

D. GASPARD

CH. MULLON

**Étude de la différenciation spécifique  
sur trois populations de térébratules  
biplissées du Cénomanién**

*Les cahiers de l'analyse des données*, tome 5, n° 2 (1980),  
p. 193-211

[http://www.numdam.org/item?id=CAD\\_1980\\_\\_5\\_2\\_193\\_0](http://www.numdam.org/item?id=CAD_1980__5_2_193_0)

© Les cahiers de l'analyse des données, Dunod, 1980, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Les cahiers de l'analyse des données » implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme  
Numérisation de documents anciens mathématiques

<http://www.numdam.org/>

ÉTUDE DE LA DIFFÉRENCIATION SPÉCIFIQUE  
SUR TROIS POPULATIONS DE TÉRÉBRATULES  
BIPLISSÉES DU CÉNOMANIEN  
[TÉRÉBRATULES]

par D. Gaspard <sup>(1)</sup>  
et Ch. Mullon <sup>(2)</sup>

1 *Définition synthétique de l'espèce et analyse des données* : Du grand livre "Rythmes et modalités de l'évolution", où G. Simpson (1944) expose sa Théorie synthétique, on a pu (cf TI A n° 2 [Cl. Nat.]) extraire les trois thèses suivantes :

1°) L'ensemble des vivants est comme une matière plastique qui se moule dans les diverses stations écologiques qui s'offrent à elle, tout ce qui n'est pas adapté à la forme du moule étant détruit : c'est le principe de sélection par le milieu et le mode de vie.

2°) Cette matière plastique ne peut être comprise que par une sorte de mécanique statistique : l'objet qui évolue n'est pas tant l'individu que le groupe, d'autant moins stable qu'il est plus petit. Cette dernière thèse que Simpson développe beaucoup, nous paraît justifier le titre de théorie synthétique ; ce dernier mot étant entendu dans son sens étymologique d'élaboration par confrontation, mise en commun.

3°) Pour garder l'image de la matière plastique, la mobilité des molécules (i.e. l'aptitude des individus à changer de forme et à transmettre ces changements) provient des mutations, changements fortuits dans la structure des germes d'où sont issus les descendants.

A la deuxième thèse s'harmonise la conception, si intéressante pour l'analyse des données, que Simpson (1961, p. 65) propose de l'espèce : "The fundamental unit of evolution is the species. That category cannot be naturally defined in terms of static pattern or morphology but only in terms of dynamic, evolutionary, genetical concepts and relationships among and between populations... Taxonomic studies are always statistical in nature. The true object of inquiry, the population in nature, can rarely be observed directly and entire..."

Et par statistique, il ne convient pas seulement d'entendre comme le fait explicitement Simpson, méthode d'observation par échantillonnage, mais mode d'être de l'espèce qui en elle-même n'est jamais qu'un échantillon (en équilibre statistique parfois très instable) des diverses formes possibles. Cette conception de l'espèce comme une destruction de masses sur un espace continu est, elle-aussi, manifestement présente à l'esprit de Simpson.

Ainsi non seulement l'espèce n'est pas une réalité ponctuelle (comme si tous les individus étaient identiques, ce qui est visiblement faux), mais la dispersion des formes est un élément essentiel de sa définition. Au niveau des caractères, on parle communément de *pool*

(1) Laboratoire de Pétrologie Sédimentaire et Paléontologie, Bât. 504  
Univ. Paris XI ; Orsay 91405

(2) Statisticien à l'ORSTOM

de gènes , pour signifier les variantes (allèles) de chaque gène qui , avec des fréquences inégales sont distribuées dans l'espèce. Au niveau des individus , la notion d'espèce apparaît inséparable de celle de *population* ou communauté d'individus en continuité spatio-temporelle et se reproduisant entre eux. D'où la définition biologique (ou plutôt bio-écologique) de l'espèce : comme ensemble de populations communiquant entre elles ou susceptibles de communiquer. Cette thèse est aussi soutenue par Mayr (1974).

Il ne faut toutefois pas dissimuler que , pour profonde qu'elle soit, cette définition de l'espèce, n'offre pas au naturaliste une certitude absolue. En effet particulièrement pour les formes peu mobiles (ou fixes comme les végétaux ou les brachiopodes), des populations séparées dans l'espace, tendent à se distinguer graduellement au cours du temps par des différences dont on hésitera parfois à dire si elles suffisent à distinguer deux espèces.

Dans le cas des espèces actuelles, des essais de fécondation croisée apportent une information éventuelle , sinon décisive (des espèces généralement reconnues comme distinctes pouvant être totalement ou partiellement interfécondes). De plus la description des individus ne se borne pas à des mensurations prises sur des parties dures , on descend au niveau microscopique (e.g. détermination des caryotypes) , et ce qui est essentiel, les proportions et dispositions des organes, sont interprétées à la lumière de leurs fonctions.

Pour les populations fossiles (particulièrement s'il s'agit d'espèces , voire même de genres ou d'ordres totalement éteints) le champ d'observation est limité aux mensurations des parties dures (complétées éventuellement des empreintes de certaines parties molles) et à la microstructure des tissus minéralisés (os des vertébrés , coquilles ou tests des invertébrés...). Dès lors on s'intéressera à l'analyse multidimensionnelle des populations. Chaque individu est assimilé à un vecteur de description (mensurations complétées éventuellement par d'autres caractères), une population est un nuage de points, et l'on étudie par des méthodes devenues maintenant classiques (analyse factorielle , classification automatique...) la dispersion de ces nuages , leur forme , leurs empiétements naturels ou leur séparation.

En fait, bien que ces méthodes multidimensionnelles semblent les plus précieuses pour la paléontologie\*, c'est pour les formes vivantes (voire subfossiles : cf Mahé Thèse Paris 1973 et traité TI C n° 8) qu'elles ont été quasi exclusivement appliquées jusqu'ici. Même si la collecte des données requiert toujours compétence et patience (les lecteurs des *Cahiers* pourront considérer les travaux de L. Bellier et B. Abi-Boutros : Vol II pp 345 sqq ; et de V. Eisenmann et J.C. Turlot . Vol III pp 179 sqq) les formes vivantes se rencontrent du moins intactes en assez grand nombre pour offrir matière à l'analyse statistique. Tel n'est pas le cas pour les fossiles des vertébrés. En revanche, les coquilles de brachiopodes se trouvent en assez grand nombre (voire en très grand nombre) et se prêtent à des mensurations précises : d'où le thème de la présente étude.

Avant d'entrer dans la description des données et l'exposé des résultats, nous devons encore avertir le lecteur que dans l'interprétation la prudence s'impose! En effet d'une part la description d'un individu par des mensurations n'est pas une description complète (ou seulement suffisante , en ce sens qu'elle refléterait l'ensemble des autres caractères) et c'est pourquoi des nuages de points peuvent empiéter sans que les espèces dont relèvent les populations représentées par ces nuages communiquent entre elles. D'autre part l'aspect extérieur d'un individu (phénotype) résulte de l'expression de l'actualisation de ses potentialités génétiques (génotype) dans un milieu plus ou moins favorable à la croissance et au développement : en sorte que deux populations

\* Delance 1974 , Laurin 1977

qui relèvent d'une même espèce, et se distinguent peu quant aux génotypes qui y sont représentés, pourraient différer nettement au niveau phénotypique (lequel est seul accessible à nos mensurations).

## 2 Le problème et les données

2.0 Morphologie des brachiopodes : A l'usage des lecteurs statisticiens ne disposant pas des publications classiques du domaine de la paléontologie, rappelons quelques données fondamentales. Attestés depuis le paléozoïque, les brachiopodes présentent de nombreuses espèces fossiles ainsi que quelques espèces actuelles. Leur apparence de coquillage bivalve les a jadis fait ranger parmi les mollusques dont ils se distinguent pourtant nettement par leur organisation biologique, et même par la configuration de leurs coquilles comportant une valve dorsale et une valve ventrale ayant chacune une symétrie bilatérale (droite-gauche) : cf fig. 1.

