoire Naturelle
55, rue de Buffon
75231 PARIS Cédex 05 - FRANCE

Danièle GASPARD
Département des Sciences de la Terre
Université de Paris-Sud, Bat. 504
91405 ORSAY Cédex - FRANCE

Planche 1

- Fig. 1 - Les trois couches de la coquille de *Gryphus vitreus* vues en section : primaire (p) ; secondaire fibreuse (f) ; tertiaire prismatique (P), x 330.
- Fig. 2 - Stries d'accroissement marquant la couche primaire de texture granuleuse, x 4400.
- Fig. 3 - Portion proximale de fibres exposant le point d'attache avec les cellules épithéliales correspondantes et les stries d'accroissement dans la fibre, x 3300.
- Fig. 4 - Stries d'accroissement sur des fibres débarrassées de leur fourreau protéique, à la face interne d'une valve, x 1750.
- Fig. 5 - Détail des stries d'accroissement (cf. fig. 4), x 11000.
- Fig. 6 - Fourreaux protéiques périfibreux après légère attaque, au RDO, d'une section transversale (p = ponctuation), x 1750).
- Fig. 7 - Alternance de lits fibreux et prismatiques, vue en section, x 250.
- Fig. 8 - Mosaïque formée par les bases des prismes, à la surface interne d'une valve, montrant les deux réseaux de ponctuations (flèche noire) et de microponctuations (flèches blanches), x 1400.
- Fig. 9 - Bord interne d'une valve exposant la couche primaire, la couche secondaire fibreuse et quelques fibres ébauchées à leur limite (flèches noires), x 1400.
- Fig. 10 - Deux microponctuations traversant des éléments de la couche prismatique (flèches) x 6600.
- Fig. 11 - Zone de passage couche fibreuse - couche prismatique, à la face interne d'une valve, x 350.
- Fig. 12 - Unités granuleuses allongées entre les stries marquant deux éléments de la couche prismatique, x 1750.

