

# La spéciation chez les Foraminifères planctiques: une réponse adaptée aux contraintes de l'environnement

Par

MICHÈLE CARON\*)

Avec 3 figures dans le texte

## RÉSUMÉ

La succession des espèces de Foraminifères planctiques, depuis leur apparition au Jurassique moyen jusqu'au début des temps tertiaires, montre un double rythme évolutif:

Une lente évolution de formes primitives qui se sont adaptées définitivement à la vie pélagique (après quelques ratés) à partir du Barrémien. Elles prolifèrent en nombre d'individus par période, mais restent pauvres en espèces tout au cours du Crétacé. Ce sont les espèces «opportunistes» qui colonisent les eaux superficielles de la plate-forme et de l'océan ouvert selon la sélection-*r* de MAC ARTHUR & WILSON (1967).

De manière répétitive, apparaissent des périodes d'accélération de la diversité et de la complexité des tests. Elles

correspondent à un environnement plus stable, favorisant la colonisation des eaux plus profondes par les espèces «d'équilibre» selon la sélection-*K*. Chacune de ces périodes se termine par l'extinction des morphotypes les plus évolués, principalement ceux qui s'étaient adaptés aux plus grandes profondeurs.

Les liens évidents avec les fluctuations de l'environnement océanique (profondeur, gradient de température, nutriments, quantité de O<sub>2</sub>...) ouvrent des perspectives pour l'utilisation des variations des morphotypes de Foraminifères planctiques en paléocéanographie.

## ABSTRACT

The succession of planktic Foraminifera species, from their first appearance during mid-Jurassic until early Tertiary times, shows a dual evolutionary tempo:

A slow evolution of primitive morphotypes, adapted definitively (after some misfires) to pelagic life from Barremian. They proliferate at various times, but remain poorly diversified throughout the Cretaceous. These are "opportunistic" species (*r*-selected, according to MAC ARTHUR & WILSON, 1967) colonizing the surface waters of the shelf and of the open sea.

Periods of increasing diversity and complexity of tests occur repeatedly. They correspond with stable environ-

mental conditions favouring the colonization of deeper waters by "equilibrium" species, according to *K*-selection. Each of these periods ended with extinction of the most evolved morphotypes, mainly those that were adapted to the deepest waters.

The obvious linkage with fluctuations of the oceanic environment (height of sea level, temperature gradient, nutrients, O<sub>2</sub>...) offers the perspective of the use morphotype variation of planktic Foraminifera as a tool in palaeoceanography.

\*) M. CARON, Institut de Géologie, Université de Fribourg, CH-1700 Fribourg.

## KURZFASSUNG

Die Abfolge der planktischen Foraminiferen-Arten, von ihrem Erscheinen im mittleren Jura bis in das Alttertiär, zeigt zwei unterschiedliche Entwicklungs-Rhythmen:

Eine langsame Entwicklung von primitiven Morphotypen, die seit dem Barreme endgültig (nach einigen Rückschlägen) an die pelagische Lebensweise angepasst sind. Sie entwickeln von Zeit zu Zeit hohe Individuenzahlen, aber zeigen nur geringe Diversität. Es sind „opportunistische“ Arten (r-Selektion, nach MAC ARTHUR & WILSON 1967), sie besiedeln die oberflächennahen Wasser der Schelfs und der offenen See.

Zeiten mit steigender Diversität und Komplexität des Gehäuses treten in wiederholter Weise auf. Sie entsprechen sta-

bilen Umweltbedingungen, die eine Besiedlung tieferen Wassers mit „Gleichgewichts“-Arten (K-Selektion) erlauben. Jede dieser Epochen endete mit dem Aussterben der höchst entwickelten Morphotypen, jener Formen, die an die größten Tiefen angepasst waren.