Au statisticien habitué à l'analyse morphologique des vertébrés (et notamment à la crâniométrie : cf L. Bellier et J. Mahé *in* TI C ; et Bellier, Abi Boutros, Eisenmann, Turlot *in* Cahiers Vol II n° 4 et Vol III n° 2) il convient de signaler les particularités de la morphologie des invertébrés.

Pour tout être vivant (ou tout organe dur, tel qu'un os ou une valve), la forme résulte principalement de la croissance non uniforme des parties, à partir d'une forme initiale toujours très simple (e. g. en sphère ou en disque). De plus, quand le développement spatial d'une partie entre en conflit avec celui d'une autre, se produisent au cours de l'ontogénèse des transformations qualitatives majeures telles que basculements ou plissements (objets aujourd'hui d'une théorie géométrique générale : la théorie des catastrophes, due à R. Thom ; et dont on a parlé dans les Cahiers : cf Vol III pp 235-238). Ainsi une grande diversité de formes complexes peut résulter du jeu indépendant mais différencié d'un phénomène local très simple, le taux de croissance, sans qu'intervienne à proprement parler un modelage global.

Il y a toutefois entre l'os du vertébré et la coquille du brachiopode une différence fondamentale : l'os est un tissu vivant en constante reconstruction (non seulement au cours de la croissance, mais jusqu'à l'extrême limite de la vie : lamelles minérales et cellules se renouvelant sans cesse à des positions alternées). La coquille au contraire est une masse organominérale construite une fois pour toutes, pénétrée de ponctuations que parcourent des caeca épithéliaux, mais ne vivant proprement que par sa surface interne en accroissement et surtout par la ligne de commissure des deux valves, ligne suivant laquelle celles-ci se développent par apposition de matière dure secrétée par le bord du manteau. Or comme sur les valves les positions successives de la ligne frontière (commissure) restent marquées par des stries, (à peu près concentriques) et que de même la direction du développement radial se lit sur un pinceau de lignes divergentes, on a en fait sur chaque spécimen (dans la mesure où les stries n'en sont point effacées) non seulement un état ultime atteint par celui-ci, mais une récapitulation précise de tous les états successifs par lesquels il est passé (l'échelle de temps manquant seule, pour que l'ontogénèse soit parfaitement connue).

De ce point de vue (que M.J.S. Rudwick a croyons-nous l'un des premiers adopté en toute lucidité dans l'étude des brachiopodes : cf *Geological Magazine* : Vol XCVI n° 1 ; 1959) toutes les formes de brachiopodes résultent d'un unique programme de croissance, les paramètres variant seuls d'un cas à l'autre. Ici le terme de programme est employé dans le sens même qu'il a en informatique, à telle enseigne qu'il a été possible d'engendrer sur ordinateur la diversité des formes connues et possibles, (cf *Geometric analysis of shell coiling ; General problems*

in *J. Paleont* Vol 40 pp 1178-1190).

Il importe de voir tout ce qu'une telle conception de la morphogénèse des valves implique à la fois pour la taxinomie et pour l'analyse des données, Rudwick (cf *Living and Fossil Brachiopod* 1970) écrit en substance :

"Il est parfaitement possible, en principe, que la forme caractéristique d'une espèce se change en celle d'une autre espèce par simple modification des taux de croissance. Une telle évolution pourrait s'être produite une ou plusieurs fois, elle serait parfaitement réversible... Quels que soient les changements *fonctionnels* que ces transformations reflètent, il est clair que leur réalisation ne pose aucun problème *structurel*".

De ce point de vue radical, on peut se demander si l'étude morphologique des valves apporte quoi que ce soit de décisif quant à la détermination des espèces, car qui dit espèce dit en un certain sens discontinuité, et la forme on le voit ici (non seulement au sein d'une espèce, mais sur l'ensemble de l'embranchement!) résulte du jeu continu d'un programme unique (même si, un taux de croissance particulièrement élevé dans un secteur aboutit à une *catastrophe* de plissement, donc à un trait morphologique distinctif). C'est pourquoi le paléontologue doit aussi être particulièrement attentif à la *microstructure* des coquilles; laquelle révèle, sans doute possible, des différences entre espèces.

Evidemment, ici comme ailleurs, il ne faut pas pousser les déductions jusqu'à l'absurde. On sait certes, depuis le travail fondamental de H.M. Du Bois (in *Puget Sound Marine Stat Publ.* TI pp 177-183; 1916) que les brachiopodes vivants d'une même espèce, (bien plus: d'une même population!) peuvent produire une certaine diversité de formes selon le point de fixation des larves (état initial natatoire de l'animal dépourvu de coquille, ayant sa fixation au fond). Mais pour une espèce donnée cette variabilité s'exerce dans des directions et avec une amplitude caractéristique, (ainsi que l'atteste notamment l'étude de H.M. Mac Cammon: in *Bull. Geol. Inst. univ. Upsala N.S.* 2 1970). L'étude de cette variabilité au sein des populations d'abord, puis au sein des espèces, est donc finalement l'objet propre de l'étude morphologique des coquilles de brachiopodes, et le fondement nécessaire de la taxinomie des formes fossiles.

Ici le spécialiste de l'analyse des données instruit des conceptions de Rudwick (cf *supra*) demanderait au naturaliste non seulement un jeu de mensurations décrivant le volume atteint par le bivalve, mais pour chaque spécimen une suite de vecteurs de description correspondant chacun à une étape de la croissance. Il est incontestable que cette étude approfondie est souhaitable, et elle est possible.

La figure 1 représente un spécimen fortement grossi vu à la chambre claire, les stries étant nettement visibles. Il n'y a aucune difficulté à mesurer les longueurs et largeurs correspondant aux étapes 1 à 9 de la croissance de la coquille. La profondeur du pli, se prend comme à l'ordinaire à l'oculaire micrométrique sur la coquille même. Enfin les épaisseurs successives peuvent être reconstituées d'après la vue frontale par simple rotation de l'un des dessins décalqués, jusqu'à amener une image de la valve dorsale à s'adapter à l'image de la valve ventrale suivant les stries de même numéro (e.g. 7D avec 7V). A la vérité du point de vue de la géométrie descriptive, ce procédé de rotation permet également sur un spécimen dont les stries sont estompées, de définir des stries virtuelles par basculement d'une valve relativement à l'autre, ces stries n'étant autres que les lignes d'intersection. Ainsi, en vue frontale, la mesure des épaisseurs correspondant à une longueur donnée est quasi immédiate. Quant à la largeur elle peut être

approchée par une construction géométrique (le plus simple étant de considérer l'intersection de la coquille avec un cône ayant pour demi-ouverture  $45^\circ$  et pour axe la ligne virtuelle d'articulation. On repèrerait les dimensions externes correspondant à des longueurs totales variant de 3 en 3 mm. Sur les graphiques issus de l'analyse des correspondances (cf *infra* § 3.2) apparaîtraient des chapelets de points figurant les étapes successives de l'ontogenèse de chaque individu. On pourrait comparer les formes atteintes à taille égale par les individus de populations différentes, déceler des cas de croissance irrégulière et éventuellement de nanisme (voire de gigantisme) liés à des milieux particuliers (sur ce problème embarrassant de la distinction entre formes naines et juvéniles, cf. l'étude très circonstanciée et prudente de P. Tasch, in *Journ. of Paleontology* Vol 27 n° 3 ; 1953). Même si cette exploration difficile n'a pas été tentée ici, il est séduisant d'en montrer les perspectives!

