

Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique

par ELIE CARIOU *, DANIEL CONTINI **, JEAN-LOUIS DOMMERGUES ***, RAYMOND ENAY ****, JEANNINE R. GEYSSANT *****, CHARLES MANGOLD ***** et JACQUES THIERRY ***

Mots clés. — Paléobiogéographie, Ammonites, Jurassique, Téthys, Carixien, Bajocien supérieur-Bathonien, Callovien, Oxfordien, Tithonique.

Résumé. — La répartition des Ammonites jurassiques est examinée dans leur cadre téthysien basé sur les reconstitutions paléogéographiques proposées pour le Pliensbachien (— 190 Ma), le Callovien (— 155 Ma) et la limite Jurassique-Crétacé (— 130 Ma). Les cartes du Bajocien supérieur-Bathonien et de l'Oxfordien utilisent la reconstitution proposée pour le Callovien.

On notera tout d'abord combien les reconstitutions de la Téthys, en particulier sa partie occidentale, ont évolué depuis les premiers essais. Les espaces océaniques sont maintenant beaucoup moins étendus et ainsi l'organisation générale de la Téthys n'est plus essentiellement différente tout au long du Jurassique. C'est seulement à l'Est du bloc apulien que s'étend un vaste domaine océanique séparant nettement un bord nord et un bord sud-téthysien.

Ainsi, à toutes les époques, avec plus ou moins d'ampleur, des échanges fauniques sont possibles, soit à la pointe nord du bloc apulien (Austro-Alpin supérieur, Bakony), soit par le détroit ibéro-mauresque, entre la plaque ibérique et le Maroc, voie de passage essentielle des migrations sud-téthysiennes.

L'ouverture du segment occidental de la Téthys joue un rôle important dans la distribution des faunes : au Pliensbachien par l'indivisionnalisation de structures positives qui séparent les faunes méditerranéennes des faunes euro-caucasiennes centrées sur l'Europe moyenne fonctionnant comme un piège évolutif dont dépendent directement les formes boréales ; plus tard, les deux marges du sillon paraocéanique de la Téthys occidentale abritent les faunes à éléments téthysiens stricts ou méditerranéens. La limite sud des expansions fauniques boréales callovo-oxfordiennes coïncide avec les environnements plus profonds du hiatus téthysien.

Au Bathonien, puis à nouveau au Tithonique, intervient l'isolement du bassin arctique fonctionnant comme un piège évolutif où se différencient les faunes boréales totalement séparées des faunes téthysiennes. Au contraire, pendant le Callovien et une partie de l'Oxfordien, une importante transgression d'origine eustatique favorise le développement des échanges fauniques dans la Téthys et un large recouvrement des faunes boréales et téthysiennes en Europe.

Ammonites biogeography and structural evolution of the Tethys during Jurassic time

Abstract. — The Jurassic distribution of Ammonites is studied within their tethyan frame based upon the paleogeographic reconstructions proposed for the Pliensbachian (— 190 Ma) and the Callovian (— 155 Ma) stages, and the Jurassic-Cretaceous boundary (— 130 Ma). The maps drawn for the Upper Bajocian-Bathonian and Oxfordian stages make use of the Callovian reconstruction.

It is noteworthy how the reconstructions of the Tethys, especially its western part, have changed since the first presented. The oceanic areas are now much more reduced and the general framework of the western Tethys is not fundamentally changing during the whole Jurassic. Large oceanic area extends only East of the Apulian plate.

So, more or less active faunal exchanges can be realized during all the stages studied, either at the northern end of the Apulian plate (Upper Austro-Alpine, Bakony), or through the Iberian-moorish strait, between the Iberian plate and Morocco, an essential component on the south tethyan migration route.

The opening of the western segment of the Tethys plays a prominent part in the distribution of Jurassic ammonite faunas : during the Pliensbachian time, by creating uplifted blocks (platform facies or emerged areas) which divided mediterranean and euro-caucasian faunas, the last being located on the Meso-Europe which played as an evolutionary trap of which the boreal faunas were directly dependent ; later, on the two margins of the para-oceanic furrow of the western Tethys were living the faunas with strictly tethyan components or mediterranean. Deeper environments of such hiatuses bounded the southern extent of the Callovian and Oxfordian boreal spreads.

During the Bathonian and again the Tithonian, happened isolation of the arctic basin which acted as a new evolutionary trap where boreal faunas quite different of the tethyan ones were elaborated. On the contrary, during the Callovian and part of the Oxfordian, the wide transgression of eustatic control increased the faunal exchanges with a large overlapping of the boreal and tethyan faunas in Europe.

INTRODUCTION.