Die auffälligen Zusammenhänge zwischen den Entwicklungslinien und den Fluktuationen der ozeanischen Umweltbedingungen (Meeresspiegel-Höhe, Temperatur, Sauerstoffgehalt, Nahrung...) eröffnen die Möglichkeiten, die Variation von Morphotypen bei planktischen Foraminiferen in der Paläo-Ozeanographie einzusetzen.

## INTRODUCTION

Les données actuelles sur les Foraminifères planctiques vivants montrent qu'ils sont sensibles à la température (répartition en provinces latitudinales) et à la profondeur (stratification en profondeur), (BE 1977). La quantité de nourriture, la salinité, le pH de l'eau influencent également cette distribution qui est elle-même, en dernier lieu, régie par l'ensemble des grands courants océaniques délimitant les «grandes masses d'eau».

Les Foraminifères planctiques fossiles sont de mieux en mieux connus sur le plan de la taxonomie (repérage des espèces, des genres), de la biostratigraphie (apparition et disparition des espèces), mais nous fournissent aussi de précieux renseignements sur les conditions du milieu dans lequel ils vivaient (par l'analyse des isotopes stables): température et profondeur de la tranche d'eau occupée dans leur stade adulte, niveau de productivité du milieu océanique.

En suivant le développement des Foraminifères planctiques au cours des temps mésozoïques et leur adaptation aux conditions changeantes du milieu océanique, une stratégie évolutive, à deux modes, apparaît: tout d'abord, coloniser rapidement un milieu ouvert par un effort reproductif de quelques espèces primitives, «opportunistes», du type de la sélection-r des biologistes (MAC ARTHUR 1960). Investir, en un deuxième temps, des zones plus propices à la prolifération des espèces, par l'efficacité de la sélection-K (espèces «d'équilibre»), (MAC ARTHUR & WILSON 1967). Le tempo de l'histoire évolutive des Foraminifères planctiques est donné, dès leur apparition dans les océans, par l'alternance répétitive entre ces périodes de colonisation en surface et ces périodes de radiation adaptative vers les eaux profondes (STEINECK & FLEISHER 1978) (cf. fig. 1).

## I. LES DONNEES DE LA BIOSTRATIGRAPHIE

Elles nous fournissent une base solide pour mettre en évidence les différents morphotypes dans l'ordre de leur apparition chronologique (CARON 1983, fig. 1):

Au Dogger et à l'Oxfordien, des apparitions massives, mais sporadiques, de «Protoglobigérines» indiquent une première tentative des Foraminifères pour adopter la zone photique de l'océan ouvert (développement d'une phase pélagique dans leur cycle vital, MASTERS 1977).

Au Jurassique supérieur, l'échec relatif des «Protoglobigérines» peut s'expliquer par le développement important des Calpionelles. Les premières *Globuligerina* se retrouvent de manière diffuse, mais constante, sur la bordure externe des mers épicontinentales froides, dans les sédiments du Jurassique terminal et du début du Crétacé (GRIGELIS & GORBACHICK 1981).

Dès l'Hauterivien, mais surtout au Barrémien, les premières vraies *Hedbergella*, puis les *Globigerinelloides* se développent, abondantes en nombre mais pauvres en espèces,

dans la zone pélagique des océans, lesquels deviennent de plus en plus profonds, de plus en plus chauds. C'est à l'Aptien que commence une réelle diversification des espèces de ces deux genres de type primitif.

A la limite Aptien/Albien, l'apparition des *Ticinella*, puis au cours de l'Albien leur spécialisation rapide et leur prolifération, enfin l'évolution vers le genre *Rotalipora* sont enregistrées dans les sédiments pélagiques des mers chaudes et profondes, non seulement de la Téthys, mais aussi de l'Atlantique Nord (Centre), du Pacifique et de l'Océan Indien. Les *Ticinella* s'éteignent à la fin de l'Albien.

