

Une carapace de crabe préservée dans le moule interne d'un gastropode du Cénomaniens de Basse-Normandie (France)

par Gérard BRETON¹

¹ Chercheur libre associé au Laboratoire Géosciences, université de Rennes-1, campus de Beaulieu, 35042 RENNES Cedex, et 6, rue des Réservoirs, F-76600 LE HAVRE.
E-mail : gerardbreton@free.fr

Résumé : La carapace d'un jeune crabe *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835) [Crustacea, Decapoda, Necrocarcinidae] est fossilisée dans le moule interne d'une coquille de gastropode recueilli à Mont-Ormel (Orne, France), Formation de la Craie glauconieuse, Cénomaniens inférieur. Cette carapace est interprétée comme l'exuvie d'un crabe ayant trouvé un abri dans cette coquille pendant la mue.

Summary: The carapace of a young crab *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835) [Crustacea, Decapoda, Necrocarcinidae] is preserved within the internal cast of a gastropod shell, collected at Mont-Ormel (Orne, France), Craie Glauconieuse Formation, Lower Cenomanian. This carapace is thought to be the exuvia of a crab which found a shelter in this shell while moulting.

Mots clés : Crabe, Gastropode, Crétacé, mue.

Key-words : Crab, Gastropod, Cretaceous, Moulting.

La préservation de Décapodes fossilisés dans la coquille d'un Mollusque, sans être exceptionnelle, reste suffisamment rare pour que chaque cas mérite une analyse. Il s'agit souvent d'un Bernard-l'ermite dans la coquille où il a vécu (FRAAIJE, 2003 ; JAGT *et al.*, 2006 ; BRETON & COLLINS, 2007), plus rarement d'un macroure (FRAAIJE & JÄGER, 1995, FRAAIJE & PENNING, 2006) ou d'un crabe (WRIGHT & COLLINS, 1972, pl. 10). Dans ces derniers cas, la question se pose alors d'apprécier les rapports biologiques ou taphonomiques entre le crustacé et le mollusque, et d'évaluer l'éventuel avantage en termes de potentiel de préservation qu'a pu constituer la présence de la coquille, dans la mesure où ce potentiel, chez les Brachyours, est faible (STEMPIEN, 2005) en dehors de circonstances particulières telles qu'une phosphatisation précoce (p. ex. GUINOT & BRETON, 2006).

Contexte géologique

La petite commune de Mont-Ormel (Orne) est située environ 45 km au nord d'Alençon, dans le pays d'Auge. En 2003, des travaux routiers pour l'aménagement des alentours du mémorial de Mont-Ormel-Coudehard, qui commémore la dernière étape de la bataille de Normandie (19-22 août 1944), ont mis au jour des niveaux du Cénomaniens inférieur, individualisés par JUIGNET (1974, p. 309) sous le nom de « Sables de Mont-

Ormel ». Il s'agit de niveaux plus sableux à la partie inférieure de la Formation de la Craie glauconieuse, au-dessus de la Glauconie de base et datés de la biozone à Mantelli, sous-biozone à Carcitanense.

Au mémorial de Mont-Ormel, la roche est un sable calcaire jaunâtre, glauconieux, un peu noduleux avec des nodules (îlots de cimentation carbonatée) de petite taille. Les crabes y sont représentés par des fragments d'appendices et par des carapaces, souvent brisées et avec la cuticule préservée en calcaire. *Plagiophtalmus oviformis* BELL, 1863 et *Caloxanthus formosus* A. MILNE-EDWARDS, 1862 (recueilli dans le même niveau à Coudehard par Vincent DECOMBE) y ont été identifiés, ainsi que *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835). Cette dernière espèce, étonnamment et contrairement au reste de la faune, est uniquement représentée par des individus très jeunes, de petite taille. Nous avons recueilli, dans ces niveaux, au mémorial de Mont-Ormel, les fossiles suivants : Spongiaires *Porosphaera globularis* (PHILLIPS), *P. sp.* ; Bivalves *Lima cf. aspera* (MANTELL), *Spondylus striatus* (J. SOWERBY), *Neithea aequicostata* (LAMARCK), *N. quinquecostata* (J. SOWERBY), *N. cometa* (D'ORBIGNY), *Inoceramus cf. pictus* (J. DE C. SOWERBY) ; Céphalopodes *Sciponoceras sp.*, *Mantelliceras mantelli* (J. SOWERBY), *Schloenbachia varians* (J. SOWERBY), *Cymatoceras radiatum* (J. SOWERBY) ; Echinodermes *Polydiadema bonei* (WOODWARD), *Hyposalenia clathrata* (WOODWARD), *Tetragramma variolare* (BRONGNIART), *Cottaldia bennetiae* (KÖNIG), *Glyptoscyphus difficilis* (AGASSIZ), *Discooides subuculus* (LESKE), *Cardiotaxis cretacea* (SORIGNET), *Holaster subglobosus* (LESKE), *Hemiaster bufo* (BRONGNIART), *Catopygus columbarius* (LAMARCK), *Echinogalerus rostratus* (DESOR).

