HAL
open science

L'étonnante collection Reboul-Baron : un cabinet de curiosités pour l'étude des anomalies et des monstruosités chez les oursins fossiles.

Thomas Saucède, Jean-Pierre Prandini, Jean-Pierre Sopena

To cite this version:

Thomas Saucède, Jean-Pierre Prandini, Jean-Pierre Sopena. L'étonnante collection Reboul-Baron : un cabinet de curiosités pour l'étude des anomalies et des monstruosités chez les oursins fossiles.. Fossiles, 2018, 34, pp.5-20. hal-01823419

HAL Id: hal-01823419

https://hal.science/hal-01823419v1

Submitted on 23 Feb 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'étonnante collection Reboul-Baron : un cabinet de curiosités pour l'étude des anomalies et des monstruosités chez les oursins fossiles.

par Thomas SAUCEDE, UMR CNRS/uB 6282 Université de Bourgogne Franche-Comté, 6 boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France https://thomassaucede.wordpress.com
Jean-Pierre PRANDINI, Espace Pierres Folles, 116, Chemin du Pinay, 69380 saint Jean-des-Vignes, France. j.prandini@numericable.com1j. ble.com16 chemin du Pinay
Jean-Pierre SOPENA. 73 A Route de Vourles. 69230 Saint Genis Laval.
jeanpierresop@orange.fr

INTRODUCTION

La collection Reboul-Baron

Le Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse s'est enrichi en 2016 d'une collection peu banale, désormais à la disposition des chercheurs. Don de Roland Reboul et Véronique Baron fait au musée, la collection comporte cent un spécimens d'oursins tératologiques fossiles, principalement représentés par des tests auxquels s'ajoutent quelques radioles. Roland Reboul et Véronique Baron sont deux prospecteurs et collectionneurs de fossiles bien connus et appréciés des passionnés d'échinodermes dont des universitaires auxquels ils ont frayé la voie, notamment pour l'accès aux très riches gisements ordoviciens du Maroc (Lefebvre et al., 2016). Parmi les nombreux sites qu'ils ont prospectés, en particulier en Afrique du Nord, aux Etats-Unis, et en Bulgarie, Roland Reboul et Véronique Baron ont collecté maints spécimens intéressants pour les paléontologues, certains de ces fossiles constituant des spécimens types de nouveaux genres et espèces (dont *Reboulicidaris rebouli* Vadet et Nicolleau, 2005, n'est pas le moindre exemple).

Les anomalies de forme et leur étude

L'intérêt et la singularité des cent un spécimens de la collection Reboul - Baron désormais déposés au muséum de Toulouse tiennent à leurs anomalies de forme : malformations affectant les ambulacres ou l'ensemble du test, déformations multiples comportant fractures, perforations, encroûtements, traces d'usure et de morsures. Certaines de ces anomalies sont assez couramment rencontrées sur les oursins fossiles, d'autres le sont beaucoup moins et ont tout particulièrement retenu notre attention.

Abordée dès le 19ème siècle (Philippi, 1837; Agassiz L., 1838; Osborn, 1838… Voir bibliographie) l'étude des anomalies de forme chez les échinides n'a longtemps donné lieu qu'à un petit nombre de publications, qu'il s'agisse de cas observés chez les oursins fossiles ou actuels. Les travaux de René Koehler (*1922, 1924, 1930*) constituent une référence en la matière. Dans le premier quart du 20ème siècle, il a étudié environ 400 individus d'espèces actuelles, conservés desséchés ou dans le formol. Les observations réalisées et les descriptions sont très minutieuses, mais si certaines causes probables des malformations sont mentionnées, beaucoup des cas traités demeurent non expliqués. Isabella Gordon (1925) a également étudié avec beaucoup de précision les premiers stades de développement de plusieurs espèces d'oursins en notant et décrivant les cas de malformation. Ces études de la première moitié du 20ème siècle font toujours autorité près d'un siècle plus tard !

Par la suite, de nombreuses publications ont abordé le sujet (voir Bibliographie) et notre connaissance des malformations chez les échinides a progressé, bien que certains cas demeurent difficiles d'interprétation. La plupart des travaux publiés concerne l'étude des oursins actuels. Lebrun et Pineau (2015) proposent à ce sujet des références fort utiles. On peut aussi attendre beaucoup de l'étude en laboratoire de certaines pathologies d'échinides vivants. Des rapprochements sont possibles avec ce qui s'observe sur les fossiles ; néanmoins, on s'en doute, l'étude des anomalies et leur interprétation sont plus difficiles pour ces derniers.

L'origine des malformations observées chez les échinides fossiles et actuels peut être due à de multiples causes. Certaines s'expliquent par des anomalies survenues au cours du développement (croissance) de l'individu lui-même, qu'il s'agisse d'anomalies de nature génétique, épigénétique ou environnementale. D'autres résultent d'agressions extérieures survenues également du vivant de l'animal. Elles peuvent être de nature physico-chimique (bouleversements violents et momentanés du milieu ambiant tels que les tempêtes) ou biologique (origine bactériologique, virale, prédateurs, commensaux, épibiontes). Enfin, de nombreuses déformations survenant après la mort de l'animal sont imputables à des phénomènes géologiques tels que les conditions de sédimentation et de diagenèse, c'est-à-dire l'ensemble des

processus sédimentologiques et taphonomiques accompagnant la fossilisation. Une cause peut d'ailleurs en entraîner une autre. Par exemple, une anomalie génétique peut avoir fragilisé un individu et l'avoir rendu plus vulnérable à l'installation d'un parasite interne, qui, accroissant la fragilisation, peut à son tour avoir favorisé l'action de prédateurs…

L'étude des malformations et déformations fossiles ne constitue pas une science à part entière, mais fait appel à plusieurs disciplines et en particulier à l'étude de l'ontogénie, à la palichnologie, et à la taphonomie.

L'étude de l'**ontogénie** (ou ontogénèse) s'intéresse à la croissance ou développement des organismes depuis la fécondation jusqu'à la forme adulte mature et même jusqu'à la mort. Au cours de l'ontogénie, des malformations peuvent apparaître et constituer des **tératologies,** c'est-à-dire des formes inhabituelles qui nous intéressent ici.

La **palichnologie** s'intéresse à l'étude de toutes les traces d'activité biologique fossilisées, ou bioturbations, qui constituent des ichnofossiles. Sur les tests ou radioles d'oursins, il s'agit principalement de perforations associées à des comportements de prédation, de nécrophagie (organismes se nourrissant d'oursins morts), de symbiose (parasitisme, mutualisme ou neutralisme d'organismes fixés sur les oursins et qualifiés d'épibiontes) ou de colonisation post-mortem des tests d'oursins, lesquels constituent des substrats intéressants pour bon nombre d'organismes filtreurs car indurés et légèrement en relief par rapport au fond marin. Les organismes à l'origine de certaines traces peuvent être difficiles à identifier avec précision, alors que d'autres peuvent être interprétées plus facilement, telles les traces de morsures caractéristiques de certains prédateurs (*Neumann 2000*) ou les « gales » de parasites (*Bromley R.G., 1981; Zamora S. & al., 2008; Zonneveld J.P. & Gingras M., 2014*).

La **taphonomie** s'intéresse à l'ensemble des processus physiques, chimiques et biologiques qui interviennent après la mort des organismes et des biocénoses (les communautés de vie des organismes) et permettent leur fossilisation et leur exhumation par les paléontologues. La taphonomie s'appuie sur les connaissances acquises grâce à d'autres disciplines telles que l'écologie, la géochimie et la sédimentologie pour étudier les processus de décomposition

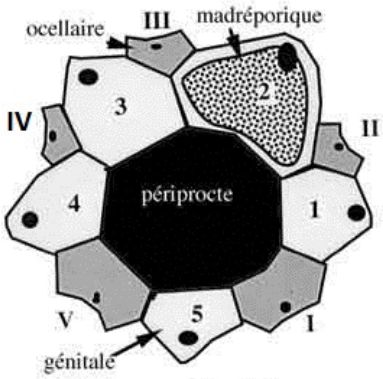
des tissus organiques et la diagenèse, c'est-à-dire l'ensemble des processus physico-chimiques et biochimiques présidant à la transformation des organismes et des biocénoses en fossiles et taphocénoses (*Ausich, 2001 ; Efremov, 1940*).

Par conséquent, un cabinet de curiosités tel que la collection Reboul- Baron, en permettant l'étude des anomalies de formes fossiles, présente de nombreux intérêts scientifiques dans des domaines variés des géosciences, de la paléoécologie à la sédimentologie et aux sciences de l'évolution. A titre d'exemple, les traces d'activité biologique imprimées sur les fossiles sont des révélateurs des communautés (prédateurs, parasites) et des environnements de vie de ces fossiles (profondeur, agitation des eaux, disponibilité des ressources nutritives, …). Autre exemple, l'étude des malformations, par les anomalies qu'elles génèrent, peut permettre de mieux cerner les mécanismes de la croissance. Ainsi, chez les oursins, la présence de tétramérie (symétrie d'ordre quatre et non cinq) est révélatrice des modalités de croissance du test ainsi que du rôle essentiel joué par les plaques ocellaires lors de l'ontogenèse (David et Mooi 1996).

Quelques rappels anatomiques

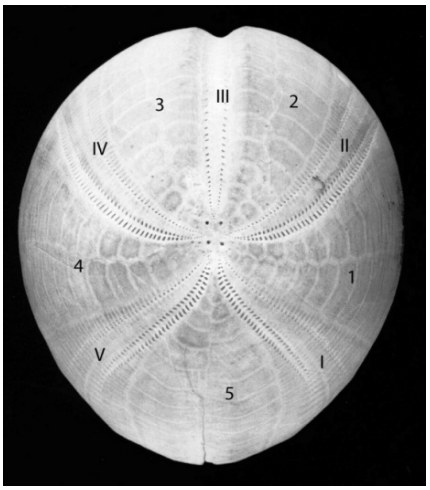
L'analyse des différents cas de malformation et de déformation observés sur les spécimens de la collection Reboul-Baron nécessite souvent d'étudier l'altération de l'**architecture du test** des oursins. A ce propos, quelques rappels sur l'anatomie des oursins peuvent s'avérer utiles.

Le test des oursins est constitué de l'appareil apical, formé au centre du périprocte qui porte l'anus et bordé des plaques génitales et ocellaires, de la couronne formée de 20 colonnes de plaques organisées en fuseaux, et du péristome. Traditionnellement, la couronne des oursins est décrite comme étant constituée de cinq aires ambulacraires, ou « ambulacres » comportant chacun une double colonne de



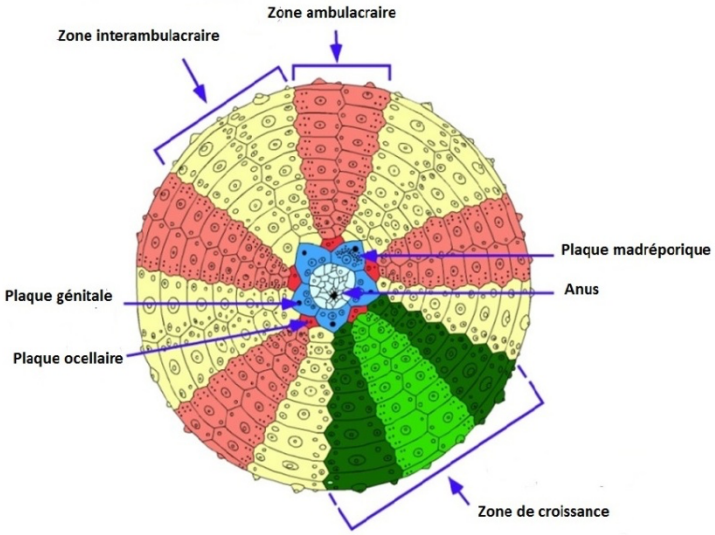
plaques, alternant avec cinq aires interambulacraires, ou « interambulacres » également constitués chacun d'une double colonne de plaques. Etudier l'anatomie des oursins implique de pouvoir se repérer au sein de cet assemblage complexe de plaques squelettiques, le plus commode étant d'utiliser le système de numérotation de Lovén (Lovén 1974), système que nous suivrons ici. Selon la numérotation de Lovén, les plaques ocellaires et les ambulacres situés dans leur prolongement sont repérés à l'aide de chiffres romains alors que les plaques génitales et les interambulacres situés dans leur prolongement sont repérés à l'aide de chiffres arabes. Par convention, la plaque madréporique est la plaque génitale 2 et l'interambulacre situé dans son prolongement est l'interambulacre 2. Les autres plaques apicales, ambulacres et interambulacres sont numérotés en tournant dans le sens inverse des aiguilles d'une montre en vue apicale.

Chez les oursins irréguliers, une symétrie bilatérale secondaire est superposée à la symétrie radiaire d'ordre cinq bien visible chez les oursins réguliers et chez de nombreux autres échinodermes. Chez les oursins irréguliers, un plan de symétrie bilatérale, dit plan de Lovén, peut être identifié : il recoupe l'apex, le péristome et le périprocte, et passe par le milieu de l'ambulacre III et de l'interambulacre 5.



Néanmoins, il faut avoir conscience que l'anatomie des oursins ainsi décrite et la distinction entre ambulacres et interambulacres, si elle est commode, ne reflète ni leur mode de croissance ni les véritables homologies entre parties du squelette.

En effet, sur la base d'arguments paléontologiques, ontogénétiques, embryologiques et génétiques, David et Mooi (*1996*) ont montré que la couronne des oursins est constituée de cinq zones de croissance qui ne correspondent pas au découpage anatomique classique en zones interambulacraires et ambulacraires. Fondamentalement, ces chercheurs ont montré que tous les échinodermes, dont les oursins, sont constitués de deux types de squelette, le squelette axial et le squelette extraxial (modèle dit de l'EAT pour « Extraxial Axial Theory »). Chez les oursins, le squelette extraxial est très peu développé par rapport aux autres classes d'échinodermes; il se réduit principalement aux plaques génitales. Ce squelette extraxial a une origine embryologique différente de celle du squelette axial, auquel appartient tout le reste du test.