Au Cénomanién, c'est le règne des *Rotalipora*. Ces premiers morphotypes carénés apparaissent avant la fin de l'Albien (*R. ticinensis*) et évoluent rapidement au cours du Cénomanién (*R. appenninica*, *R. reicheli*, *R. cushmani*). Parallèlement, les *Praeglobotruncana*, ainsi que les *Hedbergella*, constituent le stock de base des espèces peu évoluées, mais à haut potentiel reproductif, présentes partout, sur les plates-

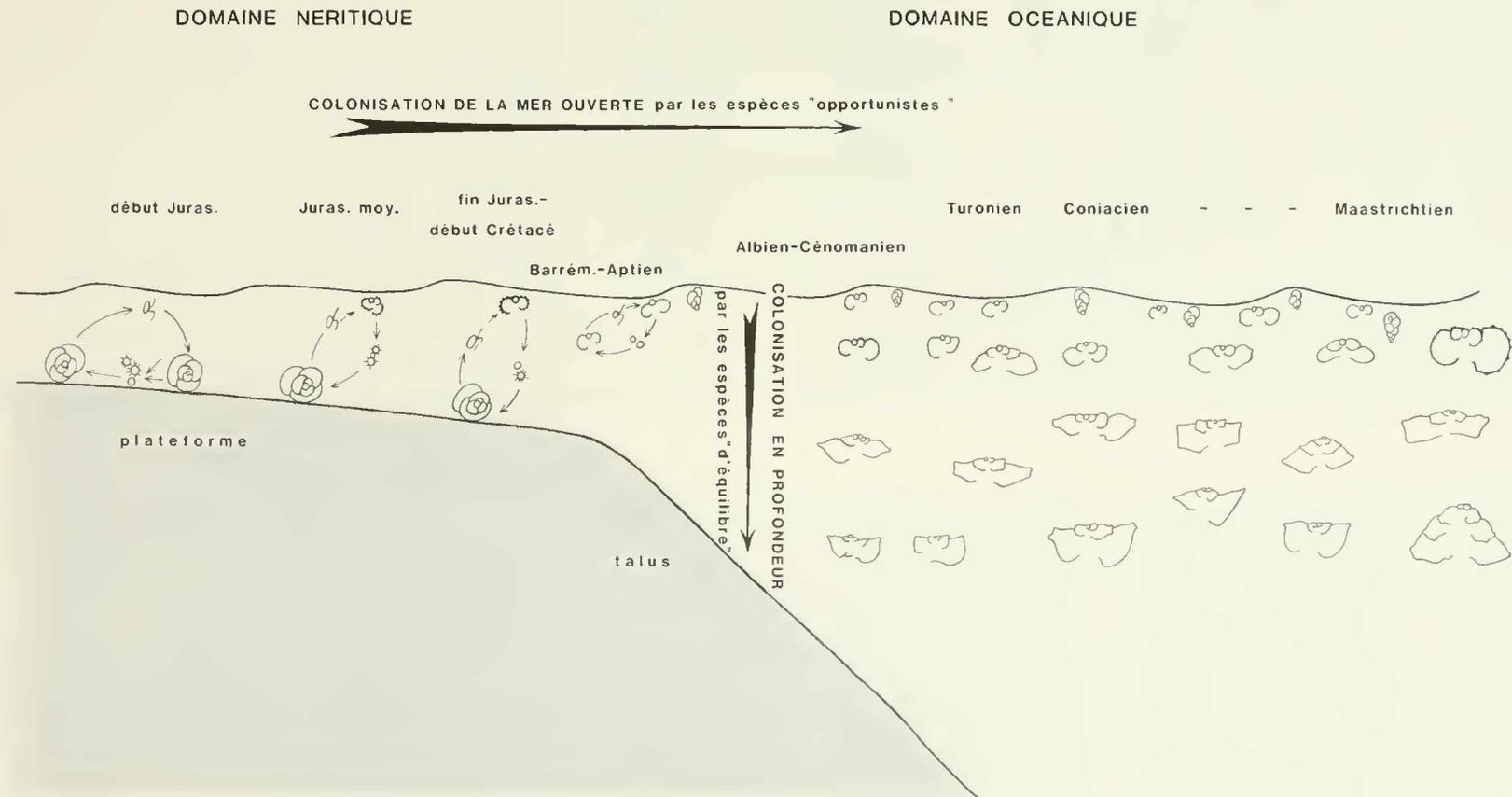


Fig. 1. La succession des morphotypes de Foraminifères planctiques au cours du Mésozoïque révèle une stratégie du développement dans deux directions et sur deux rythmes différents:  
 1. Colonisation des eaux superficielles par les espèces primitives à évolution lente.  
 2. Radiation répétitive vers les eaux plus profondes de successions d'espèces de plus en plus complexes.

formes des mers froides, mais aussi dans les mers chaudes et profondes, associées aux *Rotalipora*.

La fin du Cénomani est marquée par la disparition des dernières *Rotalipora*. Mais les *Praeglobotruncana* et les *Whiteinella* supportent le stress de l'environnement («anoxic event» et non pas régression généralisée) et prennent même leur essor dès la base du Turonien avec prolifération d'individus à partir de quelques espèces.

Au cours du Turonien, des morphotypes de plus en plus complexes apparaissent à partir de ces formes primitives (développement de 1 ou 2 carènes, complexité croissante du système de protection ombilical...), rattachés aux genres *Helvetoglobotruncana*, *Dicarinella* et *Marginotruncana*. A part la disparition de *H. helvetica* et de sa lignée, aucune extinction notable ne marque la fin du Turonien, ni le passage Turonien/Coniacien. Par contre, l'apparition des premières *Archaeoglobigerina* au début du Coniacien représente une étape importante dans le développement des formes globuleuses du Crétacé supérieur.