JUIGNET (1974) dresse la liste du reste de la faune, d'après la coupe voisine – aujourd'hui inaccessible – du Billot :

- Céphalopodes *Euhystericoceras nicaisei* (COQUAND), *Hyphoplites falcatus* (MANTELL), *Neostlingoceras sp. aff. carcitanense* (MATHERON), *Idiohamites alternatus* (MANTELL), *Mantellicera mantelli* (J. SOWERBY), *M. aff. saxbii* (SHARPE), *Schloenbachia varians* (J. SOWERBY) ;

- Bivalves *Gryphaeostrea canaliculata* (J. SOWERBY), *Chlamys sp.*, *Inoceramus crippsii* MANTELL, "*Ostrea*" *sp.*, *Modiolus ligeriensis* (D'ORBIGNY) ;

- et *Filograna socialis* (GOLDFUSS), Serpulidae, *Cyclothyris sp.*, *Cretiscalpellum sp.*

Comme il est habituel dans les craies et sables calcaires, les coquilles aragonitiques ne sont pas conservées. Les gastropodes sont ainsi connus seulement à l'état de moules internes.

A cette liste, il faudrait ajouter une riche faune d'astérides que nous avons étudiée (BRETON, 1992) : *Metopaster parkinsoni* (FORBES), *Nymphaster sp. aff. dutempleanus* (D'ORBIGNY), *Nymphaster sp.*, *Comptoniaster comptoni* (FORBES), *Calliderma juigneti* BRETON, *C. smithiae* (FORBES), *Comptonia elegans* GRAY, *Caletaster romani* BRETON, *Mastaster villersensis* MERCIER, *Crateraster debris* BRETON, *Spenceraster rugosus* (SPENCER), *Pycinaster humilis* SPENCER, Stauranderasteridae indét., *Valettaster ocellatus* (FORBES), Astropectinidae indét., Benthoplectinidae « *Nymphaster* » *radiatus* (SPENCER).

Description du spécimen [Planche 1, fig. 1 et 2]

Le moule interne de gastropode mesure 29 mm de plus grande dimension, un peu plus d'un tour et demi de spire est conservé. Il manque un à deux tours à l'apex. Les dimensions de la partie la plus grande de la spire – l'ouverture ou une section proche de l'ouverture – sont évaluées approximativement à 22 mm de hauteur et 14 mm de largeur. Le flanc est

régulièrement convexe. Les caractères morphologiques du moule interne sont insuffisants pour permettre une détermination. Le remplissage est granoclassé. Une partie plus grossière est nettement démarquée d'un remplissage plus fin présent en particulier dans la partie la plus apicale. L'orientation de la surface du sédiment grossier indique que le gastropode reposait sur le sédiment grossier obliquement sur son ouverture (*pl. 1, fig. 3A*), la partie dorsale de l'ouverture délogée.

La carapace de crabe est située à environ 1,5 cm de l'ouverture, dans la partie dorsale de la spire, le dos de la carapace touchant la coquille du gastropode. La cuticule, très fragile et quasi pulvérulente, n'a pas pu être conservée pendant la préparation. C'est donc un moule interne de la carapace que nous décrivons maintenant.