Ce dernier est donc constitué des plaques ocellaires et des plaques de la couronne. Au cours de la croissance de l'oursin, la couronne grandit à la fois par formation de nouvelles plaques au contact des plaques ocellaires, selon la règle dite de l'O.P.R., pour Ocular Plate Rule en anglais (*Jackson, 1912*), mais aussi par la croissance individuelle de chacune des plaques ainsi formée. Au cours de la croissance, chaque plaque de la couronne nouvellement formée repousse progressivement les précédentes en direction de la face orale selon une organisation régulière en quatre colonnes : deux colonnes centrales formant l'ambulacre, et deux colonnes interambulacraires latérales (donc un demi-interambulacre) de chaque côté de cet ambulacre. David et Mooi (1996) ont ainsi mis en évidence l'importance de la notion de « zone de croissance », chaque zone de croissance correspondant à un ensemble de 4 colonnes de plaques formées au contact d'une même plaque ocellaire (qu'il serait logique de

ne plus appeler que « radiale »). La notion de zone de croissance ne peut être ignorée quand il s'agit de comprendre certaines anomalies telles que l'altération de la symétrie du test comme la tétramérie qui correspond à l'absence anormale de l'une des 5 zones de croissance, mais aussi la façon dont les oursins arrivent dans une certaine mesure à « réparer » leur test lorsqu'il est endommagé par des prédateurs (*Agassiz L., 1838 ; David et Mooi, 1996, 1999 ; Moyne et al., 2005).*

A) ANOMALIES ANATOMIQUES ASSOCIEES A LA CROISSANCE

Un certain nombre d'anomalies de forme peut survenir dès la métamorphose de la larve ou peu de temps après chez le juvénile d'oursin. Elles peuvent concerner l'agencement des plaques et impacter la forme générale du test, ou au contraire s'accompagner de déformations locales, influer sur la disposition ou la forme des ambulacres,… Les causes de ces malformations sont intrinsèques (génétiques) ou extrinsèques (liées à l'environnement).

I) ANOMALIES TOUCHANT LES AMBULACRES

a) Tétraméries complètes

La grande majorité des animaux pluricellulaires triploblastiques présente un plan anatomique structuré selon une symétrie bilatérale. Les échinodermes adultes font cependant exception (alors que leurs larves, lorsqu'elles existent, présentent une symétrie bilatérale). La majorité d'entre eux est pentamère, c'est-à-dire que les formes adultes présentent un plan anatomique structuré selon une symétrie radiaire d'ordre cinq. C'est le cas des oursins, chez lesquels on constate habituellement la présence de cinq zones de croissance (c'est-à-dire cinq plaques ocellaires, cinq ambulacres et cinq interambulacres), même chez les formes irrégulières qui présentent une symétrie bilatérale secondaire qui se superpose à la structure pentamère sans pour autant l'occulter.

Sont dits hexamères les individus anormaux qui possèdent six zones de croissance et donc, six ambulacres. Ceux dont le test n'en présente que quatre sont logiquement qualifiés de « tétramères ».

Il faut cependant distinguer les cas de tétramérie complète (absence d'une zone de croissance) des cas de tétramérie incomplète (absence d'une partie d'un ambulacre ou d'un interambulacre) : chez les premiers, les causes sont à rechercher dans les tous premiers stades du développement (anomalie génétique ou « accidents » survenus au cours de la métamorphose), alors que chez les seconds, elles sont survenues plus tardivement au cours de la croissance.

La collection Reboul-Baron comporte cinq tests complètement tétramères **(Planche A, figures 1 à 5),** appartenant tous aux oursins irréguliers, et répartis dans cinq familles différentes, majoritairement des clypeasteroides : Fibulariidae, Laganididae, Echinarachniidae, Rotulidae, et d'un Toxasteridae. Il s'agit de :

- trois tests tétramères aux contours irréguliers : MHNT PAL.2016.15.26, ***Thagastea luciani***) ; MHNT PAL.2016.14.28, ***Sismondia occitana ;*** MHNT PAL.2016.14.3*, **Douvillaster (Epiaster) vatonnei***;

- deux tests tétramères présentant une dépression localisée : MHNT PAL.2016.15.8, ***Astrodapsis diabloensis*** **;** MHNT PAL.2016.14.64, ***Heliophora orbiculus dentatus*****.**

Quelques particularités mises à part, il faut noter que chacun des spécimens présente une déformation du test (dépression locale sur la face supérieure, dite aborale, ou irrégularité du contour) associée à la tétramérie et que d'autre part, quatre des cinq spécimens présentent un déplacement plus ou moins prononcé des zones ambulacraires existantes qui ne forment plus un angle de 72 degrés entre elles comme chez les échinides normaux.

Sur le spécimen de ***A. diabloensis*** (planche A, fig. 4), on peut également constater que les deux pétales entre lesquels aurait dû se trouver le cinquième pétale absent présentent des colonnes de pores beaucoup plus convexes du côté du pétale manquant. De plus, le relief des ambulacres, qui est caractéristique de

ce genre, est très atténué chez cet individu, et même quasi imperceptible dans le cas de l'ambulacre IV. La large « zone interambulacraire » entre les ambulacres IV et I est également déprimée.

Il ne s'agit pas là de coïncidences fortuites : « (…) l'altération de la symétrie ne se produit en général pas sans provoquer une déformation plus ou moins considérable du test », conclut Koehler après examen d'un certain nombre d'individus « actuels » (Koehler, 1924, p. 392).

Louis Agassiz (1838) évoquait également le cas d'un individu tétramère d'une espèce de *Scutellina* : « (…) dans les déviations du nombre typique des aires, c'est toujours une aire ambulacraire et les deux demi-aires interambulacraires adjacentes qui manquent ». Il ajoutait logiquement que dans les cas d'hexamérie deux demi-aires ambulacraires surnuméraires accompagnent l'aire ambulacraire supplémentaire. De plus, il y avait pour lui un rapport entre la forme « subquadrangulaire » du test de l'individu observé et sa tétramérie.

David et Mooi (1996, 1999) ont montré l'importance que revêt la notion de « zone de croissance » et les plaques ocellaires associées dans le développement des oursins. L'absence totale d'une zone ambulacraire relève d'une carence au niveau de la plaque ocellaire de la zone de croissance correspondante ou du tissu conjonctif qui lui est associé. Il est donc logique, dans ce cas, que non seulement les 2 colonnes de plaques ambulacraires soient absentes, mais que les 2 colonnes de plaques interambulacraires le soient également. Dans le cas de la tétramérie, c'est donc l'absence de 4 colonnes de plaques que l'oursin doit pallier pour conserver la forme générale de son test. L'importance du manque à pallier explique que bien souvent la forme générale du test ne soit pas parfaitement préservée.

L'observation des fossiles est généralement restreinte à la face externe des tests, laquelle ne procure pas, quel que soit l'état de conservation, autant d'informations que celle des tests « actuels». Koehler (1924) a pu étudier des individus actuels séchés sur lesquels les anomalies externes sont beaucoup plus facilement repérables que sur les individus vivants. En effet, structures externes et structures internes sont étroitement liées. Les pores associés aux plaques de

l'ambulacre permettent le passage des podies, elles-mêmes connectées au canal radiaire. Qu'advient-il alors de ce dernier quand les pores sont absents ? A cette question, Koehler (1924, p. 392) ne donne qu'un élément de réponse repris de Chadwick (1897): Chadwick a étudié l'anatomie interne d'un *Echinus esculentus* tétramère. Il a constaté chez cet oursin d'une part la présence, à l'apex, de quatre plaques ocellaires seulement, d'autre part que le canal radiaire correspondant à la zone ambulacraire manquante est esquissé en zone adorale, partant du cercle oral mais se terminant presque aussitôt par deux podions portés par la membrane péristomienne avant les premières plaques du test. On peut en déduire que l'organisme était apte à construire le 5ème canal radiaire et ses podies, mais que l'absence de plaque ocellaire et de zone de croissance associée l'en a empêché.

b) Autres anomalies touchant les ambulacres et les plaques ocellaires.

Le spécimen MHNT PAL.2016. 14.22 de ***Parascutella producta*** **(Planche A, figures 6 a et b)** présente une forme générale normale. Les pétales I, II, IV et V sont à leur emplacement habituel mais les II et IV sont anormalement larges, et la colonne de pores antérieure de l'ambulacre IV est un peu déformée et incurvée vers l'avant. L'ambulacre III présente un pétale antérieur très réduit qui semble avoir cessé sa croissance prématurément tout en ayant été repoussé à distance de l'apex vers l'avant du test. Les colonnes de pores et les plaques qui les portent semblent avoir continué leur croissance normalement, mais leur nombre est réduit et la plaque ocellaire III au sommet de l'ambulacre, bien identifiable grâce à son pore allongé, est séparée des autres plaques apicales par de nombreuses plaques interambulacraires. A l'apex, on observe que les deux pores génitaux correspondant aux génitales 2 et 4 sont beaucoup plus rapprochés que sur un test normal, sans doute en lien avec l'absence de la plaque ocellaire entre les deux génitales. L'hypothèse la plus probable est qu'un phénomène survenu au cours de la croissance de l'oursin ait désolidarisé la plaque ocellaire du reste de l'apex et entraîné le déplacement relatif de l'ambulacre vers l'avant du test, le pétale ayant stoppé son développement pour

des raisons à la fois anatomiques et fonctionnelles (les pétales ne sont développés que sur la partie la plus supérieure du test).

Un phénomène analogue a été décrit par H.B. Moore (1965) qui évoque une anomalie sur un spécimen de *Lytechinus variegatus* actuel où une plaque ocellaire s'est détachée de l'apex. Il faut cependant rappeler que les phénomènes de disjonction entre plaques apicales peuvent être « normaux » chez de nombreux oursins atélostomes du Jurassique et chez les holastéroïdes abyssaux depuis le Paléocène (Saucède et al. 2009, 2015).

Le spécimen MHNT PAL.2016. 15.24 appartient à ***Toxaster granosus kiliani*** **((Planche A, figure7)**. Il présente une tératologie très différente : l'observation à la loupe binoculaire permet de distinguer la présence d'une 6ème plaque ocellaire à l'origine d'un 6ème pétale qui comporte bien deux colonnes ambulacraires dont le nombre de plaques (donc de pores) est réduit à quatorze. La colonne antérieure de cet ambulacre surnuméraire se télescope avec la colonne postérieure de l'ambulacre V, les pores de chaque ambulacre étant presque en contact sans interambulacre pour les séparer. Cet exemple démontre bien la pertinence de la règle de l'OPR et de la notion de zone de croissance pour comprendre la croissance des oursins, la présence du pétale surnuméraire étant indissociable de la présence d'une plaque ocellaire et d'une zone de croissance supplémentaires. La croissance du pétale surnuméraire semble toutefois avoir été limitée, le développement de la sixième zone de croissance ayant sans doute été contrariée par le conservatisme du développement global du test et le maintien d'un contour en forme de cœur.

Sur le spécimen MHNT PAL.2016.15. 28 de ***Toxaster maurus*** (**Planche A, figure 8**), des torsions des ambulacres accompagnent une dépression de l'apex. Ici, ce sont les ambulacres I, II et III qui sont affectés, et ce en rapport avec une asymétrie de l'apex déplacé du côté gauche du test et orienté de façon oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur selon un angle de 36 degrés en sens horaire, c'est à dire selon un axe 2-IV et non III-5. Le sommet des zones de croissance et donc les ocellaires sont décalés de 36 degrés par rapport au contour général du test en forme de cœur, forme conservée par torsion de la partie adapicale des ambulacres qui permet à l'oursin de « compenser » l'anomalie architecturale et conserver un contour normal pour l'espèce.

c) Déformations d'ambulacres seuls

Il s'agit ici surtout de constrictions qui peuvent être liées à une pathologie mais aussi à une blessure ou l'installation provisoire d'un parasite.

Le spécimen MHNT. PAL.2016.14.13 de ***Hemiaster (Mecaster) pseudofournelli*** (**Planche B, figure 1**) présente un ambulacre II qui a la même longueur que son homologue IV, mais il est deux fois plus large. L'apparence d'un deuxième ambulacre, atrophié et étroit, inscrit dans l'ambulacre plus large, est liée à la présence entre eux d'un encroûtement irrégulier, plus ou moins fendillé, disposé approximativement en ellipse et formant un creux profond, plus prononcé à ses extrémités. Par rapport à ce creux, l'apparent ambulacre atrophié est en relief, mais il est en fait à la hauteur normale du test. L'hypothèse la plus vraisemblable est celle d'un dédoublement des podions, d'origine parasitaire ou autre.

Il n'est pas rare d'observer sur certains tests d'oursins un ou plusieurs ambulacres présentant une constriction. Cette anomalie est particulièrement bien marquée sur deux individus de la collection Reboul-Baron : le spécimen MHNT PAL.2016.14.14 de ***Hemiaster (Mecaster) ameliae*** (**Planche B, figure 2**), et MHNT PAL.2016.14.6 d'***Echinolampas burdigalensis.***

L'ambulacre IV du spécimen de ***Hemiaster ameliae***, d'une part, et les ambulacres I et V d'***Echinolampas burdigalensis*** d'autre part sont comme pincés à mi-longueur des pétales. Des cas comparables ont été souvent observés chez des oursins réguliers actuels comme le note H.B. Moore (1974) qui a constaté que ce phénomène implique une réduction progressive de la zone interporifère et le contact entre les deux colonnes de pores, ou les deux branches des pétales chez les irréguliers, comme le montre bien le spécimen de *Mecaster ameliae* dont l'état de conservation est remarquable. H.B. Moore (1974) opte pour une explication d'ordre physiologique, un bouleversement provisoire du métabolisme. En effet, les zones porifères suivent initialement un tracé normal qu'elles retrouvent une fois passée la constriction. Il ne s'agit donc pas d'une anomalie de natures génétique ou ontogénétique intrinsèque à l'individu. Moore écarte également l'hypothèse mécanique. Il est improbable en effet que des dommages d'origine physique puissent à une telle fréquence perturber une zone de croissance à proximité de la plaque ocellaire où se forment les nouvelles plaques ambulacraires pour déclencher une telle constriction symétrique dans les deux colonnes de plaques ambulacraires. Il est encore plus improbable qu'un accident puisse affecter simultanément deux ou même trois plaques

ocellaires. En outre, Moore (1974) a observé sur les tests frais qu'il a étudiés que ces dommages sont fréquemment accompagnés de perturbations de la pigmentation, ce qui peut difficilement être attribué à une cause mécanique. Il ne fait par ailleurs nulle part mention de trace de parasitisme avéré.

Pour revenir aux deux individus fossiles de la collection Reboul-Baron, remarquons également que l'ambulacre III de ***Hemiaster ameliae*** était anormal durant une partie de sa croissance, les pores étant absents sur un demi-pétale à environ la même distance de l'apex que la constriction observée sur le pétale IV. Quant au spécimen d'***Echinolampas burdigalensis***, il faut noter que l'anomalie a affecté deux ambulacres et dans les deux cas à la même distance de l'apex.

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.26 de ***Sismondia occitana*** présente également un pincement trop près de l'apex pour que le ré-élargissement du pétale soit très apparent. Précisons d'autre part que sur ce test, comme sur celui de ***Mecaster ameliae***, le très bon état de conservation ne révèle pas la moindre trace de parasitisme externe.