Il y a plus de 100 ans, Neumayr [1872, 1883] proposait pour le Jurassique, les premières provinces fauniques basées — au moins en partie — sur la distribution des Ammonites. En 1911, Uhlig présentait un schéma plus complet pour

* Lab. de géologie stratigraphique et structurale, Univ. de Poitiers, 40, av. du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers et Centre de géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique, UA C.N.R.S., n° 157.

** Lab. de géologie historique et paléontologie, Inst. des sciences naturelles, Univ. de Besançon, Pl. Général Leclerc, 25030 Besançon cedex et Centre de géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique, UA C.N.R.S., n° 157.

*** Inst. des sciences de la Terre, Univ. de Dijon, 6, bd. Gabriel, 21100 Dijon et Centre de géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique, UA C.N.R.S., n° 157.

**** Dépt. des sciences de la Terre, Univ. Claude Bernard, Lyon I, 27-43, bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex et Centre de paléontologie stratigraphique et paléoécologie, UA C.N.R.S., n° 11.

***** Lab. de paléontologie des Invertébrés, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 4, pl. Jussieu, 75230 Paris cedex 05 et Centre de paléontologie stratigraphique et paléoécologie, UA C.N.R.S., n° 11.

***** Lab. de géologie des ensembles sédimentaires, Univ. de Nancy I, B.P. 239, 54506 Vandœuvre-les-Nancy cedex.

Note présentée à la séance du 5 novembre 1984, déposée le 28 novembre 1984 ; manuscrit définitif reçu le 5 mars 1985.

Note publiée avec la collaboration de l'UA C.N.R.S. n° 157, Dijon, l'U.A. C.N.R.S. n° 11, Lyon, le lab. de paléontologie des Invertébrés de l'Univ. P.-et-M.-Curie de Paris et le lab. de géologie des ensembles sédimentaires de l'Univ. de Nancy.

le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur ; la confrontation avec les reconstitutions mobilistes récentes [Pozaryska et Brochwic-Lewinski, 1975] a montré sa validité. L'année suivante commençait la période wégénérienne, mais paradoxalement, Ammonites et paléogéographies mobilistes s'ignoraient mutuellement. Par la suite ce ne seront que des essais partiels ou avec d'autres objectifs, toujours en paléogéographie classique : par exemple, la répartition des genres arabo-malgaches *Bouleiceras* et *Ermoceras* [Arkell, 1952, 1956] ; les premiers travaux mettant en évidence la crise faunique du Lias moyen [Donovan, 1967 ; Howarth, 1973] ; les études de Ziegler [1963, 1967, 1971, 1974] sur les facteurs contrôlant la distribution des Ammonites jurassiques. Déjà, les grands traits de cette répartition à l'échelle globale sont précisés pour le Callovien [Cariou, 1973] et le Tithonien [Enay, 1973]. Sans support paléogéographique mobiliste, ces travaux ne pouvaient pas réaliser une approche explicative de ces distributions et des phénomènes observés.

A partir des années soixante-dix, les Ammonites participent activement au renouveau de la paléobiogéographie suscité par le retour au « mobilisme », lui-même enrichi par le cortège des conceptions nouvelles apparues en corollaire ou dans le prolongement de la tectonique des plaques. Les travaux sont alors nombreux qui confrontent, avec succès, la distribution des faunes avec les premières reconstitutions et essaient déjà de saisir la dynamique évolutive des Ammonites jurassiques [Enay, 1972 ; Geczy, 1973 ; Bassoullet *et al.*, 1975 ; Thierry, 1976]. Cet aspect de la paléobiogéographie sera approfondi dans les travaux plus récents [Enay, 1980 ; Dommergues, 1982 ; Enay et Mangold, 1982 ; Thierry, 1982 ; Geczy, 1984] grâce à une meilleure connaissance (évolution, écologie, stratigraphie) des faunes d'Ammonites et à l'affinement des reconstitutions paléogéographiques.

L'essai présenté ici est différent même s'il reprend dans certaines de ses parties des aspects déjà abordés. La répartition des Ammonites jurassiques est examinée à différentes étapes de leur histoire dans leur cadre téthysien qu'elles ont contribué à préciser pour certains éléments de situation incertaine d'après les seules données géologiques. Les cartes présentées sont basées sur les reconstitutions paléogéographiques proposées [Dercourt *et al.*, ce volume] respectivement pour le Pliensbachien, à — 190 Ma (fig. 1), le Callovien, à — 155 Ma (fig. 3) et la limite Jurassique-Crétacé, à — 130 Ma (fig. 5) ; les cartes du Bajocien supérieur-Bathonien (fig. 2) et de l'Oxfordien (fig. 4) sont basées sur la reconstitution proposée pour le Callovien. Ces cartes sont synthétiques et regroupent une partie seulement des données traitées à l'origine avec un nombre de cartes plus élevé pour différents groupes ou différentes parties d'un même étage.