Le crabe est un Necrocarcinidae *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835) dont la carapace mesure 9 mm de longueur pour une largeur évaluée à 10 mm. Le rostre (mais pas les épines rostrales), le flanc droit et la marge postérieure sont conservés; le flanc gauche, au-delà des gros tubercules méso- et métabranhial, ne l'est pas. Les tubercules (*pl. 1, fig. 2*) sont gros relativement à la taille du crabe, et arrondis. Les tubercules épi- et métabranhial sont un peu moins gros que les autres. Les tubercules protogastriques ont tendance à s'allonger transversalement et à ébaucher un second tubercule externe coalescent avec le tubercule interne. Le tubercule épibranhial est situé à la marge du céphalothorax et surplombe un court sillon épibranhial peu accusé mais qui indente le flanc. Un tubercule urogastrique et un tubercule mésobranhial sont de taille approximativement identique, plus gros que le tubercule métabranhial. Un granule mésogastrique et trois granules sur le tubercule urogastrique, un peu plus gros – deux antérieurs et un postérieur – et deux granules plus petits, de part et d'autre du granule urogastrique postérieur, sont visibles sur le moule interne.

Ce *Necrocarcinus labeschii* juvénile est très semblable au spécimen de taille comparable (12 x 12 mm) du Cénomancien inférieur de Ballon (Sarthe) figuré par BRETON & COLLINS (2007), ce qui montre la constance de traits juvéniles de cette espèce chez laquelle l'adulte est plus variable.

Ce spécimen, recueilli par l'auteur le 27.10.2003, sera déposé dans les collections du musée paléontologique de Villers-sur-Mer (Calvados), musée de France, sous l'index provisoire V1380.

Discussion

La présence d'un crustacé à l'intérieur de la coquille d'un mollusque fossile peut relever de différentes causes.

■ **Le hasard.** Le crustacé, ou le fragment de crustacé, se trouve incorporé au remplissage de la coquille au hasard de la sédimentation comme n'importe quel bioclaste banal. C'est, par exemple, le cas de cette carapace de *Necrocarcinus labeschii* préservée dans la loge d'habitation d'une ammonite *Mantelliceras saxbii* (SHARPE), et recueilli dans le hard ground « Rouen1 », Cénomancien inférieur, biozone à Dixoni, Formation de la Craie glauconieuse, Annouville-Vilmesnil, Seine-Maritime, France (*pl. 1, fig. 3*). [Contexte sédimentologique et taphonomique, voir BRETON (à paraître), JUIGNET (1981) et RAGOT (1989).] En effet, la carapace est incomplète, il manque une partie de la région métabranhiale

droite ; la coquille de l'ammonite est très fragmentaire (1/5 de tour préservé dans la loge d'habitation) ; les mélanges et juxtapositions de fossiles, dans toutes les orientations possibles, sont constantes dans le gisement. Ce spécimen, recueilli par l'auteur le 31.08.2007, sera déposé dans les collections du musée paléontologique de Villers-sur-Mer (Calvados), musée de France, sous l'index provisoire V1381.

■ **La prédation.** Le mollusque carnivore mange le crustacé qui se fossilise avec le contenu stomacal. Les crustacés comptent parmi les proies les plus communes des Céphalopodes littoraux. Dans ce cas, les restes du crustacé sont groupés et désorganisés, fragmentés, sauf dans l'hypothèse – hautement improbable – d'une mort brutale du mollusque au début du repas. De plus, ce scénario ne peut guère s'appliquer aux gastropodes, même carnivores, qui n'ingèrent pas de grosses proies entières.

■ **L'inquilinisme.** Les pagures peuvent habiter des coquilles de gastropodes. La fossilisation d'un pagure dans une coquille de gastropode (FRAALJE, 2003 ; JAGT *et al.*, 2006 ; BRETON & COLLINS, 2007) dans des conditions taphonomiques favorables, permet de retrouver le Bernard-l'ermite en situation de vie.