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.9 d'***Eupatagus floridanus*** montre un ambulacre V avec un autre type d'anomalie. Les premières plaques sont toutes dépourvues de fossettes et de pores ambulacraires, ce qui met en évidence de fins granules, visibles aussi sur les zones interporifères des autres plaques ambulacraires. Cependant, sur les plaques qui auraient normalement du porter l'extrémité du pétale, on remarque deux fois deux fossettes peu profondes contenant chacune un ou deux pores anormalement petits. Leur perforation semble même parfois incomplète. La formation des plaques ambulacraires au contact de la plaque ocellaire a donc connu des difficultés au début de la croissance, pour redevenir normale ensuite. Moore (1974) attribue la plupart des défauts observés sur des ambulacres à des perturbations d'ordre métabolique, mais la présence provisoire d'un parasite n'est pas à exclure, même s'il n'en reste aucune trace.

II) ANOMALIES DE GIBBOSITE.

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.17 d'***Hyposalenia stellulata*** (**Planche B, figures 3 a et b**), et les deux spécimens MHNT PAL.2016.14.29 et MHNT PAL.2016.14.30 de ***Tetragramma autissiodorense*** (**Planche B, figures 4 a et b**), tous trois du Barrémien inférieur d'Ait Amouch, Maroc, montrent des anomalies de gibbosité assez comparables.

Chez l'***Hyposalenia stellulata***, dont l'apex est conservé, on observe aussi un net allongement de la plaque génitale qui se trouve dans l'alignement de l'anomalie de gibbosité. Celles-ci pourraient être imputables à des endoparasites.

Jangoux **(**1987) signale certaines espèces de crabes vivant dans le tube digestif des oursins et qui provoquent des déformations parfois très spectaculaires chez certains individus actuels. Ainsi, le crabe *Pinnotheres chilonis* distend considérablement la paroi rectale de *Coenocentrotus gibbosus*, pour former un kyste membraneux. Le kyste s'attache aboralement à la paroi interne du test et s'étend dans la cavité coelomique jusqu'à la bouche. La partie anale est déprimée et distendue, et le test est souvent enflé du côté du kyste.

Les trois spécimens de la collection Reboul-Baron ont été récoltés sur le même site et proviennent de la même formation, la Formation Taboulaouart. Il est alors possible qu'un endoparasite ait été fréquent dans le biotope et soit responsable des trois difformités semblables (extension du test dans les trois dimensions et surtout verticalement en zone ambitale).

Sur le spécimen MHNT PAL.2016.14. 66 de ***Dorocidaris taouzensis,*** la gibbosité s'est développée dans le sens horizontal seulement, et dans la partie adorale de la couronne (plus proche du péristome que du périprocte). L'explication qui parait la plus probable est encore celle d'un endoparasite.

Le spécimen MHNT PAL.2016.15. 19 d'***Hemicidaris luciensis*** (**Planche B, figures 5 a et b**) présente une gibbosité différente de celles des individus examinés précédemment. Elle consiste en un relèvement de la partie supérieure de la couronne affectant 2 zones ambulacraires et 2 zones interambulacraires.

C'est sur la zone interambulacraire 2 (correspondant à celle de la plaque madréporique) que se trouve la cause de la déformation, à savoir un kyste qui

recouvre la 3ème plaque de chacune des 2 colonnes de la zone et accroît la hauteur du test à cet endroit. A l'instar des gales qui se produisent en réaction à la présence de copépodes (Radwanska et Poirot, 2010), le kyste présente un ensemble de perforations. Cependant, le contour est moins net et le kyste ne recouvre pas de pore ambulacraire, mais il est suffisamment épais pour occulter le tubercule. Selon toute vraisemblance, les parois de ce kyste se sont développées au-delà des limites de la plaque où il s'est initialement formé, en refoulant les deux plaques situées apicalement et /ou en les obligeant à croître dans des directions anormales. Le kyste est très développé verticalement et très en relief par rapport aux autres zones ambulacraires de la couronne. La plaque adapicale au kyste est sub-horizontale et surplombe l'apex.

Le spécimen MHNT PAL.2016. 14.5 d'***Echinolampas (Hypsoclypus) deserticus*** (**Planche B, figures 6 a et b**) est perturbé par de graves troubles probablement causés par des endoparasites comme le suggèrent deux gibbosités caractéristiques. Elles sont associées à un décalage de l'apex par rapport au schéma habituel dans l'espèce, ainsi qu'à d'importantes absences de pores et déformations dans le tracé des pétales (impliquant sans doute des perturbations au niveau du système aquifère).

On observe la présence de perforations millimétriques sur les gibbosités anormales. La forme oblongue de quatre de ces perforations fait penser à des galeries de vers polychètes (Wisshak & Neumann, 2006) tandis que les perforations circulaires renvoient plutôt à l'action de gastéropodes.

Deux larges trous centimétriques aux contours irréguliers sont également présents. Le premiers est situé sur l'ambulacre III et a été élargi *post mortem* par des fractures. L'autre se trouve dans l'interambulacre 4. Ces trous peuvent évoquer l'effet de certaines bactéries observable sur des oursins actuels (Jangoux & Maes, 1984 ; Gilles & Pearse, 1986 ; Bauer & Young, 2000).

Sur la partie antérieure les perforations nombreuses et regroupées sont identiques à celles occasionnées *post mortem* par des démosponges.

III) DEFORMATIONS LIEES AU VIEILLISSEMENT

Chez les oursins âgés, alors que la taille à l'ambitus n'augmente plus guère, la croissance des plaques se poursuit. Or, chez les oursins irréguliers, la forme

plus ou moins aplatie et la forte courbure du test à l'ambitus bloque le déplacement des plaques vers la face orale. Des déformations finissent alors par apparaître en face apicale, la croissance pouvant alors accentuer une ou plusieurs crêtes, ou provoquer un affaissement au niveau de l'apex (Saucède, comm. pers.).

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.12, un ***Hemiaster (Mecaster) pseudofourneli*** (**Planche C, figure 1**), présente un apex et des ambulacres très déprimés. Les interambulacres sont rehaussés et tendent à former un cône près de l'apex. La carène de l'interambulacre 5 est particulièrement prononcée. La partie subverticale de l'interambulacre 5, où se trouve l'orifice anal, est concave, comme si elle avait été pincée latéralement. Néanmoins l'hypothèse d'un pincement reste très douteuse. Les déformations peuvent en effet résulter du vieillissement. Elles ont peut-être fragilisé le test et facilité la fracturation lors de l'induration des sédiments.

MHNT PAL.2016.14.15 de ***Hemiaster (Mecaster) batnensis*** (**Planche C, figure 2**) présente un ambulacre II anormalement déprimé avec un sillon deux fois plus profond que celui de l'ambulacre IV et aux flancs subverticaux. Aucune déviation latérale de l'ambulacre n'est perceptible, ni aucune trace de prédation ou d'accident de nature mécanique. L'apex est normal.

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.4, un ***Echinolampas appendiculata*** (**Planche C, figure 3**).présente une dépression à l'apex, dont le vieillissement pourrait être également la cause, compte tenu de la taille importante du test (41,8 x 37,1 x 19,7 mm). La présence d'une fissure verticale non cicatrisée au-dessus du périprocte, dont le contour est lui-même endommagé, ainsi que celle d'une autre fissure horizontale de 17 mm sous l'ambulacre I et de quelques microfissures, ont certainement des causes différentes, rapportables à la fossilisation et a des processus de compaction différentielle durant la diagenèse.

IV) ANOMALIES FAISANT SUITE A DES CICATRISATIONS

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.16 d'***Holaster Toucasi*** (**Planche C, figure 4**) présente une excroissance du squelette sous forme de crête développée dans la partie adapicale de l'ambulacre III en position perradiale (ligne de suture entre

les deux colonnes de plaques ambulacraires). Le sommet de cette crête montre une trace de cicatrisation, la crête pouvant alors être interprétée comme un développement cicatriciel

Le spécimen MHNT PAL.2016.14.65 de ***Plegiocidaris mercieri***, (**Planche C, figure 5**) possède cinq zones scrobiculaires dans lesquelles le mamelon est absent et remplacé par de simples granules. Cette anomalie répétée s'observe sur 3 colonnes de plaques différentes. Normalement, quand un mamelon est endommagé l'oursin le remplace. Mais il arrive qu'il ne soit pas en mesure de le faire et que la réparation se réduise à des granules. Les causes envisageables peuvent être une maladie inhibitrice ou une prédation violente.

Le spécimen MHNT PAL.2016.15.20 de ***Temnocidaris (Stereocidaris) malum*** (**Planche C, figure 6**), présente des fractures du test imputables à un écrasement lié à une compaction différentielle survenue lors de la fossilisation (voir C IV : Déformations dues à l'enfouissement, et Planche F, figure 10). La fracture la plus large s'est produite au bord d'une zone du test fragilisée qui nous intéresse tout particulièrement ici. En effet, après avoir été blessé, l'oursin avait obturé une lésion très importante en sécrétant de nombreuses petites plaquettes squelettiques désordonnées. Cette réaction s'observe chez les oursins réguliers, alors que les irréguliers, dans le même cas, semblent pouvoir réparer leurs plaques à l'identique (Saucède, comm. pers.).

B) PROCESSUS ICHNOLOGIQUES : PREDATIONS ET PARASITISMES EXTERNES

I - BIOEROSION *IN VIVO*

La bioérosion désigne toute forme d'altération d'un substrat induré, quelle que soit sa nature, par l'action d'organismes vivants. Outre la roche, le substrat peut être aussi bien un récif corallien qu'une coquille de mollusque, ou un test d'oursin…

Dans cette partie, nous nous intéresserons à la dégradation du test *in vivo* due à des prédateurs ou des parasites. Selon les cas, elle peut avoir été mortelle ou non.

a) Perforations.

On a souvent observé dans la faune actuelle que des gastéropodes naticidés ou muricidés pouvaient être les auteurs des perforations observées sur les tests. Bromley (1981) admet qu'il puisse s'agir des cas les plus fréquents, mais invite tout de même à une certaine prudence. Il rappelle que des trous ronds peuvent être également produits par quatre autres familles de gastéropodes, une famille de céphalopodes octopodes, des vers et des brachiopodes.

Les **perforations coniques** sont donc le plus souvent dues à des gastéropodes naticidés. Les premières formes de naticidés sont connues dès la fin du Trias et se sont ensuite diversifiées jusqu'à nos jours. Les naticidés vivent sur des sédiments meubles, où ils ont la capacité de s'enfouir. Ils attaquent les animaux marins protégés par une coquille ou un test. Leur coquille spiralée, à peu près aussi large que haute, est globuleuse et lisse, présentant des stries d'accroissement et parfois de légères costulations. L'enroulement général se rapproche de la forme globuleuse des escargots de nos campagnes (*Helix*), mais la coquille est recouverte du manteau, d'où son caractère lisse (il y a effectivement un rapport), et elle ne comporte pas d'ombilic. Leur tête est munie de deux antennes. Leur pied musculeux, très dilatable, leur permet d'envelopper leurs proies pour les capturer. Les coquilles ou les tests sont percés sous l'action combinée d'un genre de dent râpeuse nommée radula et de la sécrétion d'une substance acide. A l'aide d'une sorte de trompe nommée probocis, ils injectent des enzymes qui leur permettent de digérer leur victime. Les perforations dues aux naticidés sont caractérisées par une forme conique qui résulte de la disposition des indentations de leur radula. Lorsque les trous ne sont pas achevés, ils ont une forme hémisphérique. Leur diamètre dépend de la taille du prédateur.

Cinq individus de la collection Reboul-Baron présentent ce type de perforations, dont le spécimen MHNT PAL.2016.15.21, un ***Toxaster maurus*** Lambert, 1931, du Barrémien inférieur du Maroc) (**Planche D, figure 1**). On trouve également le cas sur les spécimens MHNT PAL.2016.14.18 **de *Lovenia forbesi*** ; MHNT PAL.2016.14.7 d' ***Echinolampas ovalis***; MHNT PAL.2016.15.29 ***Asterocidaris bistriata***; et MHNT PAL.2016.14.69 de ***Dorocidaris taouzensis***.

Les **perforations cylindriques** sont souvent imputables à des gastéropodes muricidés. Les premiers muricidés sont connus au Maestrichtien (Merle & al., 2011) et la famille est connue jusqu'à nos jours. Les muricidés vivent sur tous types de substrats : sablonneux, vaseux et rocheux. Leurs coquilles ont des formes très variées, avec de fortes arêtes, des épines ou des protubérances. La plupart utilisent un agent neurotoxique pour immobiliser leurs proies. Ils accèdent aux parties molles en perforant le test sous l'action combinée de sécrétions chimiques et d'abrasion grâce à leur radula. En raison de la forme de leur radula, leurs perforations sont différentes de celles des Naticidés ; elles sont de forme cylindrique comme celles que nous pourrions faire avec une perceuse ou un emporte-pièce.

Dans la collection Reboul-Baron, on observe des trous de cette sorte sur cinq tests, dont le MHNT PAL.2016.14.18, un ***Lovenia forbesi*** **(Planche D, figure 2).** Dans deux autres cas, il s'agit de trois perforations cylindriques disposées en triangle. Les deux oursins concernés sont le MHNT PAL.2016.14.7 et MHNT PAL.2016.14.8 qui appartiennent à la même espèce, ***Echinolampas ovalis*** (**Planche D, figure 3**) et ont été trouvés tous deux dans le Priabonien de Gironde.

Le MHNT PAL.2016.15. 29, un ***Asterocidaris bistriata*** **(Planche D, figure 4**) présente une perforation subcirculaire d'un diamètre de 4 mm, au contour assez régulier et au bord surélevé jusqu'à 1mm au dessus de la surface du test qui affecte la plaque génitale adjacente. Les granules du test sont conservés jusqu'au bord de la perforation. Le contour de la perforation est cicatrisé, ce qui indique que l'oursin a survécu au moins un certain temps.

