LES LINGULES FOSSILES (BRACHIOPODES), REPRÉSENTANTS D'ÉCOSYSTÉMES OLIGOTYPIQUES?

Christian C. EMIG*

Riassunto. Il genere *Lingula* ha le caratteristiche di un sistema biologico prossimo allo stato di equilibrio o *climax*, ma anche le caratteristiche per rappresentare una biocenosi oligospecifica. La fossilizzazione avviene solo negli ambienti sottoposti a drastiche variazioni del biotopo che provocano la morte del brachiopodo. Le lingule fossili sono pertanto indicatori di modificazioni ambientali e danno una immagine paleoecologica deformata poichè non sono conservate nelle condizioni normali di esistenza.

Un giacimento fossile monospecifico a *Lingula* non può essere assimilato ad un ecosistema oligotipico e non può essere utilizzato per ricavare i parametri dell'ambiente di vita e i limiti di tolleranza del genere e delle sue specie.

Abstract. The genus *Lingula* shows the characteristics of a biological deme near from the steady state (or climax), that are also the characteristics of an oligospecific biocenosis. But, as the fossilization of *Lingula* only occurs under drastic environmental changes, due to one or several investigated factors, the fossil *Lingula* are never in normal conditions of life, which must be investigated before the fossilization occurred. Consequently, a *Lingula* bed cannot be considered as an oligotypic ecosystem. By the way, tolerances against some factors are different in regard to the occurrence and history of the studied population of *Lingula*. Thus, the interpretation of a fossil bed can infere neither the general limits of tolerance of the genus *Lingula* nor yet those of the particular species.

Key words. *Lingula*, Fossilisation, paléoécologie.

Les Lingules fossiles, connues pour leurs larges tolérances vis-à-vis des variations du milieu marin, sont généralement utilisées par les paléontologues comme des indicateurs d'eaux chaudes (tropicales ou subtropicales), peu profondes et dessalées. Les gisements à Lingules fossiles sont généralement monospécifiques ou paucispécifiques dans lesquels les Lingules sont dominantes. Il est donc tentant de considérer

*Station marine d'Endoume (CNRS – RC P 728), rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France.

les Lingules comme caractéristiques d'écosystèmes oligotypiques (selon la définition proposée par Emig, 1986b).

Caractéristiques des Lingula

Le genre *Lingula* forme actuellement un groupe panchronique, caractérisé par une faible diversité spécifique et une absence d'évolution morphologique marquante. Les espèces de ce genre présentent toutes les caractéristiques d'un système biologique proche de l'état d'équilibre (selon Johnson, 1981; Emig, 1986a): une lente croissance et une uniformité de forme (coquille de forme oblongue, sauf pour une espèce de forme rectangulaire; Emig, 1982); taille et âge plus importants par rapport aux autres espèces de l'écosystème; longue durée de vie, de l'ordre de 7 ans parfois jusqu'à 12; potentiel de recrutement réduit, légèrement supérieur au remplacement de la population; longue continuité dans le temps géologique (environ 500 M.A.); parmi les Brachiopodes actuels, le genre *Lingula*, avec le genre voisin *Glottidia*, regroupe les formes les plus primitives (Rowell, 1982), les seules à avoir conservé une vie endobionte, caractère plésiomorphe par rapport à la vie épibionte des autres Brachiopodes.

Le genre *Lingula* possède une démographie de type K. Les espèces sont aptes à intégrer et à conserver des apports énergétiques, même faibles (Shumway, 1982; Emig, 1986a), à répondre à des perturbations brutales du biotope à condition que celles-ci soient limitées dans le temps, de l'ordre de quelques jours à plusieurs semaines selon les facteurs en cause (cf. Emig, 1986a).

Il est important de noter que les tolérances à certains facteurs, notamment la température et la salinité, sont différentes selon la localisation et l'histoire des populations de Lingules. Aussi, la signification paléoécologique d'un gisement ne peut-elle être extrapolée à partir des limites globales de tolérance du genre, ni même de celle d'une espèce. Citons deux exemples. Pour la température, en Nouvelle-Calédonie, la température hivernale la plus basse est de l'ordre de 19°C; expérimentalement, une baisse de température entraî ne dès 1715°C le retrait de l'animal dans son terrier et la survie à 6°C est de une à trois semaines. Or, au Japon, la même espèce (*Lingula anatina*) vit normalement dans des eaux, dont la température hivernale est en moyenne de l'ordre de 3°C, pendant trois mois. Pour la salinité, la survie sous condition expérimentale de *Lingula reevei* et *L. anatina* (respectivement à Hawaii et en Nouvelle-Calédonie) n'est que de quelques jours, dépassé le seuil de 4050‰; cependant, dans le golfe Persique, une *Lingula* sp. vit sous des salinités variant de 56 à 60‰(cf. Emig, 1986a).

En résumé, les Lingules possèdent tous les critères pour représenter une biocoe-

nose oligospécifique et sont, aussi, un modèle de système biologique proche du climax. Faut-il pour autant en déduire qu'un gisement fossile monospécifique (à Lingules) corresponde à un écosystème oligotypique?

Fossilisation de Lingula

Les espèces du genre *Lingula* sont eurytopes et leur distribution bathymétrique, connue depuis le Paléozoïque, s'étend sur le plateau continental depuis la zone intertidale, avec une nette préférence pour les écosystèmes littoraux.