Au cours du Coniacien-Santonien, les morphotypes précédents se rencontrent encore sans grandes variations, sauf dans le groupe *concovata-asymetrica* dont la lignée phylétique donne les repères de la biozonation de cette période.

A la fin du Santonien, disparaissent les dernières *Marginotruncana* et *Dicarinella*, mais le relais est déjà assuré depuis le milieu du Santonien par les premières espèces du genre *Globotruncana* et avant la fin du Santonien par les premières *Globotruncanita*.

## II. LE CONTROLE PALEOBIOGEOGRAPHIQUE

Les morphotypes globuleux et les morphotypes carénés montrent une distribution géographique (pour une période donnée) particulièrement nette dans les aires de dépôt qui recourent la partie supérieure du talus et la plate-forme externe (Western interior et plate-forme du Texas aux USA, plate-forme de l'Europe du NW, Golfe de Guinée en Afrique...). Si la «depth stratification» des Foraminifères planctiques dans les mers chaudes du Crétacé est une réalité, le rebord de la plate-forme est en effet la zone la plus favorable pour enregistrer les fluctuations de cette «pluie pélagique» (fig. 2, adaptée de HART 1980: 292). Toutefois on doit garder en mémoire le fait que tout foraminifère planctique est un fossile déplacé par rapport à son milieu de vie, l'importance des courants sur le

Le passage Santonien/Campanien est donc souligné par un renouvellement important des morphotypes:

- disparition complète des formes évoluées héritées du Turonien (mono- et bicarénées),
- spéciation à partir d'un nouveau stock vers des espèces homéomorphes (mono- et bicarénées).

Au cours du Campanien, se développent parallèlement les *Archaeoglobigerina* et les *Rugoglobigerina*, formes globuleuses plus ou moins ornementées. A part la disparition notable de l'espèce *G. calcarata* extrêmement évoluée, aucune extinction massive ne marque la limite Campanien/Maastrichtien.