Le MHNT PAL.2016.14.69, un ***Dorocidaris taouzensis*** **(Planche D, figure 5).** présente une perforation ovale d'un diamètre de 5mm, bien supérieur à ce qui s'observe communément Le spécimen MHNT.PAL.2016.32.2 **Holectypus depressus** donne lieu à des observations comparables. Victimes d'un prédateur, ces deux individus ont obturé la perforation au moyen de leur épiderme, lequel a sécrété de petites plaquettes désordonnées. On a un bel exemple de ce type de réparation dans le cas du spécimen MHNT.PAL.2016.15.20 de ***Temnocidaris (Stereocidaris) malum*** **(Planche C, figure 6 a et b)**, déjà étudié ci-dessus en A IV. Les plaquettes sont fragiles et disparaissent généralement après la mort de l'oursin. C'est ce que l'on observe chez des oursins réguliers, alors que les irréguliers, dans de tels cas, sont capables de sécréter de grandes plaques (Saucède T. comm. pers.)

b) Morsures

Morsures non cicatrisées

Nous mentionnons ici un spécimen observé sur photo qui ne fait pas partie de la collection Reboul-Baron, le spécimen RB 187a de ***Hemiaster (Mecaster) batnensis*** (**Planche D, figure 6**)**.** Ce spécimen est intéressant car il présente une trace de perforation originale. La perforation est large, aux contours irréguliers, et sur la partie de la perforation qui se trouve à gauche sur la photo, un grossissement montre des morceaux de test tournés vers l'intérieur. Il peut s'agir de la morsure d'un prédateur, par exemple un céphalopode octopode (mais le plus souvent ceux-ci détruisent complètement le test) ou d'un poisson à « bec de perroquet ». La nature de la perforation et sa localisation semblent exclure l'hypothèse de prédation par un crabe (Tersching, 1988)

En l'absence de cicatrisation, on peut parfois observer sur le test les marques des attaques. Il s'agit de sillons laissés par le ripage des dents de l'agresseur. C'est ce que l'on remarque sur le spécimen MHNT PAL.2016.14.2, un ***Clypeaster latirostris*** **(Planche D, figure 7).** Ces griffures sont en correspondance avec l'arrachement d'une partie de l'oursin. La découpe de cette partie nous permet d'imaginer la dimension de la mâchoire et la dentition du prédateur.

Les traces laissées par les attaques de poissons, d'astérides ou autres prédateurs sur les oursins sont assez fréquentes. Certaines de ces attaques ont été fatales, comme ce fut sans doute le cas pour le spécimen MHNT PAL.2016.14.67 d'***Echinolampas deshayesi*** **(Planche D, figure 8).**

Morsures cicatrisées

Les biotopes des oursins clypeastéroides abondaient en prédateurs. Les poissons sont évidemment parmi les prédateurs qui ont laissé le plus de morsures sur les tests d'oursins, mais on peut aussi trouver des lésions causées par les céphalopodes et les pinces des crustacés (Birkland et Fu-shiang Chia, 1971.) Or, le pourtour des oursins plats ne contenant pas d'organes vitaux, excepté l'anus, nombre de morsures ou lésions avec enlèvement de matière, parfois important, sont parfaitement cicatrisées.

De nombreux cas, appartenant à diverses espèces, sont observables dans la collection Reboul-Baron (**Planche D, figures 9 a, b et c, 10, 11, 12, 13, 14**).

Plusieurs spécimens d'***Heliophora orbiculus dentatus*** ont retenu plus particulièrement notre attention.

Les *Heliophora* vivaient partiellement enfouis dans les sédiments du fond marin. Seules leurs parties digitées dépassaient du substrat et ont souvent été attaquées par des prédateurs. La cicatrisation des parties amputées se fait par reconstruction partielle d'une ou plusieurs digitations (**Planche D, figure 15**). Lorsque les digitations sont totalement amputées, la régénération peut en réunir plusieurs (MHNT PAL.2016.14.55; MHNT PAL.2016.14.60; MHNT PAL.2016.14.61 ; MHNT PAL.2016. 14.62). (**Planche D, figure 16**).

Le spécimen MHNT.PAL.2016.14.59 a probablement été victime d'une morsure sur le côté gauche au cours de sa croissance. Le processus de cicatrisation peut ne pas s'être prêté à la formation de la digitation, et avoir également entraîné une anomalie dans l'orientation de la digitation proche (**Planche D, figure 17**).

Le spécimen MHNT.PAL.2016.14.63 (**Planche D, figures 18 a et b**) est un cas très particulier. Le test parait rogné à l'avant gauche suivant une oblique rectiligne, à l'opposé des digitations. D'autre part, il présente une incurvation lui donnant un profil convexe, ce qui est très rare (nous ne connaissons qu'un seul cas comparable concernant un *Clypeaster*, photographié dans Koehler 1924, Planche 3). L'origine de ce type d'anomalie ne peut se situer que très tôt dans la croissance. S'agit-il de deux phénomènes différents? D'une déformation due à un parasite interne ? Il est plus probable que l'on soit en présence d'une morsure ayant eu pour conséquence une perturbation du développement, les plaques de la face apicale ayant grandi plus vite que celle de la face orale.

c) Griffures

Le test MHNT PAL.2016.14.11 de ***Hemiaster(Mecaster) pseudofournelli*** (**Planche D, figure 19**) et le radiole MHNT PAL.2016.14.21 de ***Gymnocidaris koechlini*** portent de nettes traces de griffures. Les échinides ont de nombreux méga-prédateurs dont les céphalopodes, les crustacés et les poissons. Becs, pinces, dents, griffes ont permis de franchir leurs défenses, et de telles griffures en sont la preuve. Le plus souvent cependant, en détruisant les tests, les prédateurs ont fait disparaitre les traces de leurs actions.

II – GALES

Un grand nombre de parasites très différents les uns des autres peuvent induire la formation de gales (nommées aussi « exocystes » ou « kystes

externes ») très semblables d'aspect sur les échinodermes : myzostomidés (vers polychètes), ascothoracides (crustacés), copépodes, eulimidés (gastéropodes).

Des gales ou traces de gales sont présentes sur le spécimen MHNT.PAL.2016.14.45 de ***Plegiocidaris mercieri*** (8 gales de 7 à 12 mm sur la partie aborale) (**Planche E, figure 1**). Elles sont assez comparables à celles étudiées par Radwańska & Radwański (2005) et Radwanska & Poirot (2010) qui les attribuent à des crustacés copépodes.

Comme chez les spécimens étudiés par ces auteurs, les gales chevauchent les pores, ce qui n'est pas le cas sur le spécimen MHNT.PAL.2016.32.1 d'***Holectypus depressus*** (**Planche E, figure 2**) (1 gale de 4 mm sur la partie adorale).

Sur le spécimen MHNT.PAL.2016.15.30 d'***Asterocidaris bistriata*** (2 gales de 6 et 8 mm près de l'ambitus) (**Planche E, figures 3 a et b**) on observe des gales assez comparables à celles présentes sur l'individu de ***Plegiocidaris mercieri.*** Notons que les deux individus proviennent du Bajocien supérieur de Boulemane dans le Moyen Atlas (Maroc).

Précisons que les positions des gales sur le test sont variées.

Outre un certain nombre de perforations, le test du spécimen MHNT.PAL.2016.14.32 de ***Psephechinus daguini*** (gale de 10 mm) (**Planche E, figures 4 a et b**) a été colonisé par un parasite circulaire, protubérant, et dont la base calcifiée est bien visible. Son diamètre est de 10 mm, sa hauteur maximale de 3 mm. On y distingue très nettement trois parties : une couronne périphérique perforée à intervalles réguliers et tangentiellement à la partie interne ; une seconde partie ayant l'aspect d'un anneau fragmenté par de nombreuses fentes, dont onze sont bien visibles ; à l'intérieur de cet anneau, une partie perforée (au moins vingt perforations de tailles inégales) et usée.

Le spécimen MHNT.PAL.2016.14.31 de ***Toxaster africanus*** (2 gales de 3 mm) (**Planche E, figure 5**) et MHNT.PAL.2016.14.46 de ***Toxaster subcavatus*** (1 gale de 4 mm) (**Planche E, figure 6**) présentent des perforations organisées selon un motif subcirculaire. Une observation plus attentive permet de constater qu'il s'agit plus exactement de calcifications superficielles. Elles sont percées, près de leurs circonférences, de trous oblongs ou ronds formant un dessin également

subcirculaire, avec d'autres perforations à l'intérieur dans le cas du *Toxaster africanus*. Il s'agit encore là très probablement de gales. Des gales similaires, de forme et taille légèrement différentes, ont été attribuées par Mercier (1936) puis Radwanska et Radwanski (2005) à des copépodes.

Nous pourrions être en présence de gales de trois types différents. C. Neumann que nous avons consulté à ce sujet souligne la diversité des auteurs de gales potentiels : myzostomides, ascothoracides, copépodes, gastéropodes eulimidés…. Les exocystes produits sont parfois très semblables les uns aux autres. Pour C Neumann, l'attribution à des copépodes est hasardeuse, et l'identité des parasites en cause reste inconnue.

C) PROCESSUS TAPHONOMIQUES : BIOEROSION ET ALTERATIONS *POST MORTEM*

I) TRACES DE PACAGE

SUR LE TEST

Sur certains oursins de la collection Reboul-Baron nous pouvons observer des zones du test dont la surface est dégradée et la tuberculation disparue.

Tel est le cas du spécimen MHNT.PAL.2016.14.16 d'***Echinolampas burdigalensis*** (**Planche F, figure 1)** dont les ambulacres I, II et V, notamment, présentent des zones dégradées sans plus aucune trace de tuberculation. Il s'agit ici sans doute du résultat d'activités de pacage (organismes brouteurs) qui ne sont pas rares sur les oursins fossiles et sont souvent dues à l'activité de bioérosion des organismes nécrophages, donc survenue après la mort de l'oursin.

SUR LES RADIOLES

Neuf radioles référencés MHNT PAL.2016.14.36 à MHNT PAL.2016.14.44 attribués ***Asterocidaris bistriata*** (**Planche F, figure 2**)présentent des déformations Celles-ci consistent dans 7 cas sur 9 en un rétrécissement plus ou moins prononcé de la partie distale du radiole, la zone de rétrécissement représentant 1/5 à 1/2 de la longueur totale. La partie rétrécie a un aspect rugueux et laisse apparaître des stries longitudinales, donnant l'impression que le radiole a pu être rongé sur toute la longueur correspondante. Il est tentant d'attribuer le rétrécissement à des prédateurs, ou à des charognards, encore que

l'intérêt nutritif de ces radioles soit douteux. L'hypothèse du parasitisme ne peut cependant pas être exclue.

II – ENCROUTEMENTS

a) Bryozoaires

Les six radioles MHNT PAL.2016.15.1 à MHNT PAL.2016.15.6 d'***Asterocidaris bistriata*** (**Planche F, figure 3)** sont porteurs de bryozoaires. Il n'est pas rare d'observer la présence de bryozoaires en épibiose sur les radioles de cidaroïdes du vivant des oursins. Une fois formés, les radioles des cidaroïdes perdent en effet leur épithélium protecteur et le tissus calcitique est alors directement en contact avec le milieu extérieur et constitue un substrat minéral dur de choix pour de nombreux organismes vivant fixés (foraminifères, éponges, cnidaires, bryozoaires, mollusques, ascidies, …). Mais, à la différence des cidaroïdes, *Asterocidaris striata* apparrtient aux Hemicidaridae dont les radioles restent couverts d'épithélium du vivant de l'oursin. Cela implique que la colonisation de la surface des radioles par les bryozoaires soit survenue *post mortem.*

b) Balanes

La colonisation *post mortem* de tests de clypeasteridés par des balanes n'est pas rare (Santos et Mayoral 2008). Incomplètement enfouis dans le substrat meuble où vivaient les oursins, les tests y constituent des « îlots » de substrats indurés et relativement stables à la mort des oursins, encore qu'il puisse leur arriver d'être retournés par des courants en milieu agité. Des larves de balanes peuvent s'y attacher par naissains entiers. On peut trouver des spécimens de *Clypeaster* fossiles porteurs de très nombreuses balanes (1450 ont été dénombrées sur un test du Miocène étudié par Santos et Mayoral en 2008).

D'autres clypeasteridés, de plus petite taille, n'ont pas de telles capacités d'hébergement. La collection Reboul-Baron nous donne à voir un ***Heliophora orbiculus dentatus*** porteur de 3 balanes qui occupent déjà la moitié de la face aborale (MHNT PAL.2016. 14.54)**.**

Une seule et unique balane s'est étrangement fixée très « à cheval » (comme une pince) sur la tranche du spécimen MHNT PAL.2016.14.48 de ***Dendraster excentricus*** (**Planche F, figure 4**), occultant l'orifice anal. Le spécimen MHNT PAL.2016.14.34 de ***Clypeaster rangianus*** (**Planche F, figures 5 a et b**) porte un grand nombre de balanes sur ses deux faces. Celles de la face aborale sont beaucoup plus grosses que celles de la face orale. On est donc en présence de deux colonisations distinctes, l'une plus tardive que l'autre, le test ayant été retourné entre temps. Ce test présente en outre une bordure déformée, présentant notamment des concavités anormales sur l'un des côtés et à hauteur de l'anus.

Philippe (1983) a décrit une scutelle (*Scutella paulensis*) du Miocène inférieur du bassin de Forcalquier déformée de son vivant par la fixation d'une balane. Remarquons que cette installation implique une destruction des radioles et de l'épiderme. Jangoux (1987) observe à propos de bernacles *Balanus concavus* présentes sur un *Dendraster excentricus* que sur un oursin vivant, la fixation de la larve « cypris » est souvent empêchée par l'activité des pédicellaires et des radioles et /ou par la présence de l'épithélium. L'installation du cypris n'est possible que si le test est blessé, et si l'épiderme est érodé de façon mécanique.

Concernant le spécimen de ***Clypeaster rangianus*** de la collection Reboul-Baron, l'hypothèse la plus probable est celle de deux colonisations *post mortem*, indépendamment de la déformation *in vivo* du test. Cette dernière peut avoir eu pour cause un parasitisme, ou bien un phénomène ontogénique. Il n'est pas très rare, en effet, que des oursins « âgés » soient déformés (voir plus haut).

c) Huîtres

Il n'est pas exceptionnel qu'un test d'oursin fossile ait été colonisé *post mortem* par des huîtres. Il est cependant curieux d'observer sur celle-ci la présence de granules semblables à ceux de l'oursin, comme c'est le cas sur les tests de deux *Toxaster* : le spécimen MHNT PAL.2016.14.33 de ***Toxaster granosus kiliani*** **(Planche F, figure 6)**, et le spécimen MHNT PAL.2016.15.23 de la même espèce.

Il est impossible bien sûr que les tissus de l'oursin vivant aient réinvesti la surface de l'huître en sécrétant de nouveaux granules. D'autre part, la colonisation du test par l'huître n'a pu s'effectuer que *post mortem*. En fait, l'huître a du simplement croître en épousant la surface granuleuse du test, donc en moulant fidèlement la forme des granules visible sur la face interne de la coquille très fine de cette huître.

d) Serpules

Les spécimens MHNT PAL.2016.14.35 d'***Echinocorys scutatus*** et MHNT PAL.2016.14.47 de ***Toxaster peroni*** (**Planche F, figure 7)** ont été colonisés par des serpules. La fragilité du test de ces espèces ne laisse aucun doute sur le fait que la colonisation ait eu lieu après consolidation *post mortem* .