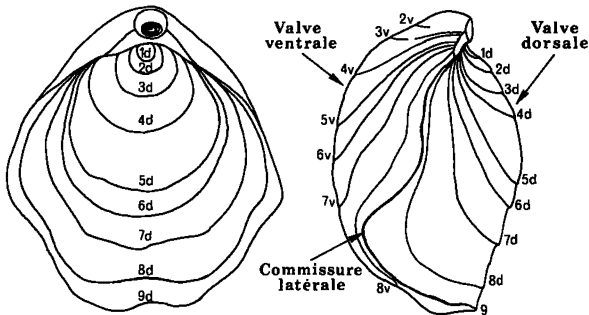


Figure 1

2.1 *Les espèces étudiées* : Dans le cadre d'une étude plus vaste sur des Térébratules biplissées du Crétacé d'Europe Occidentale, notamment des formes du Cénomanién, nous avons été amené à comparer plusieurs populations échelonnées au cours de cette période dans une région où nous avions la chance de trouver la série complète, il s'agit: de la Charente Maritime (France). Nous avons comparé ce matériel à un autre provenant du Cénomanién supérieur de Vendée (France).

Le problème à résoudre se situe dans le cadre de la confirmation ou de l'infirmité de l'appartenance des formes étudiées, dans trois niveaux stratigraphiques successifs, à une même espèce.

L'échantillonnage du Cénomanién supérieur de Charente et de Vendée porte sur des formes classiquement désignées : '*Terebratula phaseolina* Lmk., ceux du Cénomanién moyen et inférieur de Charente sont connus sous la désignation globale de : '*Terebratula buplicata*' Defr. Cette dernière désignation est d'une part trop vague parce que trop souvent employée pour des Térébratules de divers niveaux possédant une commissure frontale biplissée, d'autre part non appropriée dans la mesure où elle avait déjà été employée par Brocchi (1814) pour une espèce du Jurassique, selon Seaman et Triger (1861).

D'Orbigny (1847) ayant mis en synonymie '*T. phaseolina* et '*T. buplicata*', on serait tenté de croire à la présence d'une seule espèce. Nous ne pouvons l'appeler '*T. buplicata*' pour les raisons précédemment citées. S'agit-il de différentes populations de '*T. phaseolina*' ou d'échantillonnages correspondant à des espèces diverses?... La réponse n'est pas aisée à donner si l'on se base sur quelques spécimens de chacun des différents niveaux, car certains individus isolés d'une population pourraient bien trouver place au sein de l'une des autres populations. Car ici nous avons affaire à des populations polymorphes et à des espèces très polytypiques, non à des types ponctuels (cf §1).

L'abondance des *Terebratulidae* biplissés dans les divers faciès et niveaux du Cénomaniens, nous permet d'envisager plus aisément une conception biologique de l'espèce en analysant des populations et à l'intérieur de celles-ci l'ampleur de la variabilité des différents caractères définissant les individus du groupe.

Nous nous proposons d'utiliser sur un ensemble d'échantillons une fraction suffisante de l'information fournie par ceux-ci pour admettre une démarche statistique qui par ses résultats critiques et un retour aux sources nous permettra de synthétiser une hypothèse plausible pour l'implication spécifique mise en cause ici.

Dans ce but, après une analyse simple de chacune des variables à travers les histogrammes correspondants (§ 2.3), nous entreprendrons une description plus complexe par l'analyse multidimensionnelle (§§ 3 et 4).

**2.2 Les échantillons mesurés :** Les populations du Cénomaniens de Charente-Maritime (France) ont été récoltées avec efficacité (vu le grand nombre d'individus requis dans l'optique de cette étude) sur les conseils de P. Moreau \*. Pour le Cénomaniens inférieur les rares individus (16) récoltés au niveau de l'écluse de l'île Madame, dans les falaises de Fouras (S du Fort Vauban), de Piédemont et à Tonny-Charente ne sont utilisés dans l'étude qu'à titre comparatif. Les calcaires fins argileux de teinte gris-bleu du Cénomaniens moyen de l'île Madame ont fourni plus de 200 individus dont seuls 63 ont pu être mesurés entièrement. Les rochers et falaise de Port des Barques (calcaire argileux et détritique du Cénomaniens supérieur) ont livré de nombreux individus dont 126 entièrement mesurables.

Les précisions sédimentologiques, stratigraphiques et paléontologiques de ces régions ont été présentées par P. Moreau (1977...). Nous avons voulu comparer ces populations entre elles ainsi qu'à une population du Cénomaniens supérieur de Vendée (France) communiquée par J.M. Viaud \*, 151 individus).

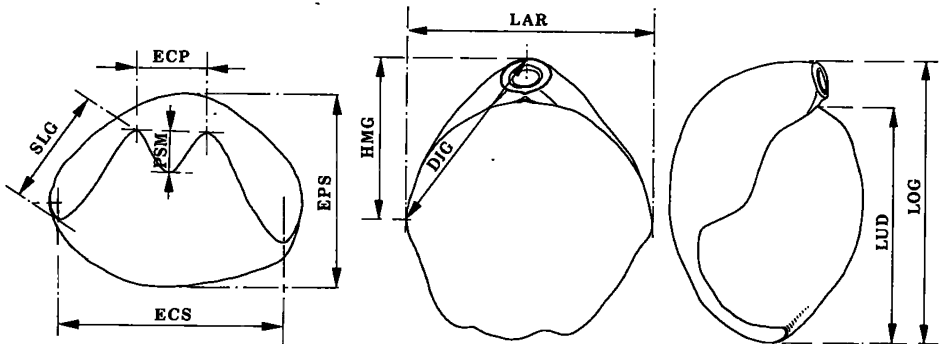


Figure 2 : Les variables mesurées dans la présente étude : pour les mesures bilatérales (G et D) seule la mesure gauche (G) est explicitement figurée on a noté :

LOG : longueur totale	SLG : longueur du sinus latéral gauche ;
LUD : longueur valve dorsale ;	SLD : - id - droit ;
LAR : largeur ;	DIG : distance du pédoncule à la position réalisant la largeur maxima (à gauche) ;
EPS : épaisseur ;	DID : - id - à droite ;
ECP : écartement des plis ;	HMG : hauteur à la largeur max. (à gauche)
ECS : écart. des sinus latéraux ;	HMD : - id - à droite .
PSM : profond. du sinus médian ;	

\* J'exprime ici toute ma gratitude à P. Moreau, univ. Poitiers, pour son aide sur le terrain et mes remerciements à J.M. Viaud pour m'avoir communiqué une partie de son matériel.