Le Maastrichtien est caractérisé par une spéciation importante chez tous les groupes évolués: *Globotruncana*, *Globotruncanita*, *Rugoglobigerina*, *Rugotruncana* et même par l'apparition de morphotypes très sophistiqués comme *Abathomphalus*, *Pseudotextularia*, *Racemiguembelina*. Les groupes peu évolués comme *Globigerinelloides*, *Heterohelix*, *Guembelitra*, *Globotruncanella* et *Hedbergella* fournissent peu d'espèces.

La fin du Maastrichtien est marquée par l'extinction la plus massive du Crétacé: toutes les espèces évoluées (carénées, ornées, épaissies, à plaques ombilicales complexes) disparaissent, brutalement semble-t-il. Rares étaient les morphotypes ayant conservé leurs caractères ancestraux au cours du Maastrichtien. Ce sont les seuls qui fournissent quelques survivants à l'orée des temps tertiaires: à tests petits, globigériniformes, les moins marqués par l'évolution du Crétacé sont les pionniers de la colonisation du Tertiaire.

trajet venant perturber plus ou moins la distance d'enfouissement.

D'autres contrôles ont été actuellement effectués par les isotopes stables de l'O<sub>2</sub> qui indiquent la profondeur (ou plutôt la température) relative de vie des différentes espèces du Crétacé (DOUGLAS & SAVIN 1978). Les données actuelles de la distribution des Foraminifères planctiques vivants dans la colonne d'eau (BE 1977) corroborent ces déductions (HART & BAILEY 1979).

Sur la base de ces différentes données, deux types d'associations, en fonction de la distribution en profondeur, ont été définis pour les Foraminifères planctiques du Crétacé.

Une association d'eaux peu profondes, comprenant les formes globuleuses, bisériées, planispiralées ou trochospiralées, de petite taille, à test peu épais, de type peu évolué.

Une association d'eaux plus profondes, comprenant les formes plus grandes, à test épais, trochospiralées essentiellement, carénées, ornées, plus complexes, de type évolué.

Ces types d'associations correspondent plus ou moins bien à la distribution entre la plate-forme et la haute mer. De plus, les Foraminifères planctiques étant sensibles à la température, cette même distribution se retrouve en latitude: les formes globuleuses, primitives, à faible diversité, dominent sur les plates-formes des mers froides; les formes carénées, évoluées, à haute diversité, dominent dans les mers chaudes, plus profondes.

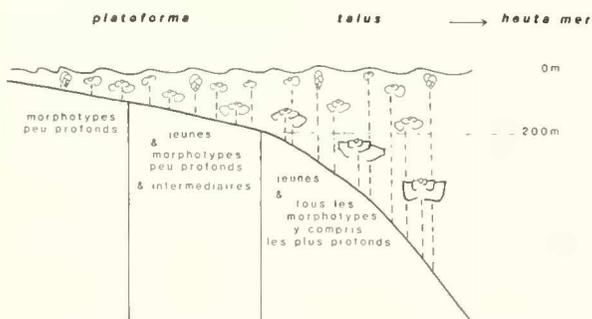


Fig. 2. Enregistrement idéal des Foraminifères planctiques dans les sédiments du rebord de la plate-forme des mers tempérées et chaudes (ici au Turonien).

### III. L'INTERPRETATION BIOLOGIQUE

L'habitat préférentiel des Foraminifères planctiques n'est pas constant au cours du cycle vital. Ce cycle repose sur une alternance des générations (sexuée et asexuée) avec gamètes et embryons libérés par le test maternel dans le milieu océanique. Certains cycles, très courts, correspondent aux espèces primitives, rapidement matures, à adultes peu différenciés, de petite taille et abondante descendance. Par contre, les cycles plus complexes, plus longs, donnant des adultes à tests évolués et de plus grande taille, ont une phase sexuée qui se fait à grande profondeur (> 500 m?): cette migration verticale n'est ni diurne, ni saisonnière à proprement parlé, mais ontogénique (LIPPS 1970).