Avant même d'envisager la répartition des faunes il est important de souligner combien les reconstitutions de la Téthys, en particulier sa partie occidentale, ont évolué depuis les premières reconstitutions [Dercourt, 1970 ; Smith, 1971] ou celle plus récente, de même inspiration, par Biju-Duval *et al.* [1977]. A partir de la position des plaques majeures déduite des données paléomagnétiques, la reconstitution palinspastique des zones déformées conduit à réduire beau-

coup les espaces océaniques de cette partie de la Téthys : disparition de l'ex-Mésogée [sensu Biju-Duval *et al.* ; non Douvillé, 1900] ; réduction du hiatus liguro-piémontais et de son prolongement vers Gibraltar. En conséquence : 1) l'organisation générale de la Téthys n'est plus essentiellement différente tout au long du Jurassique et correspond à une mosaïque de blocs ou de plates-formes séparés par des sillons relativement étroits, jamais très éloignés les uns des autres ; 2) c'est seulement à l'Est du bloc apulien que s'étend un véritable domaine océanique (marqué actuellement par des séries et des nappes ophiolitiques) séparant nettement un bord nord et un bord sud-téthysien.

I. — LE PLIENSBACHIEN : UNE PÉRIODE DE DIFFÉRENCIATION ORIGINALE POUR LE JURASSIQUE.

Au cours du Lias inférieur, depuis l'Hettangien jusqu'au Lotharingien inférieur, les faunes d'Ammonitina deviennent de plus en plus ubiquistes. En effet, si au cours de l'Hettangien il est relativement aisé de reconnaître des genres ou des sous-genres propres, soit à l'Europe moyenne, soit aux régions téthysiennes comme par exemple le sous-genre *Waeheneroceras* (*Megastomoceras*) [Almèras et Elmi, 1982], ces différenciations s'estompent progressivement au cours du temps. Les faunes à *Arnioceras* de la partie terminale du Sinémurien inférieur marquent l'aboutissement de cette tendance à l'uniformisation des peuplements d'Ammonitina, à l'échelle mondiale.

A partir du Lotharingien moyen et surtout du Lotharingien supérieur s'amorce une tendance inverse qui prendra toute son ampleur avec la base du Pliensbachien. L'avènement des Polymorphitidae platycônes (*Platyleuroceras* et *Uptonia*) au cours du Carixien basal est particulièrement significatif de cet événement faunique.

Après les premières études détaillées mettant en évidence la crise faunique du Lias moyen, ce n'est qu'avec l'avènement de la tectonique des plaques que pouvait s'amorcer l'approche réellement explicative grâce aux travaux d'auteurs tels que Bassoullet *et al.* [1975] ou Geczy [1973]. Enfin, l'affinement des données paléogéographiques pour les régions téthysiennes, marqué essentiellement par la publication des cartes de Biju-Duval *et al.* [1977], a permis de mieux comprendre la dynamique évolutive de la crise faunique [Dommergues, 1982 ; Geczy, 1984].

1) Les ensembles fauniques majeurs.

La carte proposée (fig. 1) est limitée au Carixien, période durant laquelle le provincialisme s'exprime de façon particulièrement accusée. Pour l'extrême base du sous-étage et pour le Domérien on trouvera des informations complémentaires dans des publications antérieures [Dommergues, 1982 ; Enay et Mangold, 1982 ; Faugère et Mouterde, 1979]. Dans le cadre limité de la présente publication, seule est possible une analyse synthétique. Aussi, les différenciations fauniques ne seront illustrées que par l'intermédiaire de quelques taxons ou groupes de taxons choisis parmi les Ammonitina, comme « guides biogéographiques ». Le principal défaut d'une telle approche est de