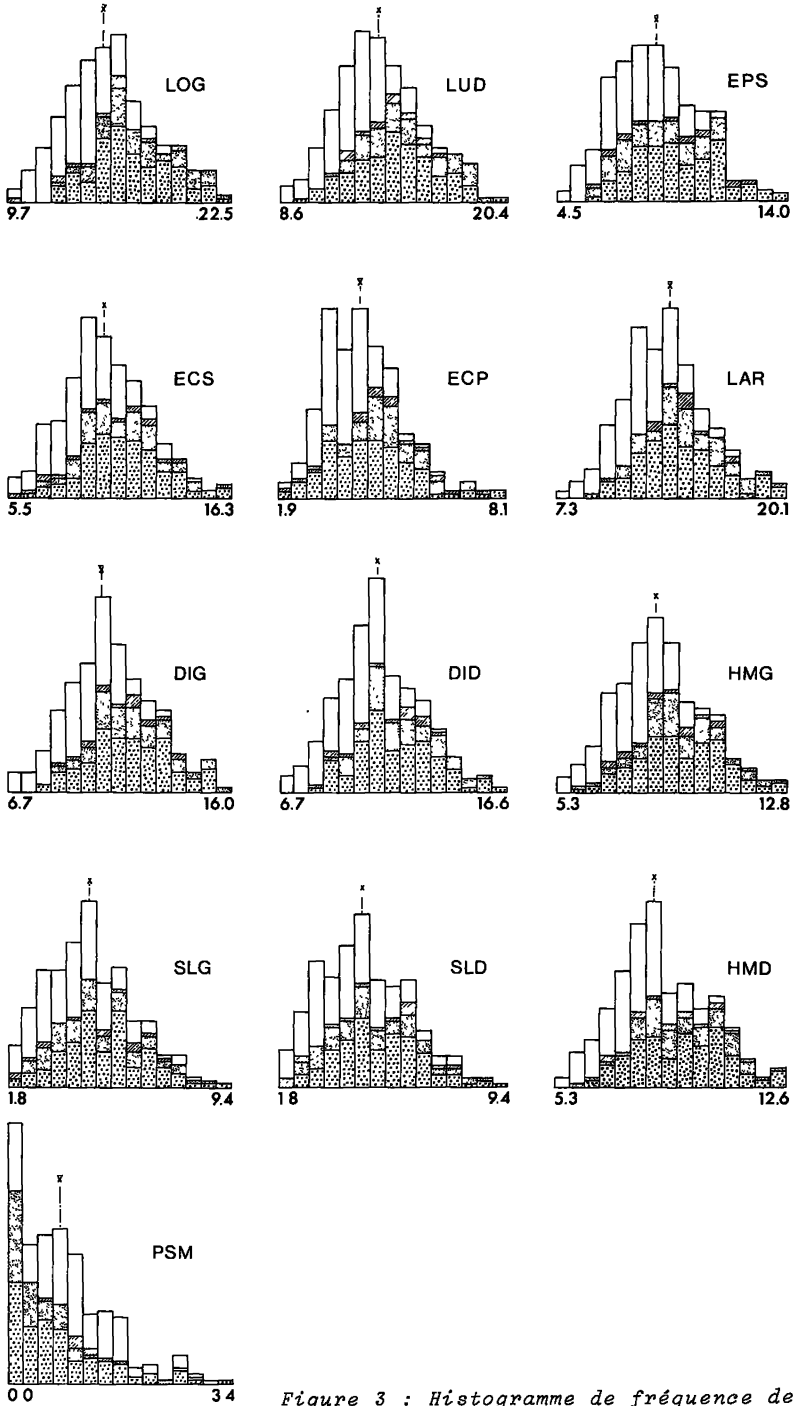


Figure 3 : Histogramme de fréquence des 13 variables pour l'ensemble des populations.



Nous avons donc opéré sur 356 individus décrits par 13 variables (figure 2) dont trois sont mesurées à droite (D) et à gauche (G) de chaque individu à cause d'une légère dissymétrie. Toutes les mesures ont été prises au pied à coulisse, sauf pour HMG et HMD (mesurées à la jauge de profondeur), et PSM (mesuré à l'oculaire micrométrique).

**2.3 Examen des histogrammes :** Avant l'analyse multidimensionnelle, tentons une analyse unidimensionnelle. Les histogrammes de fréquence montrent une distribution unimodale régulière, mais souvent dissymétrique pour l'ensemble des variables, excepté pour PSM. Les distributions pour SLG et SLD semblent plutôt bimodales.

Il semble que les différentes populations présentent, à première vue, un tout relativement homogène pour l'ensemble des variables excepté pour PSM et peut-être SLG-SLD. Il se peut que ces variables aient une influence sur les individus dans la répartition géographique et aussi dans la répartition stratigraphique observée.

Pour chaque population les distributions de chaque variable sont présentées, par un figuré au sein de l'ensemble (fig. 3). On constate que la distribution de PSM est sensiblement la même dans les populations de Port des Barques, l'île Madame, par rapport à l'ensemble et très différente pour celle de Vendée. (fig. 4). Dans ce dernier cas la proportion d'individus possédant les plus faibles valeurs du sinus médian est infime. Les distributions de fréquence de SLG et SLD sont nettement bimodales pour la population de Port de Barques, toujours bimodale mais un peu moins nettement pour la Vendée, comparativement à la distribution globale (fig. 4).

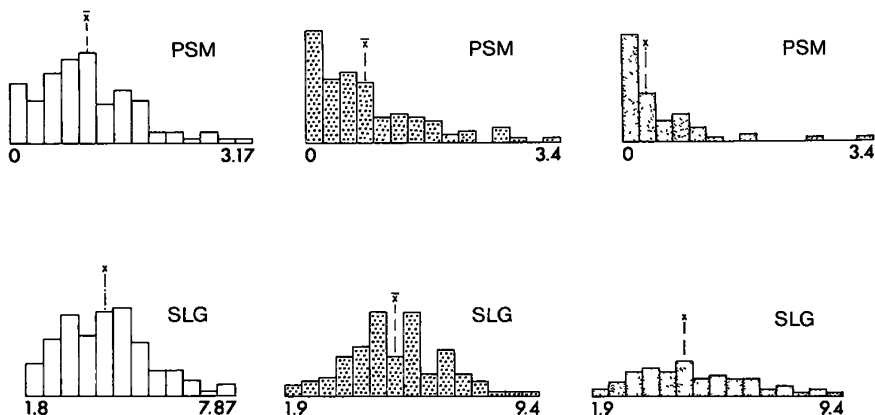


Figure 4 : Histogrammes de fréquence des variables PSM et SLG pour chacune des trois populations principales.

On peut comparer (tableaux 1 et 2) les valeurs des moyennes (en mm) pour les variables au sein de chaque population et au sein de l'ensemble.

		CEN.SUP	CEN.MOY	CEN.INF	VENDEE
		1	2	3	4
LOG	2	16.6226	17.3093	15.9500	14.0629
LUD	3	14.5484	15.2428	13.8875	12.5933
LAR	4	14.1960	14.6682	13.5812	12.2470
EPS	5	9.5230	8.6508	8.7375	7.8172
ECP	6	4.4023	4.8698	4.7812	3.7801
ECS	7	11.0968	10.8730	10.3687	9.2569
DIG	8	11.7833	11.8889	11.1562	10.0331
DID	9	11.7857	11.9540	11.1187	10.0371
PSM	10	0.7738	0.3841	1.0000	1.0020
SLG	11	5.1254	4.8190	4.7312	4.1212
SLD	12	5.1976	4.8651	4.4937	4.1675
HMG	13	9.3301	9.2571	8.7812	7.7914
HMD	14	9.3349	9.3524	8.8750	7.8556

Tableau 1 : Moyennes des variables pour chaque population.

VARIABLE	MINIMUM	MAXIMUM	MOY.	EC.TYP.
1 LOG	9.700	22.500	15.628	2.532
2 LUD	8.600	20.400	13.812	2.166
3 LAR	7.300	20.100	13.425	2.300
4 EPS	4.500	14.000	8.610	1.755
5 ECP	1.900	8.100	4.238	1.047
6 ECS	5.500	16.300	10.244	2.007
7 DIG	6.700	16.000	11.031	1.756
8 DID	6.700	16.600	11.044	1.796
9 PSM	0.0	3.400	0.812	0.667
10 SLG	1.800	9.400	4.627	1.432
11 SLD	1.800	9.400	4.675	1.455
12 HMG	5.300	12.800	8.640	1.441
13 HMD	5.300	12.600	8.690	1.453

Tableau 2 : Statistique des variables pour l'ensemble des 356 individus.

### 3 L'analyse multidimensionnelle

3.1 L'analyse en composantes principales (ACP) : Cette ACP réalisée sur 356 individus décrits par 13 variables nous a permis de constater que les cinq premiers facteurs contribuent pour 97% de l'information fournie ; mais il est intéressant d'observer que la valeur propre de la composante 1 est prédominante, cette dernière contribue à elle seule pour 85% de l'information totale, les pourcentages afférents aux facteurs suivants étant 6,2% ; 4% etc. .

Dans le plan 1-2 les individus sont groupés le long de l'axe 1 qui correspond par dessus tout à un axe de taille.