Une première conséquence de ces migrations, vers le bas, des adultes carénés c'est la nécessité d'une grande profondeur d'eau pour que la totalité du cycle s'accomplisse sans contrainte dans le milieu océanique: le rebord de la plate-forme est en quelque sorte une barrière biologique entre morphotypes carénés et morphotypes globuleux (voir distribution fig. 2).

Une deuxième conséquence importante, c'est que cette migration verticale est un avantage pour les formes qui peuvent (ou qui doivent) s'y adapter:

la compétition en profondeur diminue pour les embryons, l'adaptation à des profondeurs variables engendre une spéciation élevée,

enfin, un certain isolement géographique en découle qui favorise la maintenance de l'espèce.

Enfin, la troisième conséquence, c'est que les formes globuleuses de type primitif, qui ont un cycle vital court, peu profond, sont nettement avantagées pour vivre sur la plate-forme, milieu pourtant plus instable que l'océan ouvert.

Ainsi se dessine un modèle de colonisation du domaine pélagique par les Foraminifères planctiques. Il s'agit d'une stratégie adaptative qui agit en deux temps (voir fig. 1):

1. En un premier temps, il y a essaimage, dans les eaux superficielles de l'océan, d'espèces primitives, originaires de formes benthiques adaptées à la vie planctique. Ces morphotypes très prolifiques profitent au maximum de l'apport important de nutriments dans les eaux océaniques de surface. Ce sont les espèces «opportunistes» de MAC ARTHUR (1960), qui caractérisent les périodes à faible diversité et grand nombre d'individus par espèce (r-sélection de MAC ARTHUR & WILSON 1967). Cette sélection n'est pas contrôlée par les interactions biologiques, mais uniquement par les conditions physico-chimiques du milieu océanique (LEVINTON 1970).
2. En un deuxième temps, sous la contrainte de l'environnement (recherche de niveaux plus riches en nourriture?), il y a colonisation des couches plus profondes de l'océan, par modifications successives des tests qui s'adaptent à des niveaux de densités variables. C'est la sélection-K par les espèces dites «d'équilibre», en période de stabilité, dans un milieu qui offre une multitude de niches écologiques bien stratifiées (MAC ARTHUR & WILSON 1967).

Les radiations et extinctions de ces morphotypes au cours des temps créacés montrent une alternance entre la dominance des formes globuleuses à faible diversité et la dominance des formes évoluées, à forte diversité (TAPPAN 1971). Ces associations ayant des préférences distinctes de température et de profondeur d'habitat, il paraît logique de chercher un lien entre leur évolution et celle des variations du niveau de la mer (LIPPS 1970; VALENTINE & MOORES 1970).