III – PERFORATIONS POST MORTEM

a) Perforations isolées sur radioles

Des perforations coniques sont visibles sur les radioles MHNT PAL.2016.15.9 à MHNT PAL.2016.15.18 appartenant tous à l'espèce ***Asterocidaris bistriata*** (**Planche F, figure 8**). A la différence des oursins cidaroïdes, les radioles de cet Hemicidaridae sont pourvus d'un épithélium et contiennent du collagène à l'intérieur de leur structure squelettique, deux sources de nourriture potentielles pour certains organismes. Il ne parait guère plausible qu'un prédateur se soit attaqué à un radiole sur un oursin vivant. Il peut s'agir plus vraisemblablement de l'action d'un organisme nécrophage, ou plus simplement à un lithophage. Neumann et collaborateurs (2008) ont étudié des perforations similaires présentes sur des radioles du genre *Tylocidaris* du Crétacé supérieur et du Danien d'Europe Centrale et Nord-Ouest. Elles pourraient avoir été faites *post mortem* par des vers.

b) Concentration de micro perforations

Sur le spécimen MHNT PAL.2016.14.35 d'***Echinocorys scutatus*** (**Planche F, figure 9**)**,** la concentration en nombreuses microperforations visibles autour de l'apex peut évoquer l'ichnogenre *Entobia*, correspondant à de la bioérosion par les démosponges du genre *Cliona*, petites éponges au mode de vie colonial. Celles-ci se développent à l'intérieur de coquilles d'organismes morts, dans un réseau de courtes galeries, que la colonie étend au fur et à mesure de ses besoins. Nous ne sommes pas en mesure, néanmoins, de vérifier l'existence de courtes galeries reliant ces trous sur le spécimen étudié.

IV - DEFORMATIONS DUES A L'ENFOUISSEMENT (COMPACTION DIFFERENTIELLE)

Il est fréquent que les sédiments diffèrent entre l'intérieur d'une coquille ou test fossile et son environnement extérieur immédiat, les sédiments étant alors constitués de matériaux généralement plus fins et de ciments sparitiques ayant comblé les zones laissées vides lors de la diagenèse. Sous la pression des couches sédimentaires sus-jacentes et la circulation de fluides, il peut alors se produire une compaction différentielle entre le fossile et la roche encaissante du fait de la nature différente des sédiments, compaction entrainant des déformations, fracturations, ainsi que des recristallisations.

De telles fractures peuvent être observées sur les spécimens MHNT PAL.2016.15.28 de ***Toxaster maurus,*** et MHNT PAL.2016.15.20 de ***Temnocidaris (Stereocidaris) malum*** (**Planche F, figure10**). Sur ce dernier spécimen, les quatre ambulacres sont disloqués au niveau de la suture perradiale, les demi-ambulacres étant décalés et déportés, ce qui entraîne un chevauchement entre eux. Des sutures entre plaques interambulacraires sont également rompues, notamment en zone aborale. La fracture la plus large s'est produite au bord d'une zone du test particulièrement fragilisée par la cicatrisation d'une ancienne blessure (prédation ?) par de nombreuses petites plaques squelettiques désordonnées (voir A IV : anomalies faisant suite à des cicatrisations, et Planche C, figure 6).

CONCLUSION

L'examen de la collection Reboul - Baron nous a permis de mettre en évidence une très grande diversité de malformations affectant les tests d'échinides. A défaut de pouvoir étudier des populations entières pour chacun des cas traités, nous avons souvent été contraints de rester dans le domaine des hypothèses. Afin de préserver l'intégrité d'échantillons souvent uniques, nous nous sommes limités à un examen externe des spécimens ; la réalisation de lames minces dans certains tests déformés aurait sans doute permis de mieux observer certaines anomalies ou déformations d'origine biologique (parasitisme) afin de préciser leur nature. L'utilisation d'outils modernes d'observation non intrusifs tels qu'un micro CT scan constitue sans doute une future voie d'étude prometteuse.

Nous ne pouvons que remercier Roland Reboul et Véronique Baron d'avoir rassemblé au cours de leurs recherches sur le terrain une importante collection

de tests d'échinides fossiles présentant une telle variété d'anomalies qui constituent autant de curiosités pour les paléontologues. Le don de cette collection au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse permettra de la valoriser au mieux en rendant sont étude accessible à tous les chercheurs pour de futurs travaux

TABLEAU RECAPITULATIF

A) ANOMALIES ANATOMIQUES ASSOCIEES A LA CROISSANCE

I) ANOMALIES TOUCHANT LES AMBULACRES

a) **Tétraméries complètes.**

3 tests tétramères aux contours irréguliers :

MHNT PAL.2016. 14.3 (RB 0096b) ***Douvillaster (Epiaster) vatonnei*** (Coquand, 1878), du Cénomanien de Maktar, Tunisie. (24,3 x 23,3 x 14 mm.).

MHNT PAL.2016.15.26 (RB 0808) ***Thagastea luciani*** (De Loriol, 1880), de l'Eocène moyen du Désert de Syrte, Libye. (14,3 x 13,3 x 5,6 mm).

MHNT PAL.2016. 14.28 (RB 366l) ***Sismondia occitana*** (Defrance, 1827), du Priabonien de Gironde, France. (18,9 x 16,6 x 7,2 mm).

2 tests tétramères présentant une dépression locale :

MHNT PAL.2016.14.64 (RB0460j) ***Heliophora orbiculus*** var. ***dentatus*** (Leske, 1778), du Pliocène supérieur du Sahara Occidental, Maroc. (26,6 x 25,5 x non mesurable).

MHNT PAL.2016.15.8 (RB 0503i**)** ***Astrodapsis diabloensis*** Kew, 1920, du Miocène supérieur de Californie, Etats Unis d'Amérique. (39,1 x 38,4 x 8,7 mm).

b) **Autres anomalies concernant des ambulacres et les plaques ocellaires.**

MHNT PAL.2016. 15.24 (RB 0684) ***Toxaster granosus kiliani*** Lambert, 1902, du Valanginien supérieur de La Martre, Var, France. (29,6 x 28,9 x 20,5 mm).

MHNT PAL.2016. 14.22 (RB 0288b**)** ***Parascutella producta*** **(**Agassiz, 1841), du Langhien de Charnay sur Lathan, Indre et Loire, France. (66,4 x 67,9 x 7,7 mm).

MHNT PAL.2016.14.2 (RB 0057a) ***Clypeaster laganoides*** Agassiz, 1847, du Langhien de Penedo, Sesimbra, Portugal. (141 x 123 x 26 mm).

MHNT PAL.2016.15. 28 (RB 0960) ***Toxaster maurus*** Lambert, 1931, du Barrémien d' Aziar, Agadir, Maroc. (42,8 x 40,9 x 16,3 mm).

c) Déformations d'ambulacres seuls.

MHNT. PAL.2016.14.13 (RB0184e**)** ***Hemiaster (Mecaster) pseudofournelli*** Péron et Gauthier, 1878, du Cénomanien de Sbeitla, Tunisie. (25,2 x 24 x 17, 5 mm)

MHNT PAL.2016.14.14 (RB 0185b*)* ***Hemiaster (Mecaster) ameliae*** Péron & Gauthier, 1878, du Cénomanien de Maktar, Tunisie. (31,5 x 30,6 x 21,2 mm).

MHNT PAL.2016.14.6 (RB 0121a) ***Echinolampas burdigalensis,*** Agassiz, 1840, du Lutétien de Blaye, Gironde, France. (59,1 x 54,6 x 28,7 mm)

MHNT PAL.2016.14.26 (RB 0366j) ***Sismondia occitana*** Defrance, 1827, du Priabonien de Pez, Gironde, France. (24,7 x 22,8 x 9 mm).

MHNT PAL.2016.14.9 (RB 0150b) ***Eupatagus floridanus*** Clark, 1915, de l'Eocène de Floride, Etats Unis d'Amérique (61,6 x 53 x 30, 7 mm).

II) ANOMALIES DE GIBBOSITE.

MHNT PAL.2016.14.17 (RB 0232b) ***Hyposalenia stellulata*** Agassiz,1838, du Barrémien inférieur d'Ait Hamouch, Maroc (22,3 x 12, 3 mm).

MHNT PAL. 2016.14.29 (RB 0377b) ***Tetragramma autissiodorense*** (Cotteau, 1851), du Barrémien inférieur d'Ait Hamouch, Maroc (19,5 x 10,1 mm).

MHNT PAL. 2016.14.30 (RB 0377c) ***Tetragramma autissiodorense*** **(**Cotteau, 1851**),** du Barrémien inférieur d'Ait Hamouch, Maroc. (27,2 x 13,5 mm).

MHNT PAL.2016.14. 66 (RB 1058) ***Dorocidaris taouzensis*** Lambert, 1933*,* du Cénomanien d' Ouzina, Maroc. (56,5 x 50,7 x 38,6 mm).

MHNT PAL.2016.15. 19 (RB 0529b) ***Hemicidaris luciensis*** d'Orbigny, 1850*,* du Bathonien supérieur de Luc-sur-Mer, Calvados, France. (29,3 x 16,6 mm).

MHNT PAL.2016. 14.5 (RB 0115a) ***Echinolampas (Hypsoclypus) deserticus*** Desio, 1929, du Burdigalien d'Umm er Rzem, Cyrénaïque, Libye. (97,3 x 92 x 52,8).

III) DEFORMATIONS LIEES AU VIEILLISSEMENT

MHNT PAL.2016.14.15 (RB 187e) ***Hemiaster (Mecaster) batnensis*** Coquand, 1862, du Cénomanien de Sbeitla, Tunisie. (36,1 x 33,2 x 24,2 mm).

MHNT PAL.2016.14. 4 (RB 0113b) ***Echinolampas appendiculata*** Emmons, 1858, de l'Eocène moyen de Caroline du Nord (Etats Unis d'Amérique). (41,8 x 37,1 x 19,7 mm).

MHNT PAL.2016. 14.12 *(RB 0184d)* ***Hemiaster (Mecaster) pseudofournelli*** Peron et Gauthier, 1878, du Cénomanien de Sbeitla, Tunisie. (30,8 x 29,2 x 23,7 mm).

IV) ANOMALIES FAISANT SUITE A DES CICATRISATIONS

MHNT PAL.2016.14. 16 (RB 0215d) ***Holaster toucasi*** Coquand, 1862, du Cénomanien de Maktar, Tunisie. (20,5 x 19,9 x 13,7 mm)

MHNT PAL.2016.15.20 (RB 0606) ***Temnocidaris (Stereocidaris) malum*** (Gras 1848), du Barrémien de Tamzargout, Maroc. (465,2 x 30 mm)

MHNT PAL.2016. 14.65 (RB 1008) ***Plegiocidaris mercieri*,** Lambert, 1933, du Bajocien de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc. (36,5 x 22,6 mm).

B) PROCESSUS ICHNOLOGIQUES : PREDATIONS ET PARASITISMES EXTERNES

I - BIOEROSION *IN VIVO*

a) Perforations.

MHNT PAL.2016. 14.1 (RB 0035a) ***Cassidulus conradi lyelli*** Conrad, 1850, de l'Eocène moyen de Caroline du Nord, Etats Unis d'Amérique. (29,8 x 25,8 x 15,2 mm).

MHNT PAL.2016.14.7 (RB 0134b) ***Echinolampas ovali****s* Bory de Saint Vincent, 1824, du Priabonien de Gironde, France. (45,4 x 35,9 x 23 mm).

MHNT PAL.2016.14.18 (RB 0242a) ***Lovenia forbesi*** Woods, 1861, du Miocène inférieur, Australie. (25 x 24 x 11 mm).

MHNT PAL.2016.15.21 (RB 0607c) ***Toxaster maurus*** Lambert, 1931, du Barrémien inférieur, Maroc. (24,7 x 23,3 x 15,6 mm).

MHNT PAL.2016.15.22 (RB 0670) ***Toxaster granosus kiliani*** Lambert 1902, du Valanginien supérieur des Alpes de Haute Provence, France. (25,3 x 24,2 x 17,7 mm)

MHNT PAL.2016.14.19 (RB 0242 b) ***Lovenia forbesi*** Woods, 1862, du Miocène inférieur, Australie. (20 x 18 x 9 mm).

MHNT PAL.2016.14.24 (RB 0316 c) ***Proescutella marginalis*** Desmoulins, 1835, du Lutétien supérieur de Gironde, France. (24,2 x 23,4 x 4,6 mm)

MHNT PAL.2016.14.25 (RB 0316 d) ***Proescutella marginalis*** Des Moulins, 1835, du Lutétien supérieur de Gironde, France. (24,7 x 24,7 x 5 mm).

MHNT PAL.2016.14.7 (RB 0134 b) ***Echinolampas ovalis*** Bory de Saint Vincent, 1824, du Priabonien de Gironde (France) (45,4 x 35,9 x 23 mm)

MHNT PAL.2016.14.8 (RB 0134 c) ***Echinolampas ovalis*** Bory de Saint Vincent, 1824**,** du Priabonien de Gironde, France. (36,2 x 29,4 x 16 mm).

MHNT PAL.2016.14.69 (RB 1125) ***Dorocidaris taouzensis*** Lambert, 1933, du Cénomanien d'Hamada Taouz, Maroc. (46,5 x 30,7 mm)

MHNT PAL.2016.15.29 (RB 0986) ***Asterocidaris bistriata*** (Gauthier, 1803), du Bajocien supérieur de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc. (25,8 x 15,9 mm).

MHNT PAL.2016.32.1 (RB 1142) ***Holectypus depressus*** (Leske, 1778) de la base du Callovien moyen de Chauffour, Sarthe. (19 x 9 mm).

b) Morsures

Morsures non cicatrisées

MHNT PAL.2016.14.67 (RB 1095) ***Echinolampas deshayesi*** Desor, 1847. Pliocène inf d' Almeria, Espagne. (47,6 x 41,7 x 15,4 mm)

MHNT PAL.2016.14.2 (RB 0057a) ***Clypeaster latirostris*** Michelin, 1861 du Langhien de Sesimbra, Portugal. (141 x 123 x 26 mm)

Morsures cicatrisées

MHNT PAL.2016.14.20 (RB 0254) ***Mellita aclinensis*** Kier, 1963, du Pliocène de Floride, Etats Unis d'Amérique. (66,6 x 61 x 8,2 mm).

MHNT PAL.2016.14.55 (RB 0460a) ***Heliophora orbiculus*** Linnaeus, 1758, du Pliocène Supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (37,8 x 37,9 x 6,8 mm).

MHNT PAL.2016.14.59 (RB 0460e) ***Heliophora orbiculus*** Linnaeus, 1758, du Pliocène Supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (34,6 x 31,5 x 6,4 mm).