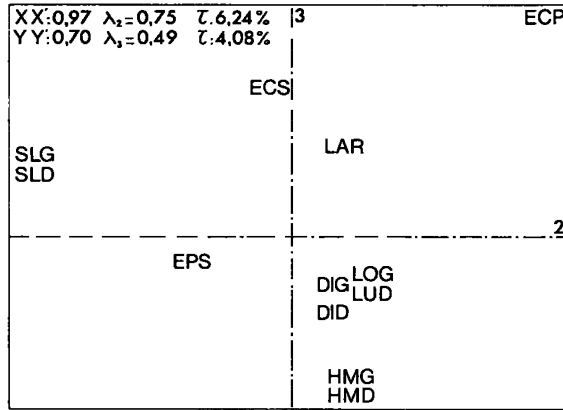


Figure 5 : Plan 2 x 3 issu de l'A.C.P. : nuage des caractères

Dans le plan 1 x 2 la discrimination entre les populations n'apparaît pas.

Le plan factoriel 2-3 (fig. 5) caractérise davantage la forme. On observe une bonne corrélation de SLG-SLD avec l'axe 2. Les caractéristiques de la commissure : ECP-ECS s'opposent à celles de la position de la largeur maximum : HMG-HMD sur l'axe 3. (On trouve dans Mac Cammon, *op. laud.*, p. 45, un autre exemple d'ACP où on a dû recourir au plan 2 x 3).

La matrice de corrélation (tableau 3) montre que toutes les variables sont liées entre elles, donc liées à la croissance. Les écarts de forme apparaissent sur l'axe 2 comme nous l'avons dit précédemment, puisque comme nous pouvons le constater dans ce dernier tableau seul SLG-SLD sont plus faiblement corrélés avec ECP, et, de même dans une moindre mesure : HMG et HMD (qui créent l'axe 3) ainsi que EPS.

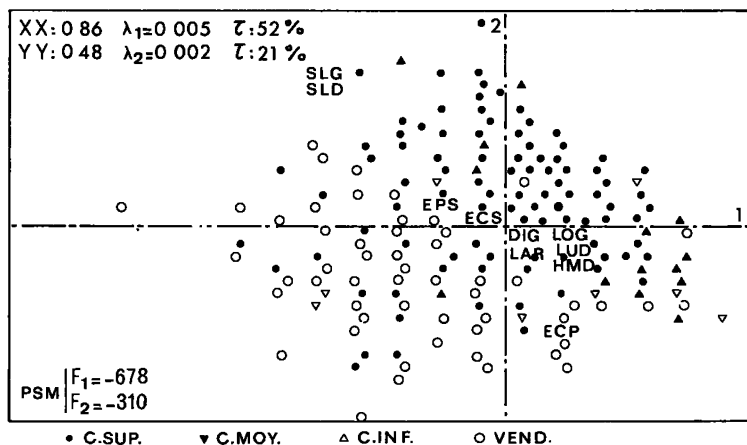
	LOG	LUD	LAR	EPS	ECP	ECS	DIG	DID	SLG	SLD	HMG	HMD
LOG	1000											
LUD	988	1000										
LAR	922	913	1000									
EPS	868	848	824	1000								
ECP	742	746	776	615	1000							
ECS	890	877	933	856	804	1000						
DIG	972	955	927	886	731	901	1000					
DID	968	951	915	879	724	888	975	1000				
SLG	778	754	776	841	502	844	797	787	1000			
SLD	778	756	763	840	489	841	789	781	952	1000		
HMG	938	921	823	850	663	821	960	945	725	734	1000	
HMD	926	909	815	838	650	799	932	961	727	716	938	1000

Tableau 3 : Corrélations entre les caractères (en millièmes)

En présence de ces différentes populations dont nous ne connaissons pas encore l'attribution spécifique, nous devons effectuer un classement des individus définis par des variables dont nous ne savons pas si elles sont pertinentes. Ces variables, nous tenons à les voir définir une morphologie et non un effet de taille qui domine ici les résultats de l'ACP. Compte-tenu de l'objectif proposé, nous tenterons d'avoir une meilleure description de la forme avec l'analyse factorielle des correspondances.

3.2 L'analyse factorielle des correspondances (ANCORR)

3.2.1 Cette analyse comme l'ACP a été réalisée sur 356 individus décrits par 13 variables et montre un nuage groupé au centre du plan 1-2. Avec une variable, PSM, très excentrée et corrélée avec l'axe 1 (fig. 6), (PSM a de très faibles valeurs par rapport aux autres variables).

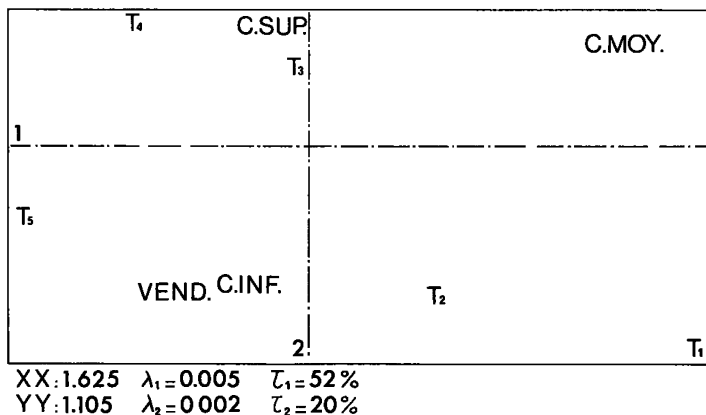


Analyse de correspondance : tableau 356 x 13 , plan 1-2.

Figure 6 : Nuage avec des individus signalés par leurs sigles.

Cette variable présente un faible poids et une très forte contribution. Les autres variables se détachant de l'ensemble sont : SLG-SLD bien représentées sur l'axe 1 et l'axe 2 et ECP (moins corrélé avec l'axe 2). Dans ce plan malgré le groupement des individus au centre du plan, les populations semblent déjà assez bien discriminées.

L'analyse a été complétée avec des variables supplémentaires, indiquant d'une part la provenance:variable supplémentaire ( pour voir comment se faisait la discrimination par groupe en fonction des variables ) ; et d'autre part 4 modalités de la taille , la figure 7 donne la position de ces variables supplémentaires.



Analyse de correspondance : tableau 356 x 13 ; plan 1-2.

Figure 7 : Nuage des modalités supplémentaires (taille et provenance).

(Sur l'adjonction de variables logiques, en 0,1, en élément supplémentaire à un tableau de nombres réels, cf e.g. Clapier et Madre in *Cahiers* Vol IV n° 4 pp 443-463).

+ Malgré une assez bonne taille des individus du Cénomaniens moyen, le barycentre de cette population se projette dans une zone intermédiaire de petite taille. Ce résultat ne contredit pas l'observation, il exprime avant tout le fait que les individus de l'île Madame gardent les caractéristiques de type juvénile, ou moins évolués que les autres (sinus médian moins prononcé, individus en général plus plats., sinus latéraux moins accentués).

Les individus de Vendée, bien que de taille plus petite en moyenne, présentent des caractères d'adultes plus élaborés.

+ Les tailles codées de 1 à 5 présentent une assez bonne corrélation avec l'axe 1, toutefois, on préférera voir dans l'axe 1, plutôt qu'un axe de taille un axe de maturation de la forme, dans la mesure où comme nous l'avons fait observer précédemment les formes les moins élaborées se trouvent vers T1-T2 et celles présentant les caractères les plus évolués vers T5.

Cette analyse nous donne en première approche des résultats assez fins et une idée d'évolution dans la morphogénèse.

3.2.2 Afin de pouvoir observer la structure du nuage sans l'inconvénient précédent d'une variable excentrée et possédant une forte contribution, nous avons refait l'analyse avec PSM en variable supplémentaire. Le nuage est plus étalé dans le plan 1-2 (fig. 8). On observe une bonne corrélation de SLG-SLD avec l'axe 1 et une opposition de HMG-HMD par rapport à ECS-ECP sur l'axe 2.

Les cinq premiers facteurs de l'analyse expliquent 91% de la dispersion totale du nuage (tableau 4) ; le pourcentage afférent au plan 1-2 étant de 73,5%.