■ **La recherche d'un abri régulier.** Beaucoup de Décapodes littoraux ont une activité nocturne et vivent, le jour, dans un habitat cryptique ou protégé – par exemple sous une pierre, dans une fissure –, dans un substrat anfractueux, par exemple le coralligène, etc. (observations personnelles).

■ **La recherche d'un abri occasionnel.** La mue est une période critique pour les Décapodes à tégument calcifié. La protection (relative) que leur confère leur cuticule calcifiée, dure, est perdue après l'abandon de l'exuvie en attendant le durcissement de la nouvelle cuticule. C'est pourquoi beaucoup de Décapodes muent dans un abri occasionnel. C'est à ce cas de figure que nous rapportons l'association de la carapace de *Necrocarcinus labeschii* et du gastropode (*pl. 1, fig. 4*).

En effet :

- lors de la mue, la carapace se sépare du reste de la cuticule selon la ligne de déhiscence et se retrouve ainsi isolée ;

- la carapace du *Necrocarcinus labeschii* se trouve à la limite sédiment grossier/sédiment fin. Elle a été abandonnée par le crabe à l'intérieur de la coquille, sur le sédiment grossier dans lequel cette dernière était légèrement enfoncée, et adossée contre la paroi de la coquille. Le sédiment fin a empli le reste de la coquille ultérieurement. Il est possible que les altérations du flanc gauche de la carapace se soient produites avant l'arrivée du sédiment fin. On sait en effet que la chitine du tégument s'hydrolyse et se dégrade en deux à quatre semaines, en particulier en milieu subaquatique (STEMPIEN, 2005) ;

- avant la mue, il se produit dans la cuticule une résorption du calcium (mobilisé en vue de la calcification de la nouvelle cuticule), accompagnée d'une dégradation de la trame organique (THOREZ *et al.*, 1988). La nature pulvérulente et fragile de la carapace du *Necrocarcinus labeschii*, qui s'oppose aux cuticules calcaires plus cohérentes et plus solides des crabes du même gisement – y compris des juvéniles de taille comparable de la même espèce –, conduit à supposer une plus grande fragilité, cohérente avec l'hypothèse d'une exuvie.

Notre crabe a donc pu pénétrer dans la coquille vide de gastropode par la partie dorsale de l'ouverture, peut-être en fouissant légèrement dans le sédiment (*pl. 1, fig. 4A*), y trouver un abri pour muer et y laisser l'exuvie de sa carapace (*pl. 1, fig. 4B*) – le potentiel de préservation du reste de l'exuvie (sauf dactyles et propodes) étant beaucoup plus faible.

Conclusion

Avec GAILLARD (2007), constatons que le paléontologue se trouve parfois confronté à des cas de fossilisation exceptionnelle, remarquable, avec préservation d'organismes à faible potentiel de conservation, en particulier dans les *Lagerstätten*, et c'est ce qu'il appelle « la conservation de l'inconservable » et/ou avec « l'enregistrement très précis d'une petite tranche de vie d'un animal », et c'est ce qu'il appelle « la conservation de l'instant ».

« Un instant remarquable, gravé pour l'éternité » que nous apporte ce jeune *Necrocarcinus labeschii* pénétrant dans la coquille vide d'un gastropode, y muant et y laissant l'exuvie de sa carapace.

Remerciements

A Vincent DECOMBE, fidèle compagnon de recherches sur le terrain, à Danièle GUINOT et Pierre NOËL pour leurs conseils toujours avisés et les renseignements partagés, à Didier NÉRAUDEAU pour les déterminations des Échinides de Mont-Ormel et à Michel RIOULT pour ses remarques constructives.