MHNT PAL.2016.14.60 (RB 0460f) ***Heliophora orbiculus*** Linnaeus, 1758, du Pliocène Supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (32,5 x 9,1 x 6 mm).

MHNT PAL.2016.14.61 (RB 0460g) ***Heliophora orbiculus*** Linnaeus, 1758, du Pliocène Supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (34,3 x 33,7 x 5,9 mm).

MHNT PAL.2016. 14.62 (RB 0460h) ***Heliophora orbiculus*** Linnaeus, 1758, du Pliocène Supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (32,1 x 30,3 x 7 mm).

MHNT PAL.2016. 14.63 (RB 0460i) ***Heliophora orbiculus*** Linnaeus, 1758, du Pliocène Supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (24,5 x 21, 3 mm).

MHNT PAL. 2016.14.50 ***Encope macrophora tamiamensis*** Mansfield, 1932, du Pliocène, Tamiani fm, de Solana, Floride, Etats-Unis d'Amérique. (49,7 x 46,5 x 6,8 mm)

MHNT PAL. 2016.14.51 ***Encope macrophora tamiamensis*** Mansfield, 1932, du Pliocène, Tamiani fm, de Solana, Floride, Etats-Unis d'Amérique. (35,5 x 33,3 x 5,3 mm)

MHNT PAL. 2016.14.52 ***Encope macrophora tamiamensis*** Mansfield, 1932, du Pliocène, Tamiani fm, de Solana, Floride, Etats-Unis d'Amérique. (32,8 x 30,8 x 4,7 mm)

MHNT PAL. 2016.14.53 ***Encope macrophora tamiamensis*** Mansfield, 1932, du Pliocène, Tamiani fm, de Solana, Floride, Etats-Unis d'Amérique. (34,1 x 30,9 x 5,2 mm)

c) Griffures

MHNT PAL.2016.14.11 (RB 0184c) ***Hemiaster(Mecaster) pseudofournelli*** Péron et Gauthier, 1878, du Cénomanien de Sbeitla, Tunisie. (32,3 x 31,3 x 21,4mm).

MHNT PAL.2016.14.21 (RB 0262) ***Gymnocidaris koechlini*** Cotteau, 1862, (radiole) du Bajocien supérieur du Moyen Atlas, Maroc. (29 x 5 mm)

II - GALES

MHNT PAL.2016. (RB 0434) ***Plegiocidaris mercieri,*** Lambert, 1933, du Bajocien supérieur de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc (27 mm x 18 mm ; 8 gales de 7 à 12 mm sur la partie aborale).

MHNT PAL.2016. (RB 0991) ***Asterocidaris bistriata,*** Gauthier, 1903, du Bajocien supérieur de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc. (32,5 mm x18,3 mm ; 2 gales de 6 et 8 mm près de l'ambitus).

MHNT PAL.2016.32.1 (RB 1142) ***Holectypus depressus*** (Leske, 1778), du Callovien moyen de Chauffour, Sarthe, France. (16 x 10 mm ; 1 gale de 4 mm sur la partie aborale).

MHNT PAL.2016. (RB 0389f) ***Toxaster africanus*** Coquand, 1875***,*** du Berriasien d'Aït Hamouch, Agadir, Maroc. (33,4 x 30,7 x 18,9 mm; 2 gales de 3 mm).

MHNT PAL.2016. (RB 0435) ***Toxaster subcavatus*** Gauthier in Cotteau, Peron et Gauthier, 1875, de Safi, Maroc. (26,7 x 26 x 13 mm ; 1 gale de 4 mm).

MHNT PAL.2016.14.32 (RB 0402d) ***Psephechinus daguini*** Lambert, 1933, du Bajocien de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc. (43,6 x 30,3 mm; gale : 10 mm).

C) PROCESSUS TAPHONOMIQUES : BIOEROSION ET ALTERATIONS *POST MORTEM*

I – TRACES DE PACAGE

SUR LE TEST

(RB 0134 a) ***Echinolampas ovalis*** Bory, 1824, du Priabonien de Gironde, France. (38,8 x 31,1 x 18 mm). Non répertorié à Toulouse.

MHNT PAL.2016.14.6 (RB 0121a) ***Echinolampas burdigalensis*** Agassiz, 1840, du Lutétien de Blaye, Gironde, France. (59,1 x 54,6 x 28,7)

SUR LES RADIOLES

MHNT PAL.2016. 14. 36 à 44 (RB 0431, 0431 a, b, c, d, e, f, g ,h) ***Asterocidaris bistriata*** Gauthier, 1903, du Bajocien de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc.

II – ENCROUTEMENTS

a) Bryozoaires

MHNT PAL.2016.15.1 à 15.6 (RB 0467) radioles **d'*Asterocidaris bistriata*** Gauthier, 1803, du Bajocien de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc.

b) Balanes

MHNT PAL.2016.14.54 (RB O460) ***Heliophora orbiculus dentatus*** Linnaeus, 1758, et Leske, du Pliocène supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (40,5 x 37,3 x 7 mm)

MHNT PAL.2016.14.34 (RB 0424a) ***Clypeaster rangianus*** Desmoulins, 1835 du Pliocène supérieur de Barbas, Sahara Occidental, Maroc. (97,8 x 87,7 x 24 mm)

MHNT PAL.2016.14.48 (RB 0446 b) ***Dendraster excentricus*** Eschscholtz, 1831, actuel de Californie, Etats Unis d'Amérique. (53 x 53 x 7,6 mm)

c) Huîtres

MHNT PAL.2016.14.33 (RB 0407g) ***Toxaster granosus kiliani*** Lambert, 1902, du Valanginien supérieur de Trigance, Var, France. (33,7 x 32,8 x 23,9 mm).

MHNT PAL.2016.15.23 (RB 0683) ***Toxaster granosus kiliani*** Lambert, 1902, du Valanginien inférieur de La Palud sur Verdon, Alpes de Haute Provence, France (26,2 x 25,4 x 18,5 mm).

d) Serpules

MHNT PAL.2016.14.35 (RB 0425b) ***Echinocorys vulgaris*** (Breynius, 1732), du Campanien supérieur de Guerville, Yvelines, France. (50,4 x 42,2 x 42,6).

MHNT PAL.2016.14.47 (RB 0445) ***Toxaster peroni*** Lambert, 1920, du Barrémien inférieur d'Aït Hamouch, Agadir, Maroc (27,7 x 26,6 x 19,2 mm).

III – PERFORATIONS *POST MORTEM* .

a)Perforations isolées sur radioles

MHNT PAL.2016.15.9 à 15.18 (RB 0508) ***Asterocidaris bistriata*** Gauthier, 1903, du Bajocien de Boulemane, Moyen Atlas, Maroc.

b)Concentration de microperforations

MHNT PAL.2016.14.35 (RB 0425) ***Echinocorys scutatus*** Leske, 1778, du Campanien supérieur de Guerville, Yvelines, France. (50,4 x 43,2 x 42,6 mm)

III) DEFORMATIONS DUES A L'ENFOUISSEMENT (COMPACTION DIFFERENTIELLE).

MHNT PAL.2016.15.28 (RB 0960) ***Toxaster maurus*** Lambert, 1931, du Barrémien supérieur d'Aziar, Agadir, Maroc. (42,8 x 40,9 x 16,3 mm)

MHNT PAL.2016.15.20 (RB 0606) ***Temnocidaris (Stereocidaris) malum*** (Gras, 1848), du Barrémien de Tamzargout, Agadir, Maroc. (46,2 x 30 mm)

REMERCIEMENTS

Nous remercions très sincèrement Roland REBOUL et Véronique BARON, à qui nous devons non seulement les spécimens étudiés, mais aussi les photographies ; Le Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse qui a bien voulu nous confier les spécimens, et particulièrement Yves LAURENT pour son accueil chaleureux ; Michel CREUZE DES CHATELLIERS, qui nous a obligeamment ouvert les portes de la collection de zoologie de l'Université Lyon I- Claude Bernard, où se trouve une partie de la collection Koehler ; Christian NEUMANN, qui nous a donné de précieuses informations au sujet de certains spécimens.

BIBLIOGRAPHIE

AGASSIZ L. (1838) - **Du genre Scutellina** , in Agassiz L., Desor E. et Valentin G. **Monographies d'Echinodermes vivants et fossiles.** Neuchâtel en Suisse, Aux frais de l'auteur, 98-101.

AUSICH W.I. (2001). **Echinoderm taphonomy**. Echinoderm studies, 6, 171-227.

BAUER J. C. & **YOUNG C. M.** (2000) - **Epidermal lesions and mortality caused by vibriosis in deep-sea Bahamian echinoids: a laboratory study.** Dis. Aquat. Org., 39: 193-199.

BELL J. (1880) – **Note on an Abnormal (quadriradiate) specimen of *Amblypneustes formosus.*** Journ. Linn. Soc., Zoology, p. 126, pl.V.

BIRKELAND C. & FU-SHIANG CHIA (1971) – **Recruitment risk, growth, age and predation in two populations of sand dollars *Dendraster excentricus* (Eschsoltz).** J. Exp. Mar. Ecol., 1971, vol. 6, PP. 265-278.

BORSZCZ T., KUKLINSKI P., ZATON M. (2012 **- Encrustation patterns on Late Cretaceous (Turonian) echinoids from southern Poland**. This article is published with open access at Springerlink.com

BORSZCZ T. & **BALAZY P.** (2016) - Direct evidence of sea anemone predation on Arctic echinoids, *Poland Mar Biodiv* 46:13.

BRETON G. (2011) - **Le Gault du Perthois: terriers, phosphates et petites crottes.** Bull. Ass. Géologique Auboise, 31.

BROMLEY R.G. (1981) - **Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small roundholes in shells** ACTA GEOLOGICA HISPANICA. Concept and method in Paleontology, 16 (1981) 1-2: 55-64.

CARPENTER W.B. (1870) – **Regeneration of Spines of Echinidae.** Monthly Microcospical Journ. III, 225.

CHADWICK H.C. (1897) - **Note on a tetramerous specimen of *Echinus esculentus*.** Transact. Liverpool Biol. Soc*.,* XIII: 88

DAFNI J. (1983) - **Aboral depressions in the test of the sea-urchin *Tripneustes* c.f. *Gratilia* (L.) in the Gulf of Eilat, Red Sea**. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 67: 1-15.

DAVID B. & MOOI R. (1996) - **Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata**. C.R. Acad. Sc. Paris, Sciences de la vie, **319 :** 577-584

DAVID B. & MOOI R. (1999) - **Comprendre les échinodermes : la contribution du modèle extraxial-axial.** Bulletin de la Société géologique de France, **170 :** 91-101.

DODERLEIN L. (1906). **Die Echinoiden der deutschen Tiefsee-Expedition.** Deutsche Tiefsee-Exped, 5: 61-290

EFREMOV I. A. (1940) **« Taphonomy: a new branch of paleontology »,** *Pan-American Geology*, 74, pp. 81-93

GAILLARD C. (2011) - **Ichnotaxinomie et notion d'ichnoespèce** Comptes Rendus Palevol 10 (2) : 209-218.

GAUTHIER V. (1885)- **Sur quelques Echinides monstrueux appartenant au genre *Hemiaster*.** Ass. Franç. pour l'Avanc. des Sciences, XIII.

GILLES K. W. & **PEARSE J. S.** (1986) - **Disease in sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus:* experimental infection and bacterial virulence.** Dis. aquat. Org., 1: 105-114.

GORDON I. (1925) - **The development of the calcareous test of Echinus miliaris**. Philosophical transactions of the royal society (B) 214:259-312

HANGER R.A. (1992) - ***Podichnus centrifugalis* (Bromley and Surlyk, 1973) in the Cretaceous (Albian) Duck Creek Formation, Tarrant County, Texas.** Texas Journal of Science, 44: 252-254.

JACKSON, R. T. (1912) **. Phylogeny of the Echini, with a revision of Paleozoic species. Mem.** Boston Soc. Nat. Hist., 7: 1- 491.

JAGT J. W. M., **DORTANGS R.**, **SIMON E.** & **VAN KNIPPENBERG P.** (2007) **First record of the ichnofossil *Podichnus centrifugalis* from the Maastrichtian of northeast Belgium.** Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre, 77: 95–105.

JANET C. & **CUENOT L.** (1891) – **Notes sur les orifices génitaux multiples, sur l'extension des pores madréporiques hors du madréporite, etc.** Bull. Soc. Géol. France 3:19, 295.

JANGOUX M. (1987) - **Diseases of Echinodermata. I Agents microorganisms and protistans.** Dis. Aquat. Org., 2: 147-162.

JANGOUX M. (1987) **- Diseases of Echinodermata. II Agents metazoans (Mesozoa to Bryozoa).** Dis. Aquat. Org., 2: 205-234.

JANGOUX M. (1987) - **Diseases of Echinodermata. III Agents metazoans (Annelida to pisces).** Dis. Aquat. Org., 3: 59-83.

JANGOUX M. (1987) - **Diseases of Echinodermata. IV. Structural abnormalities and general considerations on biotic diseases.** Dis. Aquat. Org., 3: 221-229

KOEHLER R. (1922) - **Anomalies et irrégularités du test des Echinides**. Bulletin de l'Institut Océanographique, 419.

KOEHLER R. (1924) - **Anomalies, irrégularités et déformations du test chez les Échinides.** Annales de l'Institut Océanographique, 1 (5).

KOEHLER R. (1930) - **Description de deux *Dorocidaris papillata* anormaux provenant de Monaco.** Bull. de l'Institut Océanographique, 552.

KROH A. (2001) **– Palaeolontological implication of skeletal modification by predation –Using *Paracentrotus lividus* (Echinoidea) from the Mediterranean Sea as an exemple,** in Barker F. (ed.): Echinoderms 2000, Proceeding of the 10th International Conference, Dunedin. Balkema publisher.

LEBRUN P. et PINEAU J.P. (2015) – **Les oursins tératologiques du callovien sarthois… et d'ailleurs.** Fossiles, 23: 31-49.

LEFEBVRE B., EL HARIRI K., LEROSEY-AUBRIL R., SERVAIS T., VAN ROY P. (2016) – **The Ferzouata Shale (Lower Ordovician, Anti-Atlas, Marocco) : A historical review.** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 460: 7-23

LOVEN S. (1874) - **Etudes sur les echinoidées.** Kong. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 11 (7), 1–91.

MAC INTOSH H. W. (1875) – **On a malformed corona of *Echinus esculentus*.** Proc. Royal Irish Acad. II: 11, 206, pl. XXI et XXII.

MAC INTOSH H. W. (1876) – **On the results of injuries to the spines of Echini.** Trans. Royal Irish Academy, XXV.