	Valeurs propres	taux d'inertie %	% cumulé
1	0,0032	52,7	52,7
2	0,0013	20,8	73,5
3	0,0005	7,9	81,3
4	0,0004	6,2	87,5
5	0,0002	3,8	91,3

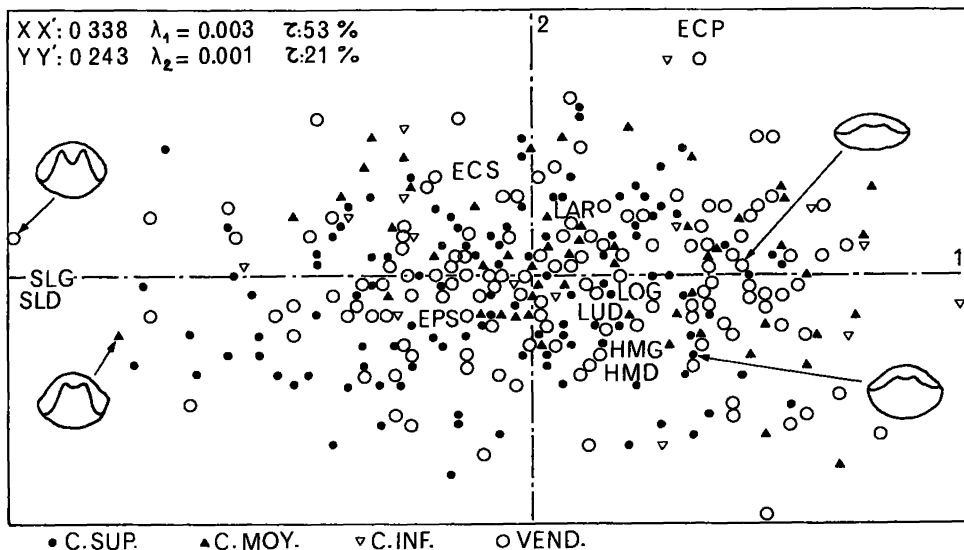
Tableau 4 : Contributions des cinq premiers facteurs de l'AFC.

Comparativement aux résultats de l'AFC sans variable supplémentaire la discrimination semble moins bonne, ce qui attire davantage notre attention sur l'importance de la variable PSM.

Comme précédemment nous présentons le résultat de l'AFC avec la provenance et la taille en variables supplémentaires (fig. 9). Nous pouvons constater que sans PSM qui semble être déterminant pour discriminer les différentes populations, les individus de Vendée se retrouvent avec des tailles moyennes, vers les formes intermédiaires.

3.2.3 Nous avons réalisé une AFC par région et par niveau stratigraphique avec PSM en supplémentaire. Dans le plan 1-2, la répartition des variables est sensiblement la même pour chacune des analyses partielles et pour l'analyse globale. Ceci prouve que la dispersion des formes se fait dans tous les cas à peu près suivant les mêmes axes.

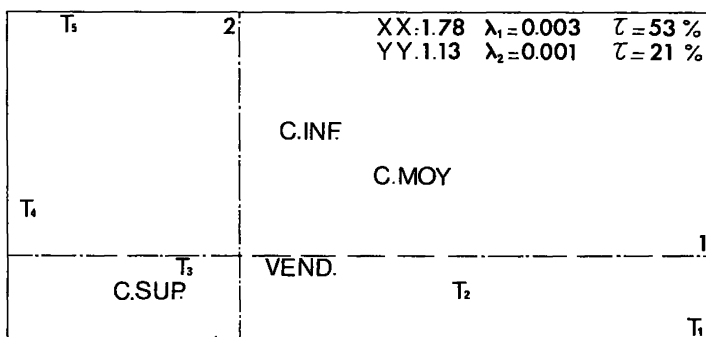
Le filtrage de l'information réalisé au niveau de l'analyse des



Analyse de correspondance : tableau 356 x 12 (PSM en supplémentaire).

ci-dessus figure 8 : Nuage avec des individus signalés par leurs sigles.

ci-dessous figure 9 : Nuage des modalités supplémentaires (taille et provenance).



correspondances, a mis en évidence ce qui est fondamental dans la dispersion des formes des individus. Nous essaierons maintenant de préciser l'empiètement des diverses populations par la classification automatique et l'analyse discriminante.

#### 4 Essai de discrimination

4.1 Classification automatique : La classification ascendante hiérarchique construit un arbre qui, coupé à un niveau convenablement choisi, donne une partition en 8 classes (cf tableau 5). A partir de ce résultat on constate que 4 des classes représentent avant tout le Cénomaniens supérieur (avec 1 à 5 individus des deux autres niveaux stratigraphiques), alors que les deux autres comprennent environ 1/3 de Cénomaniens moyen et 2/3 de Cénomaniens supérieur. Cette analyse confirme le résultat du plan 1-2 de l'AFC et nous donne un bon regroupement des populations du Cénomaniens supérieur de Charente et de Vendée, mais nous ne

savons pas à quel niveau se place ce regroupement car il n'y a pas de discrimination absolue. On constate toutefois qu'il y a toujours un certain rapprochement des individus du Cénomaniens supérieur avec ceux du Cénomaniens moyen puisque les individus de ce dernier niveau ne se retrouvent pas dans une classe bien individualisée. Ce mélange se manifeste au niveau des classes 701 et 705 où, à l'exception de trois spécimens, se retrouvent tous les individus du Cénomaniens moyen. Nous avons essayé de voir quelles étaient les variables qui pouvaient intervenir ici, et au préalable nous avons essayé d'améliorer la vision des résultats de la CAH en utilisant un programme dû à l'obligeance de M. J.P. Benzécry et M.O. Lebeaux (HIST CAH). Les histogrammes obtenus montrent un recouvrement négligeable des classes impliquées sauf pour le noeud 710 où l'on constate une mauvaise discrimination dans les classes 707 et 709.

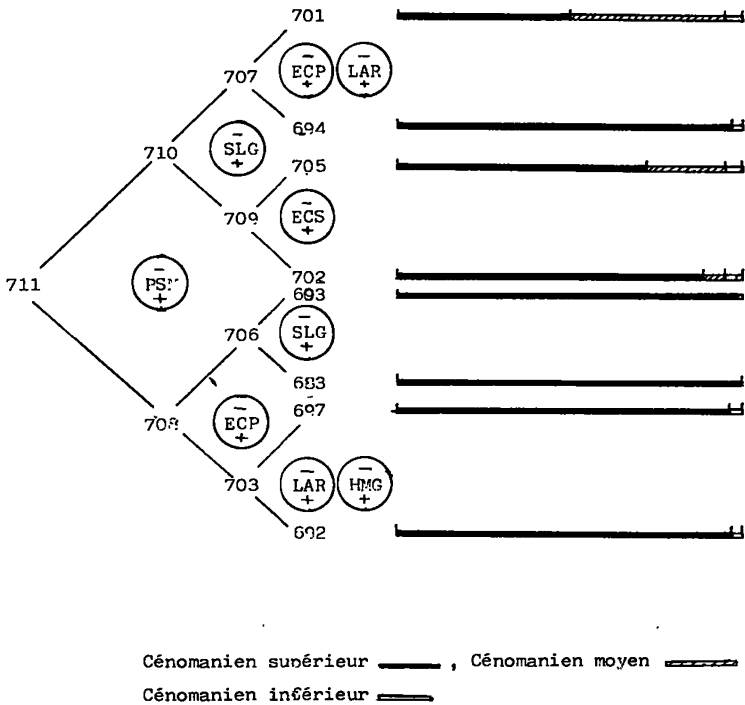


Tableau 5 : Contributions des variables aux 8 classes retenues de la CAH.

4.1.2 Une analyse factorielle des correspondances a été effectuée sur les classes mixtes de la CAH contenant un nombre suffisant de représentants du Cénomaniens moyen et supérieur (classes 707 et 709). Ceci nous a permis de faire certaines constatations.

Le plan 1-2 de l'AFC pour la classe 707 montre une différenciation des individus de Port de Barques, en deux groupes, en fonction de la

largeur (individus généralement plus plats) et de l'épaisseur (individus relativement étroits). Les individus larges sont groupés avec ceux de l'île Madame.