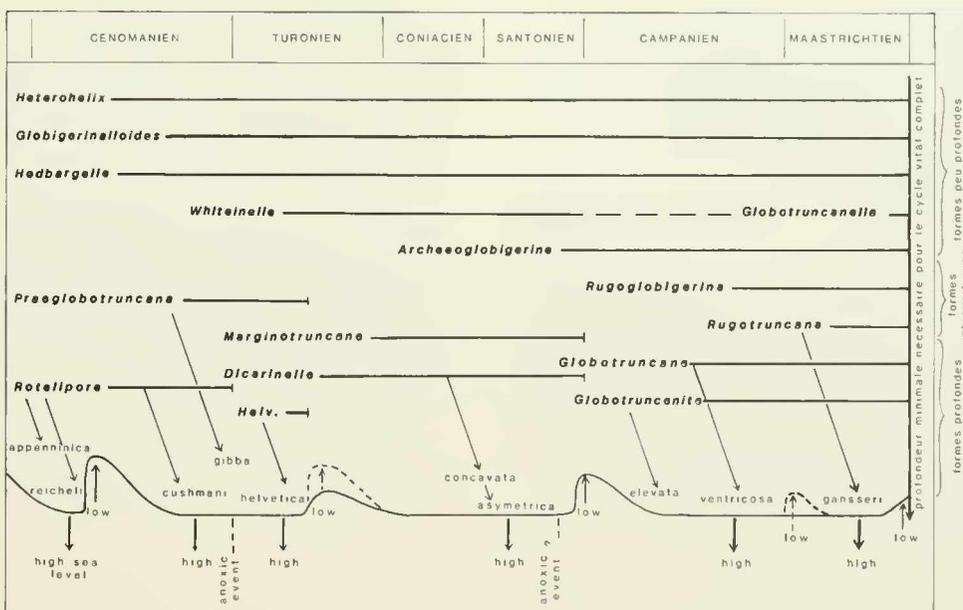


Fig. 3. Lien entre la morphologie du test et la profondeur d'habitat chez les Foraminifères planctiques du Crétacé supérieur (avec incidence des mouvements eustatiques sur l'apparition et l'extinction des espèces profondes).

En comparant les courbes des variations eustatiques (VAIL, MITCHUM & THOMPSON 1977; HANCOCK & KAUFFMANN 1979) avec les périodes de renouvellement des morphotypes profonds au cours du Crétacé supérieur, on obtient une assez bonne corrélation, mise en évidence par HART (1980).

Chaque fois que la profondeur d'eau augmente sur la plate-forme, on observe une évolution des espèces vers le morphotype idéalisé, plan-convexe, le plus profond. Ainsi prennent naissance les espèces homéomorphes, mais hétérochrones, qui soulignent les périodes à hauteur d'eau maximum (*R. reicheli*, *H. helvetica*, *D. concavata*, *Gta. elevata*, *Ga. ventricosa*, *R. ? gansseri*) (cf. fig. 3). Les diminutions de la tranche d'eau sur la bordure externe de la plate-forme viennent en alternance balayer ces espèces trop spécialisées, sensibles aux moindres variations de l'environnement. On a cherché l'explication dans un lien direct avec la profondeur d'eau du cycle vital complet, mais si ce facteur était la seule contrainte de l'environnement une migration latérale, vers le large, suffirait pour retrouver la tranche d'eau minimale nécessaire. Une autre hypothèse logique serait un lien étroit avec l'intensité des upwellings qui représentent les ressources trophiques majeures des environnements océaniques (cf. LIPPS & MITCHELL 1976). On ne peut cependant appliquer ce modèle au remplacement des *Rotalipora* par les *Marginotruncana*, à la limite du Cénomaniens-Turonien, ni à celui des *Marginotruncana*, par les *Globotruncana* avant la fin du Santonien.

En effet, ces deux périodes correspondent à un haut niveau de la mer et c'est par asphyxie, due au développement d'une

large zone anoxique (SCHLANGER & JENKYN 1976) sur et au voisinage de rebord de la plate-forme, que ces espèces ont été éliminées. Pendant toutes ces périodes de crise, les espèces globigériniformes, plus résistantes, supportent mieux les conditions précaires assez semblables à celles qui règnent habituellement sur la plate-forme. Quand le mouvement de descente des eaux est couplé avec un refroidissement important, comme c'est le cas à la fin du Maastrichtien, on peut s'attendre à ce que les seuls (rares) survivants ne puissent être que les plus résistantes parmi les espèces des mers froides et peu profondes (cf. LIPPS 1970).

En résumé, la réponse des Foraminifères planctiques aux contraintes de l'environnement est d'une grande souplesse dans la spéciation:

En période d'instabilité ou de crise, ce sont les espèces primitives, les moins différenciées, les plus robustes, qui résistent, reprennent l'avantage, puis essaient en haute mer.

En période de stabilité du milieu, de nouvelles espèces apparaissent à partir du stock primitif, envahissant toutes les niches écologiques auxquelles elles s'adaptent parfaitement. Ce sont les «morphotypes optimisés» de STEINECK & FLEISHER (1978), beaucoup trop spécialisés pour résister à un changement important de l'environnement.