De nos jours, même dans les endroits où les Lingules sont en forte densité, il est rare de retrouver dans le sédiment environnant des coquilles ou valves isolées: très fragiles, celles-ci subissent une désagrégation rapide dans les conditions naturelles. Aussi, la fossilisation d'une population de Lingules est toujours provoquée par des changements drastiques du biotope, entraî nant la mort des individus *in situ* (l'animal restant dans son terrier) ou sous forme de valves séparées ou en amas (Fig. 1). Car, toute modification lente du biotope conduit à une évolution ou un changement d'écosystème avec une faible chance de fossilisation des Lingules.

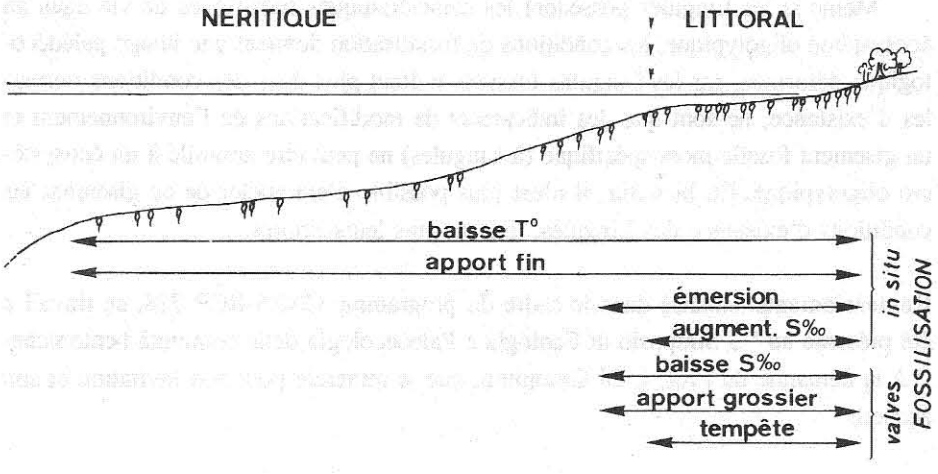

Fig. 1 — Schéma résumant les effets des facteurs responsables de la fossilisation des Lingules, en fonction de la localisation bathymétrique (d'après Emig, 1986a, modifié). La fossilisation *in situ* (dans le terrier) est provoquée par une baisse prolongée de la température sous le mimimum hivernal habituel; par une sédimentation en particules fines (inférieures à 0,06 mm); par émersion du subtrat ou baisse du niveau de la mer; par augmentation prolongée de la salinité. La fossilisation en valves séparées ou en amas est induite par une baisse prolongée de la salinité (sous 20%); par une sédimentation en particules grossières (supérieures à 0,5 mm); par action de tempête ou cyclone; ces effets provoquent une sortie du terrier des Lingules. La fossilisation des valves se fait généralement sans déplacement ou très

D'autre part, les facteurs pouvant provoquer la fossilisation sont plus nombreux dans la zone littorale (Fig. 1), et notamment dans la zone intertidale et dans des zones deltaïque, estuariennes ou lagunaires, où les Lingules sont présentes dans des écosystèmes (proches de ceux oligotypiques), caractérisés par de fortes variations journalières de salinité et de température, par des modifications sédimentaires. Grâce a leurs caractéristiques globales d'espèce dominante, les Lingules y rencontrent une situation "privilégiée", confortée par les faibles interactions avec d'autres populations macrobenthiques, qui, dans les écosystèmes plus profonds, ont des effets sur la distribution des Lingules. Dans l'actuel, il s'avère que les Lingules n'ont pas été signalées dans un écosystème olitotypique, mais les biocoenoses très littorales où elles vivent contiennent généralement peu ou pas de populations pouvant laisser des traces fossiles, sauf les Lingules elles-mêmes. En outre, avant la fossilisation des Lingules, la faune a pu être partiellement ou totalement éliminée par les changements de l'environment. Il faut donc souvent rechercher les conditions originelles sous le gisement fossile lui-même, où les Lingules sont alors absentes en tant que fossiles (exemple donné par Goujet et Emig, 1985).

Conclusions

Même si les Lingules possèdent les caractéristiques spécifiques de vie dans un écosystème oligotypique, les conditions de fossilisation donnent une image paléoécologique déformée, car les Lingules fossiles, n'étant plus dans des conditions normales d'existence, ne sont que des indicateurs de modifications de l'environnement et un gisement fossile monospécifique (à Lingules) ne peut être assimilé à un écosystème oligotypique. Et, bien sûr, il n'est plus possible d'extrapoler de ce gisement les conditions d'existence des Lingules, tout au plus leurs limites.

Remerciements. Réalisé dans le cadre du programme CNRS-RCP 728, ce travail a été présenté au "3 Simposio di Ecologia e Paleoecologia delle comunità bentoniche-" à la demande du Prof. I. Di Geronimo, que je remercie pour son invitation et son accueil.

Références

Emig C.C., 1982 – Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). *Bulletin du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris*, (4ª sér.), 4, sect. A (3–4), 337–367.

Emig C.C., 1986a – Conditions de fossilisation du genre *Lingula* (Brachiopodes) et implications paléoécologiques. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 53, 245–253.

Emig C.C., 1986b – Ecosystèmes macrobenthiques oligotypiques dans le domain marin. Ce Symposium.

Goujet D. et Emig C.C., 1985 – Des *Lingula* fossiles, indicateurs de modifications de l'environnement dans un gisement du Dévonien inférieur du Spitsberg. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 301 (13), 945–948.

Johnson L., 1981 The thermodynamic origin of ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 571–590.

Rowell A.J., 1982 – The monophyletic origin of the Brachiopoda. *Lethaia*, 15, 299–307.

Shumway S.E., 1982 – Oxygen consumption in brachiopods and the possible role of punctae. *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 58, 207–220.