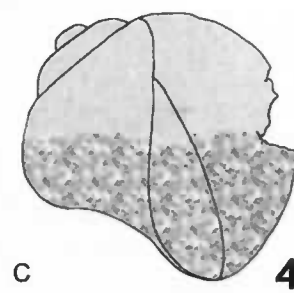
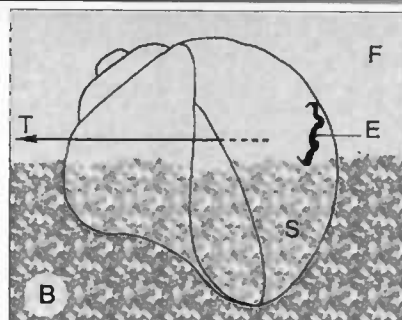
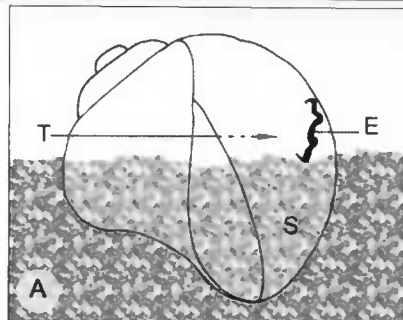
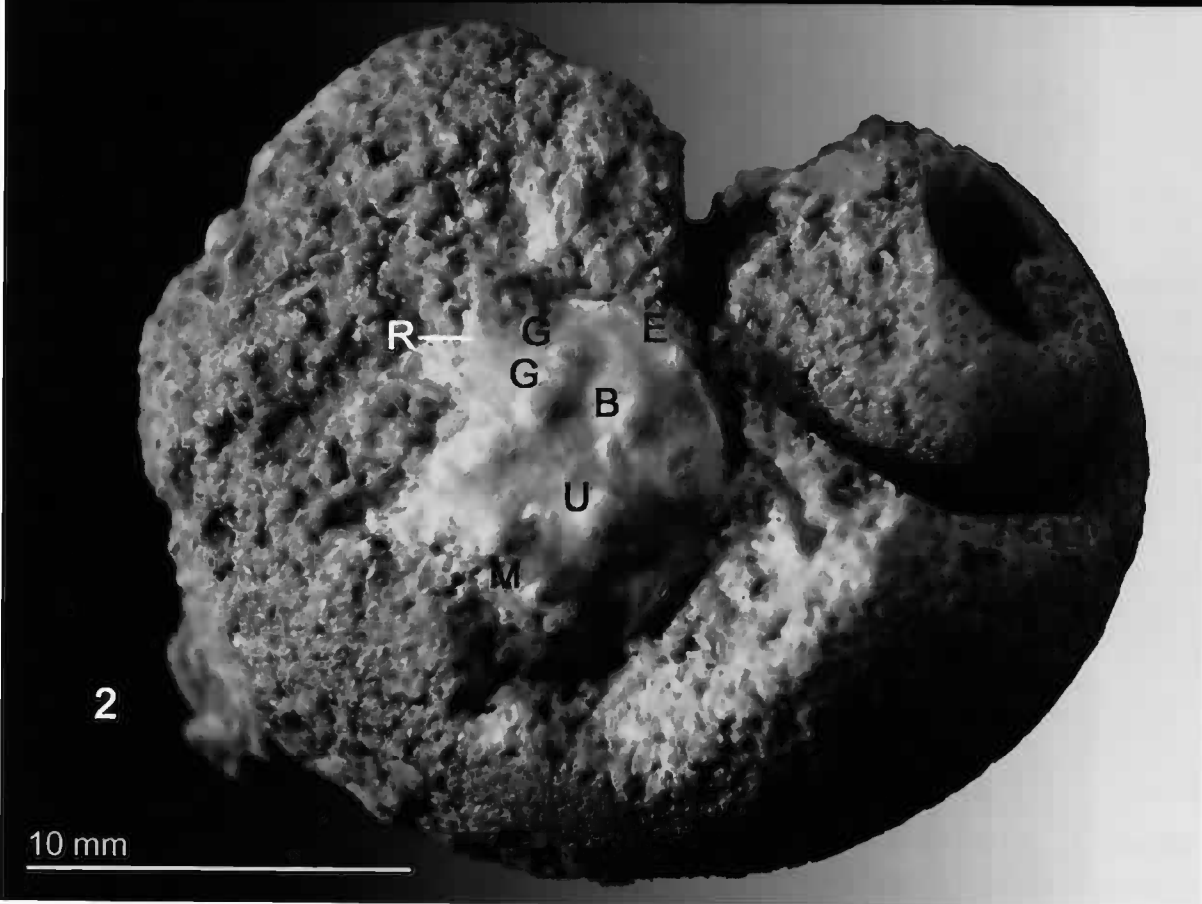
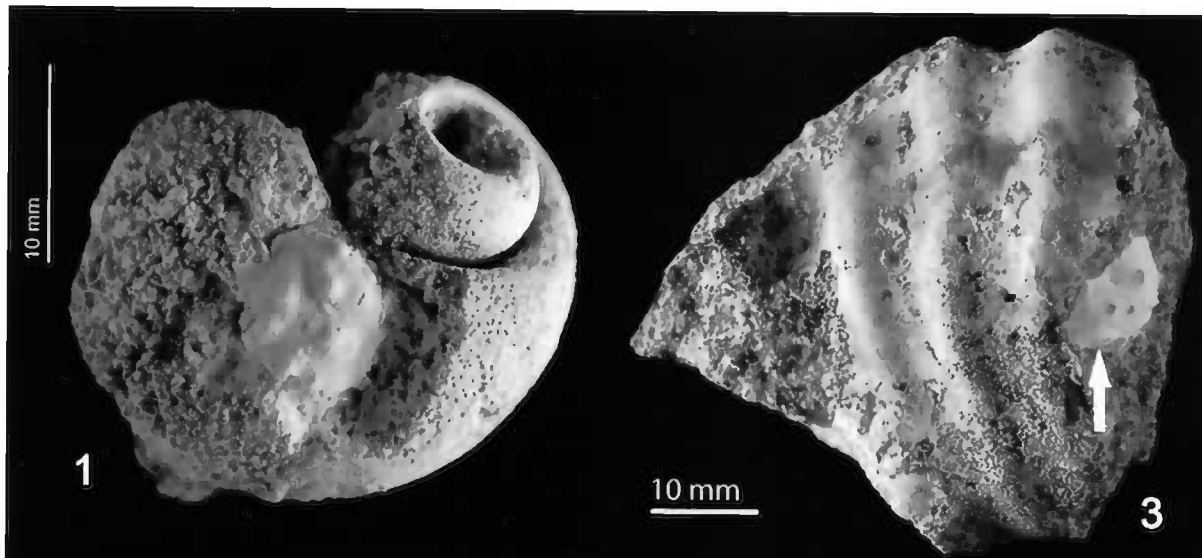
Bibliographie