MAES P. & JANGOUX M. (1984) **- The bald-sea-urchin disease: a biopathological approach.** (International Helgoland Symposium on Diseases of Marine Organisms, Helgoland (FRG), 11 September 1983). Helgoländer Meeresuntersuchungen, 37: 217-224

MARKEL K. (1981) - **Experimental morphology of coronar growth in regular echinoids.** Zoomorphology, 97: 31-52

MEHL J., MEHL D. & **HACKEL W.** (1991) - **Parasitare Zystenbildungen an jurassischen Cidariden und das *Porospongia*-Problem.** Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, A134: 227–261.

MERCIER J. (1936) - **"Zoothylacies d'Échinide fossile provoquées par un Crustacé: Castexia douvillei nov. gen., nov. sp**. Bulletin de la Société Géologique de France, sér 5.6 (1936): 149-154

MERLE D., GARRIGUES B., POINTIER J.P. (2011): **Muricinae**, in **Fossil and recent Muricidae oft he world.** Conch Books.

MOORE H. B. (1974) - **Irregularities in the test of regular urchins.** Bull. Mar. Sci., 24: 545 – 560.

MORTENSEN T. (1909) - **Die Echinoiden.** Deutsch. Siidpol. Exp.1901-1903, 11 (3): 1-

MORTENSEN T. (1943) - **Monograph of the echinoidea**. III (2). C.A. Reitzel. Copenhagen.

MOYNE S., THIERRY J., MARCHAND D., NICOLLEAU P., PINEAU J.P., COURVILLE P., SAUCEDE T. (2005) - **Le genre *Nucleolites* (Echinoidea, Cassiduloidea) du Bajocien à l'Oxfordien dans le Bassin de Paris : apport des données architecturales à la systématique et à la phylogénie.** Geobios, 38: 519-532

NEBELSICK J.H. & KOWALESKI M. (1999) - **Drilling predation on Recent clypeasteroid echinoids from the Red Sea**. Palaios, 14: 127–144.

NEUMANN, C. (2000) - Evidence of predation on Cretaceous sea stars from north-west Germany. Lethaia, Vol. 33, pp. 65-70.

NEUMANN C. & WISSHAK M. (2006) - **A Foraminiferal Parasite on the Sea Urchin Echinocorys: Ichnological Evidence from the Late Cretaceous (Lower Maastrichtian,Northern Germany).** Ichnos, 13:185–190.

NEUMANN C., WISSHAK M. & BROMLEY R.G. (2008**) - Boring a mobile domicile: an alternative to the conchicolous life habit,** in Wisshak M, Tapanila L. ed.: **Current Developments in Bioerosion**, Springer, pp.307-327

NEUMANN C. & WISSHAK M. (2009) - **Gastropod parasitism on Late Cretaceous to Early Paleocene holasteroid echinoids — Evidence from Oichnus halo isp. n.** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 284 (2009) 115–119.

OSBORN H.L. (1898) – **A case of variation in the number of ambulacral System of Arbacia punctata.** Americ. Natural. XXXII, 259.

PHILIPPE M. (1983) - **Déformation d'une Scutelle (Echinoidea, Clypeastroida) miocène due à la fixation d'une balane. Hypothèse paléoécologique.** Géobios, 16 (3): 371-374.

PHILIPPI R. (1837) – **Beschreibung zweier missgebildeter Seeigel.** Archiv. F; naturgeschicht III: 1, 241.

RADWAŃSKA U. & **RADWAŃSKI A.** (2005) - **Myzostomid and copepod infestation of Jurassic echinoderms: a general approach, some new occurrences, and/or re-interpretation of previous reports.** Acta Geologica Polonica, 55: 109–130.

RADWAŃSKA U. & **POIROT E.** (2010) - **Copepod-infested Bathonian (Middle Jurassic) echinoids from northern France.** Acta Geologica Polonica, 60 (4): 549–555.

REGIS M.B. & THOMASSIN B.A. (1984) **– Anomalies de structure des radioles de *Heterocentrotus mammillatus* (Echinodermata : Echinoidea) en microcosme *in vitro.*** Mar. Biol. 75 (1): 89-98

SANTOS A.G. & **MAYORAL E.J.** (2008) - **Colonization by barnacles on fossil *Clypeaster*: an exceptional example of larval settlement.** Lethaia, 41: 317–332.

SAUCEDE T., MOOI R. & David B. (2007) - **Phylogeny and origin of Jurassic irregular echinoids (Echinodermata : Echinoidea).** Geological Magazine, 144(2): 1-28.

SAUCEDE T., LAFFONT R., LABRUERE C., JEBRANE A., FRANCOIS E., EBLE G.J. & DAVID B. (2015) - Empirical and Theoretical Study of Atelostomate (Echinoidea, Echinodermata) Plate Architecture: Using Graph Analysis to Reveal Structural Constraints. Paleobiology, 41(3): 436-459.

SOLOVYEV A. (1961) **- The parasite *Canceripustula nocens* in a Late Jurassic echinoid.** *Paleontologitshesky Zhurnal,*.4, pp. 115-119.

STEWART T.H. (1860) – **On a malformation in Echinus flemingii**. Ann. Ma; Nat. Hist. 3: V, 243.

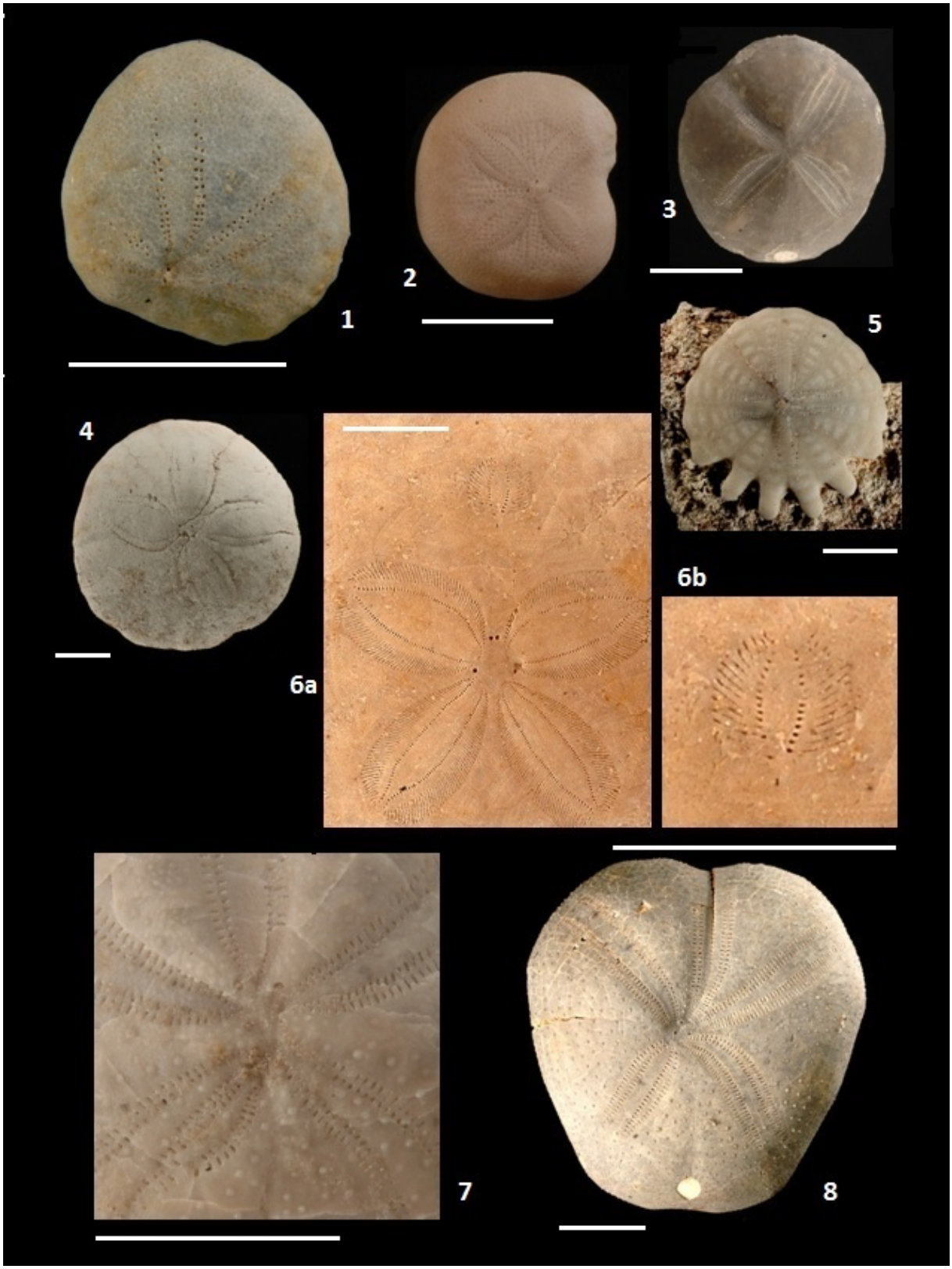
STEWART T.H. (1880) – **Not on an abnormal Amblypneustes griseus.** Journ. Linn. Soc. London. Zoology, XV: 82, 130.

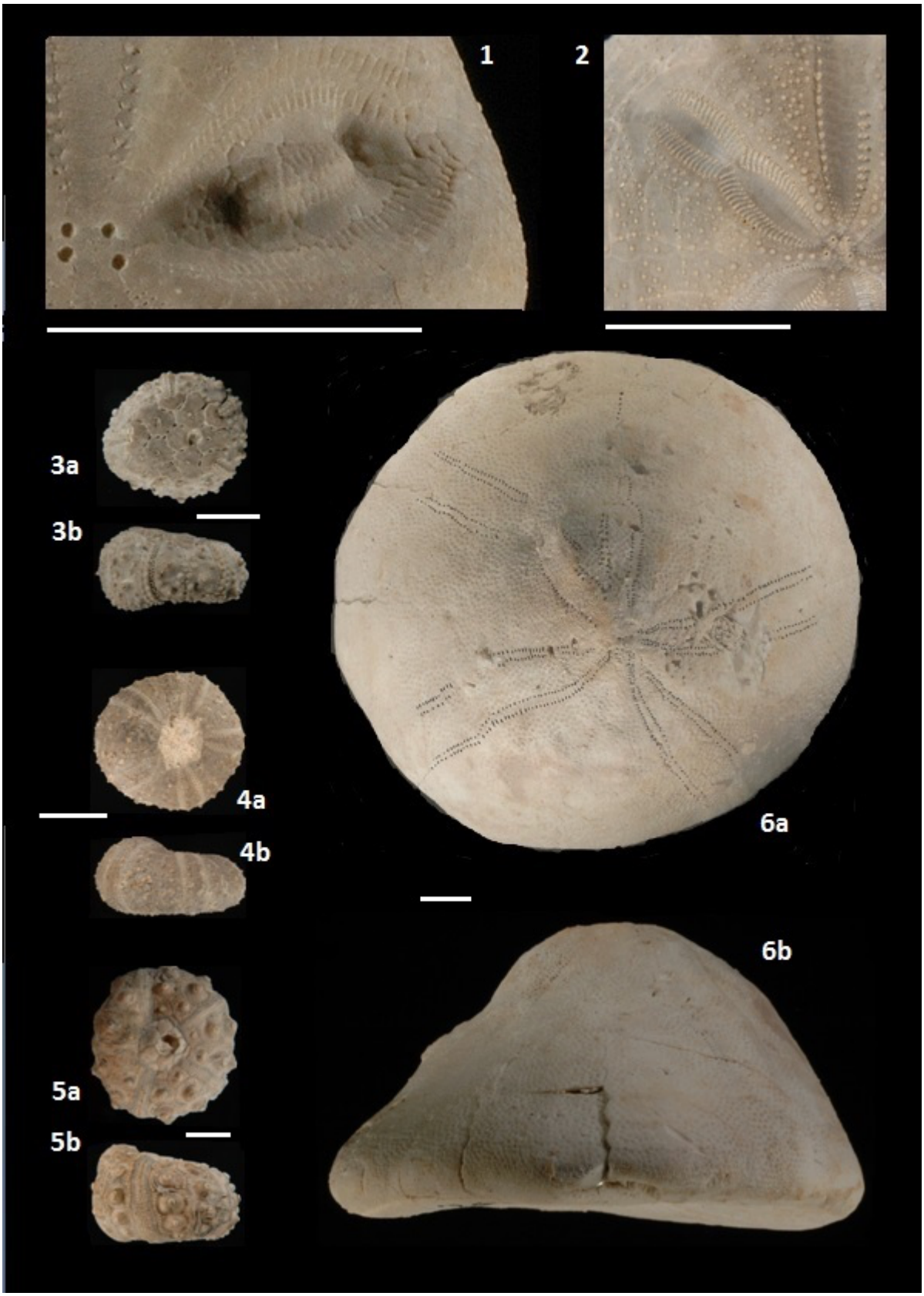
WILSON M.A., BORSZCZ T., ZATON M. (2015) - **Bitten spines reveal unique evidence for fish predation on Middle Jurassic echinoids**. *Lethaia* 48: 4-9.