Le processus se répète à chaque période de diversification au cours du Crétacé supérieur et de manière plus évidente lors de la radiation du début des temps tertiaires.

## BIBLIOGRAPHIE

- BE, A. W. H. (1977): An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planctonic Foraminifera. – In: *Oceanic Micropalaeontology*, RAMSAY, A. T. S. (Edit.), p. 1–100, (Academic Press); London.
- CARON, M. (1983): Taxonomie and phylogenie de la famille des Globotruncanidae. – *Zitteliana*, 10: p. 677–681; München.
- DOUGLAS, R. G. & SAVIN, S. N. (1978): Oxygen isotopic evidence for the depth stratification and Cretaceous planktic Foraminifera. – *Marine Micropalaeontology*, 3: 175–196; Amsterdam.
- GRIGELIS, A. & GORBACHIK, T. (1981): Morphology and taxonomy of Jurassic and early Cretaceous representatives of the superfamily Globigerinacea (Favusellidae). – *J. foram. Res.*, 10: 180–190; Washington.
- HANCOCK, J. M. & KAUFFMAN, E. G. (1979): The great transgressions of the late Cretaceous. – *J. Geol. Soc. London*, 136: 175–186; London.
- HART, M. B. & BAILEY, H. W. (1979): The distribution of planktonic foraminifera in the mid-Cretaceous of NW Europe. – In: *Aspekte der Kreide Europas*, IUGS, ser. A, 6: 527–542; Stuttgart.
- — (1980): The recognition of Mid-Cretaceous sea-level changes by means of Foraminifera. – *Cretaceous Research*, 1: 289, 297; London.
- LEVINTON, J. S. (1970): The paleoecological significance of opportunistic species. – *Lethaia*, 3: 69–79; Oslo.
- LIPPS, J. (1970): Plankton evolution. – *Evolution*, 74: 1–22; Lawrence.
- — & MITCHELL, E. (1976): Trophic model for the adaptive radiations and extinctions of pelagic marine mammals. – *Paleobiology*, 2: 147–155; Chicago.
- MAC ARTHUR, R. H. (1960): On the relative abundance of species. – *Amer. Naturalist*, 94: 25–36; Boston.
- — & WILSON, E. O. (1967): *The theory of Island biogeography*. – Princeton Univ. Press.
- MASTERS, B. A. (1977): Mesozoic Planktonic Foraminifera. A world-wide review and analysis. – In: *Oceanic Micropalaeontology*, RAMSAY, A. T. S. (Edit.) p. 301–731; (Academic Press); London.
- SCHLANGER, S. O. & JENKYN, H. C. (1976): Cretaceous anoxic events: causes and consequences. – *Geol. Mijnbouw*, 55: 179–184; Leiden.
- STEINECK, P. L. & FLEISHER, R. L. (1978): Towards the classical evolutionary reclassification of Cenozoic Globigerinacea (Foraminifera). – *J. Paleont.* 52 (3): 618–635; Lawrence.
- TAPPAN, H. (1971): Microplankton, ecological succession and evolution. – *N. Amer. Paleontol. Conv. Chicago 1969, Proc. H.* 1058–1103; Lawrence.
- VAIL, P. R., MITCHUM, R. M. & THOMPSON, S. (1977): Seismic stratigraphy and global changes of sea level. Part 4: Global cycles of relative changes of sea level. – *A. A. P. G. Memoir* 26: 83–97; Boulder.
- VALENTINE, J. N. & MOORES, E. M. (1970): Plate tectonic regulation of faunal diversity and sea level: a model. – *Nature* 228: 657–659; London.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zitteliana - Abhandlungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Histor. Geologie](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Caron Michele

Artikel/Article: [La spéciation chez les Foraminifères planctiques: une réponse adaptée aux contraintes de l'À'environnement 671-676](#)