- BRETON G. (*à paraître*) - The earliest known spider-crab (Crustacea, Decapoda, Majoidea) from the French Cretaceous (Cenomanian). *Geodiversitas*, Paris, F.
- BRETON G. (1992) - Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) jurassiques et crétacés de France : taphonomie, systématique, biostratigraphie, paléobiogéographie, évolution. Thèse de Doctorat d'Etat Sciences (dir. P. Juignet), université de Caen (20.10.1990). *Bull. trim. Soc. géol. Normandie et Amis du Muséum du Havre*, Le Havre, F, fasc. hors série, suppl. au t.78, 4 : 590 p.
- BRETON G. & COLLINS J.S.H. (2007) - Decapod fauna from the Cenomanian stratotype. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, Milan, I, 35, 2 : 17-20.
- FRAAIJE R.H.B. (2003) - The oldest in situ Hermit crab from the Lower Cretaceous of Speeton, UK. *Palaeontology*, Londres, UK, 46, 1 : 53-57.
- FRAAIJE R.H.B. & PENNINGHS H.W.J. (2006) - Crab carapaces preserved in nautiloid shells from the upper Paleocene of Huesca (Spain). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, Mexico, MEX, 23, 3 : 361-363
- FRAAYE R. & JÄGER M. (1995) - Decapods in ammonite shells : examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany. *Palaeontology*, Londres, UK, 38, 1 : 63-75.
- GAILLARD C. (2007) - Conservation de l'inconservable, conservation de l'instant. *Journal de l'APF*, Paris, F, 52 : 64.
- GUINOT D. & BRETON G. (2006) - *Lithophylax trigeri* A. MILNE-EDWARDS & BROCCHI, 1879 from the French Cretaceous (Cenomanian) and placement of family Lithophylacidae VAN STRAELEN, 1936 (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Geodiversitas*, Paris, F, 28, 4 : 591-633.
- JAGT J.W.M., VAN BAKEL B.W.M., FRAAIJE R.H.B. & NEUMANN C. (2006) - *In situ* fossil Hermit crabs (Paguroidea) from northwest Europe and Russia. Preliminary data on new records. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, Mexico, MEX, 23, 3 : 364-369.
- JUIGNET P. (1974) - La transgression crétacée sur la bordure orientale du Massif armoricain. Aptien, Albien, Cénomanien de Normandie et du Maine. Le stratotype du Cénomanien. Thèse de Doctorat d'État, université de Caen, 806 p., 174 fig., 28 pl. [CNRS AO 9.643].
- JUIGNET P. (1981) - Coupes dans les affleurements cénomaniens du Billot (14 - Montpinçon) et de Pétreval (76 - Mentheville). *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, Le Havre, F, 68 (4) : 19-21.