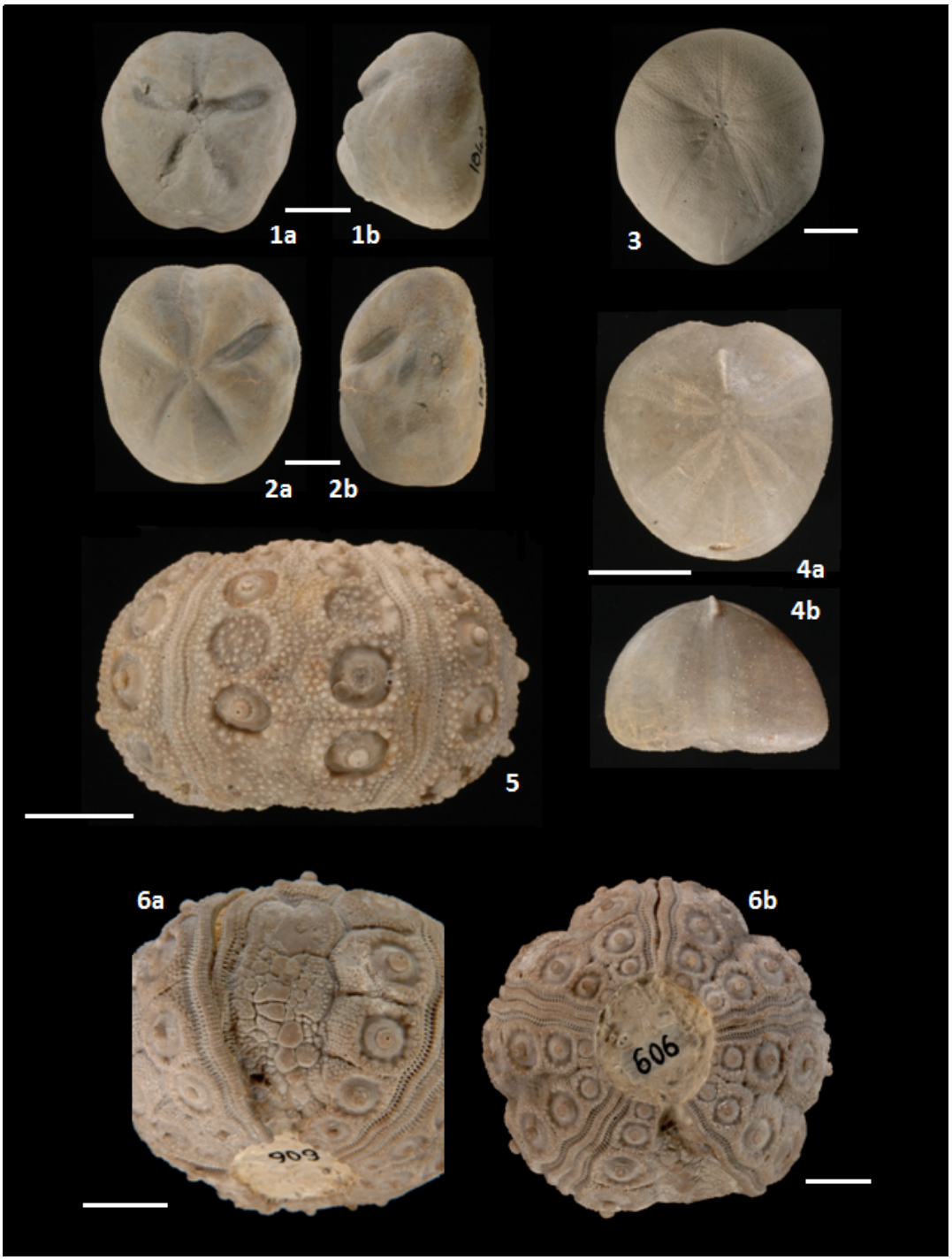
WISSHAK M. & **NEUMANN C.** (2006) - **Asymbiotic association of a boring polychaete and an echinoid from the Late Cretaceous of Germany.** Acta Palaeontologica Polonica, 51 (3): 589–597.

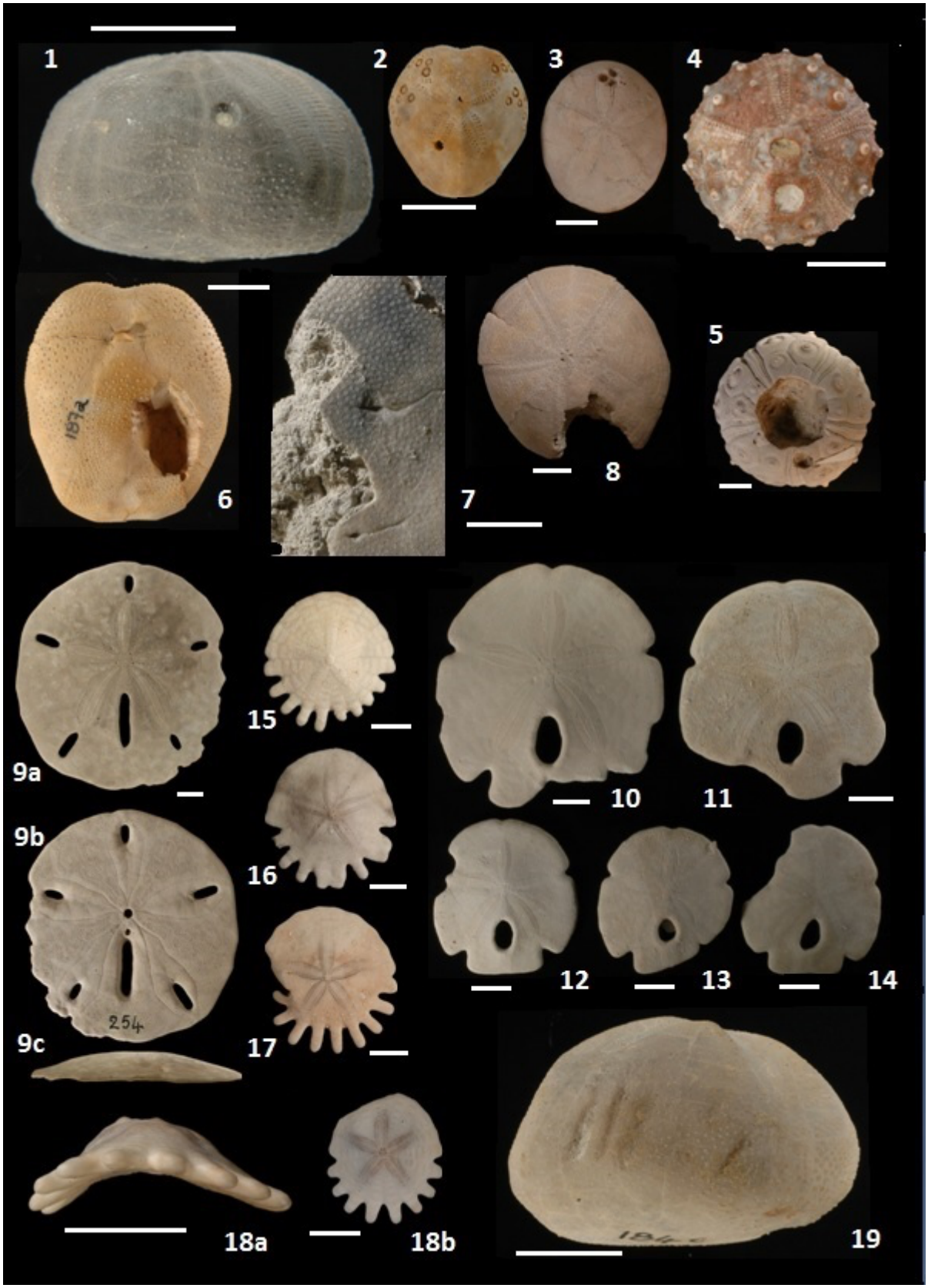
ZAMORA S., MAYORAL E., GAMEZ-VINTANED J. A., BAJO S., ESPILEZ E (2008) - **L'échinide fouisseur *Micraster* : trajectoires taphonomiques indiquées par des corps fossiles et des traces de sclérozoaires dans le Crétacé supérieur du Nord de l'Espagne.** Geobios 41, p. 15-29.

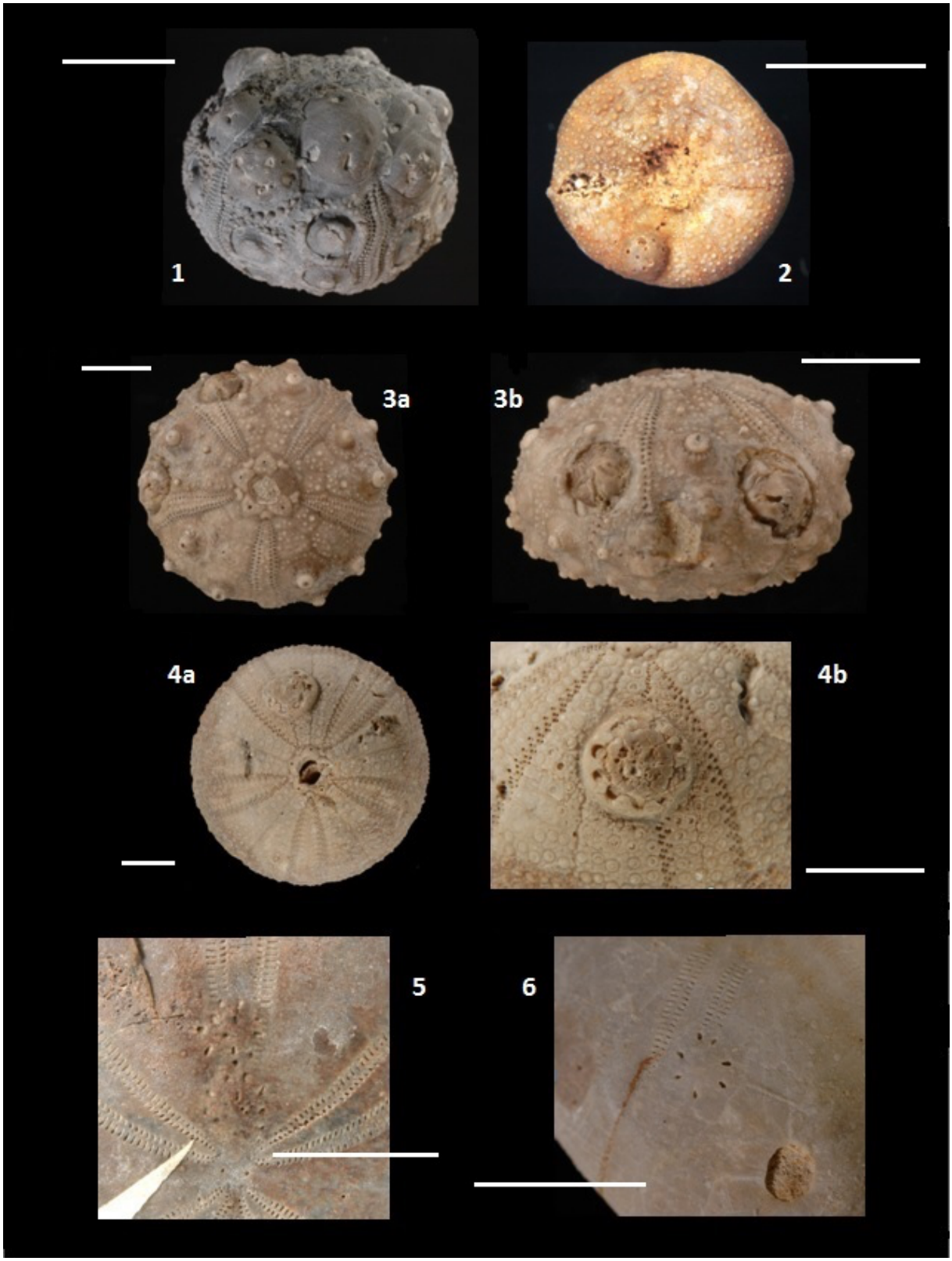
ZONNEVELD J.P. & GINGRAS M. (2014). ***Sedilichnus, Oichnus, Fossichnus*, and *Tremichnus*: small round holes in shells' revisited.** Journal of Paleontology, 88(5): 895-905.

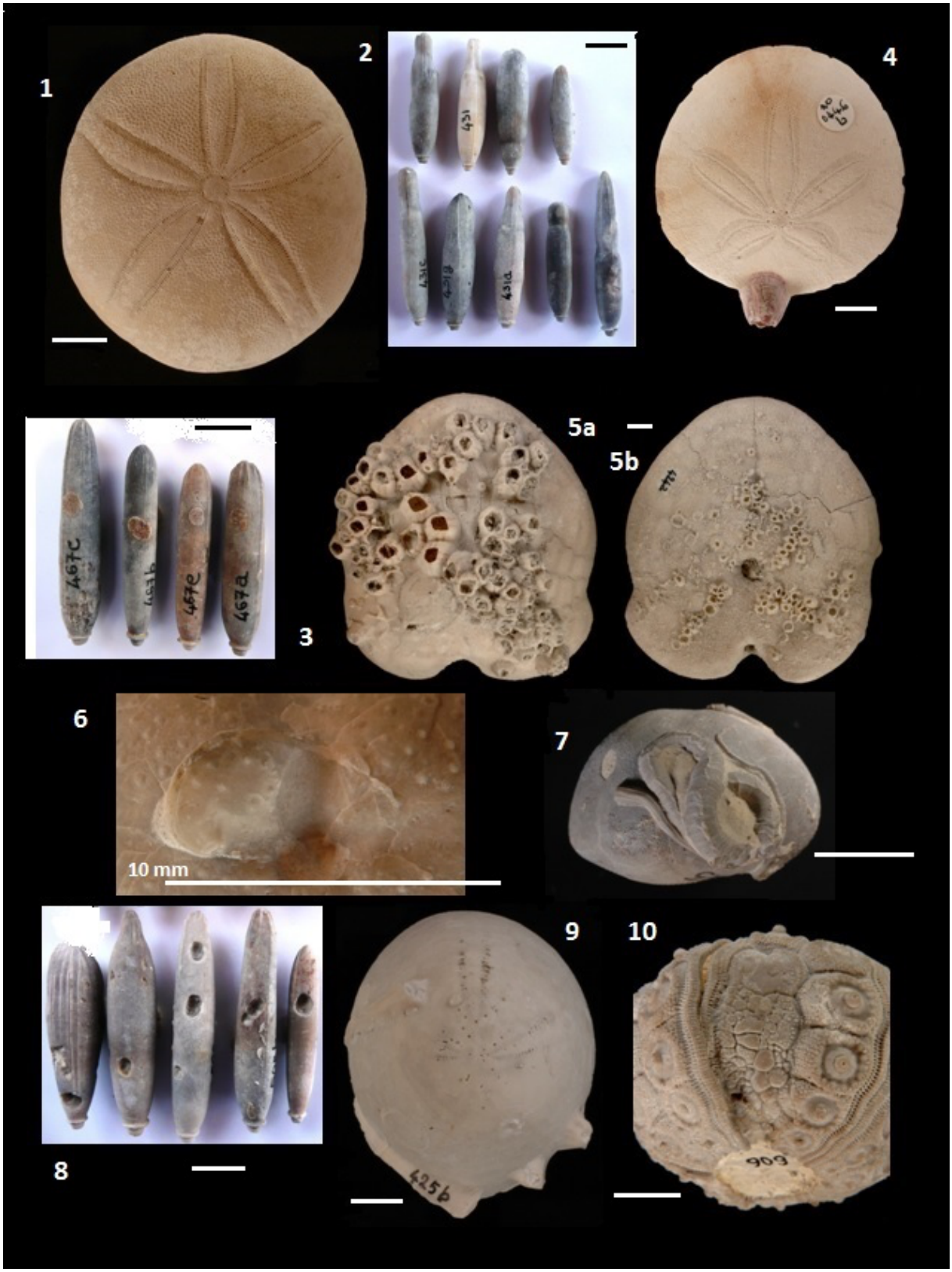

1
2
3
4
5
6a
6b
7
8


1
2
3a
3b
4a
4b
5a
5b
6a
6b


1a
1b
3
2a
2b
4a
4b
5
6a
6b
606
606


1
2
3
4
5
6
7
8
9a
9b
9c
10
11
12
13
14
15
16
17
18a
18b
19


1
2
3a
3b
4a
4b
5
6


1
2
4
5a
5b
3
6
10 mm
7
8
9
10