Le plan 1-2 de l'AFC pour la classe 709 est plus hétérogène, avec toujours cependant un regroupement des individus de l'île Madame du côté de la variable 'largeur' (LAR). Avec ces derniers il y a une majorité d'individus de Vendée opposés aux individus de Port des Barques qui sont épais.

+ Ces observations cadrent bien avec les résultats d'une analyse complémentaire (CONTRI CAH CORR) que nous avons superposés à la partition en 8 classes de notre CAH (cf tableau 5). De cette dernière analyse nous pouvons conclure que c'est la variable PSM qui fait la différence entre les classes 710 et 708. Dans ce cas on observe un regroupement plus homogène des individus du Cénomaniens supérieur pour de fortes valeurs de PSM. L'éclatement inférieur sera dû à la variable ECP. A un niveau encore plus bas, l'éclatement se fera d'une part autour de la variable SLG (classes 693 et 683), d'autre part autour des caractéristiques de la largeur (classes 697 et 692). La classe 710 caractérisée surtout par de faibles valeurs de PSM regroupe l'essentiel des individus du Cénomaniens moyen. Ces individus ainsi que ceux qui les accompagnent seront discriminés par la variable SLG-SLD. A un niveau inférieur on constate que les individus caractérisés par de faibles valeurs des sinus latéraux (classe 709) sont marqués par les variables définissant l'écartement des plis et des sinus...

4.1.3 Il nous a paru prudent enfin de compléter cette classification exclusivement basée sur la forme, par une classification où intervient explicitement la taille.

Cette nouvelle classification ascendante hiérarchique réalisée en fonction des 3 premiers facteurs de l'AFC et de la taille (ces quatre variables étant amenées à avoir variance 1) ne diminue pas les empiètements observés d'après la première CAH. Elle confirme toujours la discrimination importante introduite par la variable PSM et au second degré celle de SLG-SLD, toutes variables caractérisant la commissure frontale des coquilles. Par ailleurs à la suite de cette analyse nous constatons que la majorité des individus du Cénomaniens moyen sont caractérisés d'une part par des valeurs fortes de SLG-SLD, d'autre part par la variable ECP. Cependant les individus des populations du Cénomaniens supérieur de Charente et de Vendée restent mêlées dans toutes les classes : avec un fort % dans les classes caractérisées par de fortes valeurs du sinus médian (PSM) et de faibles valeurs de la profondeur des sinus latéraux (SLG-SLD). Les individus de Charente (C. sup.) étant surtout caractérisés par PSM de valeur moyenne et une bonne représentation de SLG-SLD.

4.2 En terme géométrique, l'analyse discriminante est une représentation géométrique du nuage des centres de gravité des classes (il y en a pour nous quatre qui sont en initiales CEN. SUP. CHAR. ; CEM. MOY. ; CEN. INF. ; CEN. SUP. VEND.) avec projetés sur le support de cet espace les points représentant les individus. Chacun de ceux-ci est alors rattaché au centre dont il est le plus proche (ce qui revient à prendre pour cloisons entre les classes les hyperplans médiateurs des segments joignant les centres de celles-ci). Il en résulte des affectations correctes (i.e. des individus rattachés au centre de leur véritable classe) et d'autres incorrectes. De façon précise pour effectuer les constructions, l'espace des profils est muni d'une métrique pour laquelle le nuage des individus a l'inertie d'une sphère ; et l'espace support du nuage des 4 centres (espace de dimension 3 donc ; car ces quatre centres définissent un tétraèdre) est rapporté à ces axes principaux d'inertie ; on a ainsi pour chaque spécimen 3 coordonnées qui sont des



combinaisons linéaires des composantes de son profil (e.g. la composante LOG est le quotient de la longueur totale par la somme des mesures prises ; cf figure 2 pour une explication de tous les sigles).

Nous sommes donc en mesure d'attribuer tout nouvel individu à une des populations. Chaque individu est repéré par son profil (LOG, LUD, LAR...), l'analyse discriminante le repère par trois nombres F1, F2, F3 ( $F_\alpha(i)$ ) calculés de la façon suivante :

$$\left. \begin{array}{l} F1 = 289 \text{ LOG} - 182 \text{ LUD} - 26 \text{ EPS} + 145 \text{ ECS} \dots\dots + 31 \text{ HMG} - 20 \\ F2 = 71 \text{ LOG} - 130 \text{ LUD} \dots\dots \dots\dots + 12 \text{ HMG} - 22 \\ F3 = 191 \text{ LOG} + 163 \text{ LUD} \dots\dots \dots\dots - 52 \text{ HMG} \end{array} \right\} F_\alpha(i)$$

Dans l'espace à trois dimensions, les centres de gravité des quatre classes ont pour coordonnées :

$$\left. \begin{array}{l} \text{Cénomaniens supérieur Charente} \quad (0,14, 0,90, 0,03) \\ \text{Cénomaniens moyen} \quad (1,49, -0,71, 0,14) \\ \text{Cénomaniens inférieur} \quad (0,82, -0,25, -0,94) \\ \text{Cénomaniens supérieur Vendée} \quad (-0,82, -0,43, 0,01) \end{array} \right\} F_\alpha(c)$$

Pour attribuer un individu  $i$  à une classe  $c$ , on calcule sur les trois nombres :  $d^2(i,c) = \sum_{\alpha} (F_\alpha(i) - F_\alpha(c))^2$ , un tel calcul donne 70,7% de bien classés.

L'analyse discriminante nous a permis de localiser les individus et les populations dans le plan discriminant, i.e. le plan rapporté aux deux coordonnées F1 et F2 (fig. 10). Celles du Cénomaniens supérieur de Charente et de Vendée sont visibles, mais se chevauchent largement tandis que celle du Cénomaniens moyen, sans s'éloigner des deux premières populations, s'individualise plus nettement.

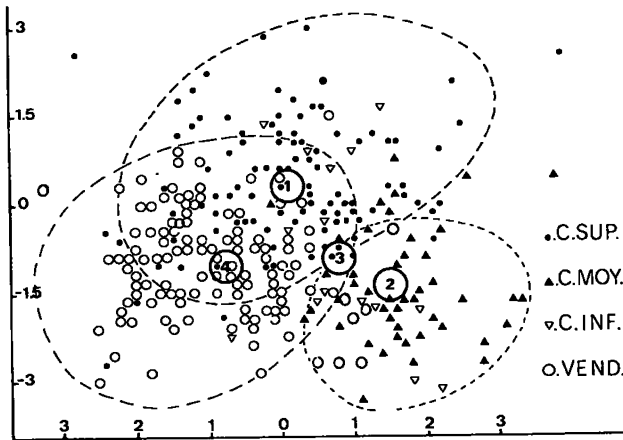


Figure 10 : Situation des populations dans le plan discriminant, et position de leur centre de gravité

- C. SUP : Cénomaniens supérieur de Charente.
- C. MOY : Cénomaniens moyen
- C. INF : Cénomaniens inférieur
- VEND : Vendée

N.B. : A titre complémentaire on a calculé pour chacune des variables le rapport de variance interclasse à la variance intraclasse. Cette épreuve classique nous a confirmé que le pouvoir discriminant appartient principalement à PSM, EPS, LOG, LUD, et subsidiairement à ECP.

5 Interprétation des résultats : Les populations de Port des Barques et de Vendée sont discernables, mais se chevauchent largement. De plus leurs individus présentent une coquille qui apparemment présente le même type de microstructure (travail en cours). Par ailleurs au vu des tableaux 2 et 5 nous pensons qu'il s'agit de formes appartenant à la même espèce, mais différenciées localement pour des raisons que nous exposerons plus loin. Il s'agit de dèmes au sens où le précise Mayr (1974, p. 96).