- RAGOT J. (1989) - La sédimentation crétacée aux abords de l'accident Fécamp-Lillebonne-Villequier (Seine-Maritime, France). Biostratigraphie et contrôle structural. *Bulletin trimestriel de la Société géologique de Normandie et des Amis du Muséum du Havre*, Le Havre, F, 76 (2) : 5-139.
- STEMPIEN J.A. (2005) - Brachyuran taphonomy in a modern tidal - flat environment: preservation potential and anatomical bias. *Palaios*, Tulsa, OK, USA, 20 : 400-410.
- THOREZ A., COMPERE P. & GOFFINET G. (1988) - Aspects ultrastructuraux de la biodégradation de l'ancienne cuticule de *Carcinus maenas* durant la période prééclysale. In : Aspects récents de la biologie des crustacés. *Actes de Colloques*, 8, IFREMER, Brest, F : 54-64.
- WRIGHT C.W. & COLLINS J.S.H. (1972) - British Cretaceous crabs. *Palaeontographical Society [Monographs]*, Londres, UK, publ. 533, vol. 126 : 1-114.

Planche 1

1. *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835), Necrocarcinidae. Individu juvénile, carapace conservée dans le moule interne d'un gastropode. Cénomaniens inférieur (Dixoni, Carcitanense), Formation de la Craie glauconieuse, Sables de Mont-Ormel (Orne, France). Réc. GB, 27.10.2003. Coll. Musée de Villers-sur-Mer (Calvados, France), V1380. Spécimen traité au NH₄Cl sublimé. Vue d'ensemble.
2. *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835), Necrocarcinidae. Individu juvénile, carapace conservée dans le moule interne d'un gastropode. Cénomaniens inférieur (Dixoni, Carcitanense), Fm Craie glauconieuse, Sables de Mont-Ormel (Orne, France). Réc. GB, 27.10.2003. Coll. Musée de Villers-sur-Mer (Calvados, France), V1380. Spécimen non traité. **R** : rostre. Tuberculation de la carapace : les tubercules sont situés en bas et à droite de la lettre qui les désigne. **G, G** : tubercules protogastriques interne et externe. **E** : tubercule épibranchial. **M** : tubercule métabranchial. **B** : tubercule mésobranchial. **U** : tubercule urogastrique.
3. Carapace de *Necrocarcinus labeschii* (J.-A. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1835), préservé dans la loge d'habitation d'une ammonite *Mantelliceras saxbii* (SHARPE). Hard ground « Rouen1 », Cénomaniens inférieur, biozone à Dixoni, Fm Craie glauconieuse, Annouville-Vilmesnil (Seine-Maritime, France). La flèche indique la carapace du *Necrocarcinus labeschii*. Réc. GB 31.08.2007. Coll. Musée de Villers-sur-Mer (Calvados, France), V1381.
4. **A** : pénétration du crabe dans la coquille du gastropode et mue. **T** : trajet du crabe. **E** : exuvie de la carapace. **S** : sédiment grossier.
B : Après la mue. **E** : exuvie. **T** : trajet de sortie du crabe. **S** : sédiment grossier. **F** : sédiment fin.
C : moule interne, état actuel.



4
Planche 1