La population du Cénomaniens moyen de l'île Madame se détache relativement bien des deux autres, mais reste néanmoins étroitement proche, elle ne s'isole pas dans le plan. Les individus de cette population présentent d'autres caractéristiques morphologiques non mesurables et quelques caractères microstructuraux légèrement différents. On peut en donner l'interprétation suivante : il s'agirait d'une espèce distincte qui pourrait être à l'origine de la précédente. Il conviendrait de nommer cette 'forme' restée jusqu'ici dans le pool commun des '*Terebratula biplicata*' Defr. . Cette espèce semble présenter des affinités avec le genre *Sellithyrus* Midd. Nous attendrons d'avoir comparé des échantillons d'autres populations du Cénomaniens de la Sarthe, de l'Indre, du Maine-et-Loire ... avant de la nommer définitivement.

Au sein de nos différentes populations nous avons observé que la croissance des différentes parties de la coquille n'est pas constante au cours de son développement ontogénique. C'est ce développement différentiel qui oriente les modifications morphologiques au cours de la croissance chez un individu, ou de l'évolution dans une lignée. On observe une croissance allométrique au cours des stades juvéniles, elle ne se poursuit pas toujours de façon linéaire. Ainsi observe-t-on pour la même taille, au sein d'une population, des individus tantôt gibbeux (en général les plus étroits), tantôt plats (manifestement les plus larges). Dans des analyses ultérieures, il nous sera possible, ainsi qu'on l'a expliqué au § 2.0 de suivre rigoureusement la variation de la forme au cours de la croissance grâce à des mesures témoignant des étapes successives du développement de la coquille.

On oublie souvent d'autre part, que la description de la forme et de la structure d'un individu, tant en néontologie qu'en paléontologie, sans recherche de la relation avec le fonctionnement est incomplète (Roger, 1977). Mais cette lacune dans la démarche se comprend surtout chez les invertébrés où les parties dures conservées (exosquelette des brachiopodes par exemple) n'induisent pas toujours une bonne corrélation morpho-fonctionnelle.

Nous avons vu au long des AFC précédentes, où la taille et la provenance étaient codées, que nous avions des populations formées d'individus se manifestant différemment dans l'expression de la morphogénèse. Celle-ci est moins poussée chez les uns (Cénomaniens moyen) pourtant de plus grande taille, tandis que chez les autres plus typés (surtout ceux du Cénomaniens supérieur de Vendée) les individus sont plus petits. Compte-tenu du fait que au cours de l'évolution la tendance presque générale des lignées est à l'accroissement de la taille et à la croissance différentielle des organes et parties de la coquille nous devons nous attendre à trouver, si tel était le cas, des individus plus grands et plus élaborés au Cénomaniens supérieur. Pourtant les individus les plus grands et les plus larges sont trouvés au Cénomaniens moyen, bien que les plus élaborés soient au Cénomaniens supérieur.

L'augmentation de taille ne se fait pas de façon homothétique au cours de la morphogénèse car les taux de croissance des différentes parties ne sont pas constants pour ces divers groupes, il suffit pour cela de comparer dans le tableau 1 les moyennes de PSM, par exemple, pour les différentes populations consultées. La plus élevée correspond à la population présentant les individus de plus petite taille. Ceci est un des points marquants déterminant les caractéristiques de la morphologie dans ce cas.

Il convient de rappeler qu'en dehors des individus du Cénomaniens inférieur (placés dans cette étude à titre comparatif) les autres fossiles récoltés proviennent pour chaque population d'un point géographique bien circonscrit et d'un niveau stratigraphique de faible extension verticale. Dans le cas des 3 populations de Charente les deux contraintes sont réunies. Dans ce cas si les courbes de distribution sont unimodales pour divers caractères, l'échantillon global serait considéré comme homogène et la variabilité présente ne dépasserait pas le cadre d'une unique espèce se rapprochant de l'espèce néontologique, si ce n'était les distributions de PSM, SLG-SLD... Ceci nous incite donc à garder une barrière entre les formes du Cénomaniens supérieur tout en leur supposant des liens de parenté au vu des analyses précédentes.

Tout caractère interne comme externe peut varier géographiquement et, de tous les caractères c'est la taille qui est le plus sujette à ce type de variation, ceci d'autant plus que l'aire géographique est étendue.

Les individus d'une même population, voire de différentes populations d'une espèce manifestent une grande variabilité écologique. Ainsi toute population d'une espèce vit dans un environnement qui est différent de celui des autres, son génotype et son phénotype sont sans cesse mis en conformité ou ajustés, par la sélection, à l'environnement local (Mayr, 1974). Ces manifestations de l'environnement physique influencent l'apparence des individus d'autant plus qu'il s'agit de formes benthiques fixées comme les Térébratules. On obtient ainsi des écophénotypes résultant des contraintes édaphiques et des modifications de la luminosité, de la nourriture... Ceci pourrait être l'explication plausible de la différence de taille et d'élaboration morphologique existant entre les deux populations du Cénomaniens supérieur considérées comme appartenant à la même espèce, alors définie comme polytypique. Nous avons constaté au vu des résultats des AFC par population et des AFC sur certaines classes de la CAH que les populations étaient elles-mêmes hétérogènes, reflet d'un certain polymorphisme. Mais l'ampleur de la variabilité, manifestation d'un génotype diversifié renforce les capacités adaptatives d'une population voire d'une espèce en lui permettant de parer le mieux possible à toute modification nouvelle du milieu par le biais de ses nombreuses combinaisons génétiques. Cette idée est maintenant adoptée par de nombreux biologistes et de plus en plus de paléontologistes dont Tintant (1972) et Devillers et Mahé (1980).

## BIBLIOGRAPHIE

- BENZECRI J.P. (1973) : L'Analyse des Données, T. 2 : l'Analyse des Correspondances, 619 p., Dunod édit.
- DELANCE J.H. (1974) : Zeilleridés du Lias d'Europe Occidentale (Brachiopodes). *Mém. Géol. Univ. Dijon*, n° 2, 408 p., 7 pl.
- DEVILLERS Ch. et MAHE J. (1980) : Mécanismes de l'évolution animale . 145 p., Masson édit.
- JAMBU M. et LEBEAUX M.O. (1978) : Classification automatique pour l'analyse des données. Dunod édit.
- LAURIN B. (1977) : Influence du mode de croissance sur la variabilité de '*Rhynchonella' elegantula* E.E.Desl. Brachiopode du Bathonien supérieur. Analyse qualitative et essai de représentation quantitative. *Gébios*, n° 10, fasc. 6, pp 887-905.
- LEBEAUX M.O. (1980) : Histogramme de répartition des individus en projection sur la ligne joignant le centre des classes (à paraître).
- MAYR E. (1974) : Populations, espèces et évolution (traduction Yves Guy 496 p., Hermann édit.
- MOREAU P. (1977) : Les environnements sédimentaires marins dans le Cénoomanien du Nord de l'Aquitaine. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (7), t. XIX, n° 2, pp 281-228.
- ORBIGNY (d') (1847) : Les animaux Mollusques et Rayonnés. Paléontologie Française. Terrains Crétacés, t. 4, 309 p., pl. 490-525. A. Bertand édit. Paris.
- ROGER J. (1977) : Paléoécologie. 170 p., Masson édit.
- RUDWICK M.J.S. (1959) : The growth and form of Brachiopod's shells. *Geol. Mag.*, vol. 96, pp 1-25.
- RUDWICK M.J.S. (1970) : Living and fossil Brachiopods. 200 p. Hutchinson Univ. Libr. London.
- SEAMAN et TRIGER L. (1861) : Sur les *Anomia biplicata* & *vespertilio* de Brocchi. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 2-ème ser. t. XIX, pp 160-169, pl. II.
- SIMPSON G.G. (1944) : Tempo and Mode in evolution. Columbia Univ. Press. New-York.
- SIMPSON G.G. (1961) : Principles of Animal taxonomy. Columbia Univ. Press. New-York.
- TINTANT H. (1972) : La conception biologique de l'espèce et son application en stratigraphie. *Mém. B.R.G.M. Fr.*, n° 77, pp 77-87.