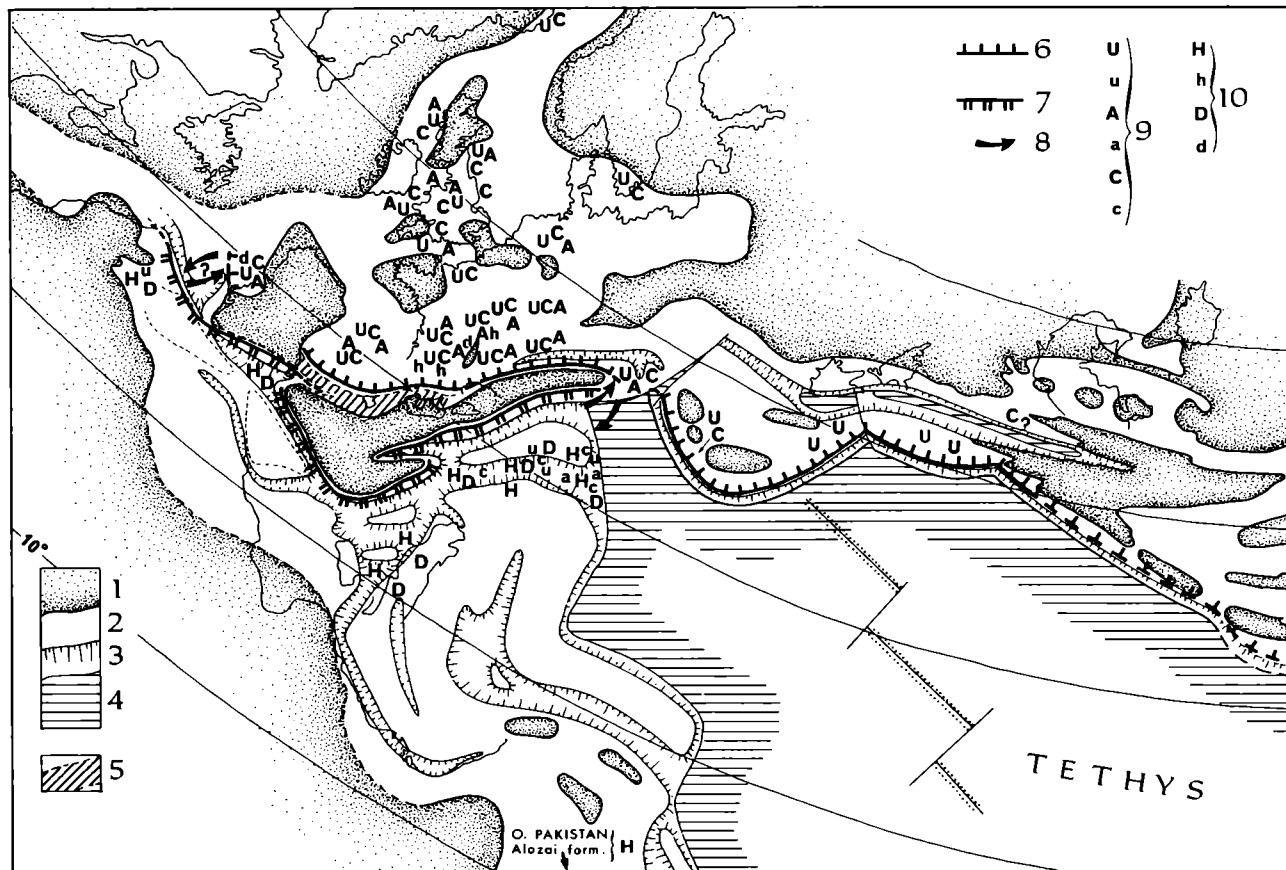


FIG. 1. — Distribution des faunes d'Ammonites euro-caucasiennes et méditerranéennes dans les confins de la Téthys et de l'Europe moyenne au cours du Carixien.

1 : Terres probablement émergées. — 2 : Mers épicontinentales (*s.l.*). — 3 : Marges continentales des zones océaniques ou en distension. — 4 : Zones à fond océanique (océan *s.s.*, bassins marginaux). — 5 : Région de plate-forme carbonatée, margino-littorale. — 6 : Limite méridionale extrême de l'extension des faunes à caractère euro-caucasien franc. — 7 : Limite septentrionale extrême de l'extension des faunes à caractère méditerranéen franc. — 8 : Échanges fauniques possibles entre les principales unités biogéographiques. — 9 : Taxons ou groupes de taxons choisis comme « guides biogéographiques » pour la province euro-caucasienne : U : Polymorphitidae platycônes (*Platypleuroceras* et *Uptonia*) abondants ; u : *Idem*, mais exemplaires rares ; A : *Acanthopleuroceras* du groupe de *maugenesti-valdani*, abondants ; a : *Idem*, mais exemplaires rares ; C : Liparoceratidae capricornes (*Androgynoceras*, *Beaniceras*, *Aegoceras*, *Oistoceras*), abondants ; c : *Idem*, mais exemplaires rares. — 10 : Taxons ou groupes de taxons choisis comme « guides biogéographiques » pour la province méditerranéenne : H : Harpoceratinae méditerranéens (*Protogrammoceras*, *s.l.*), abondants ; h : *Idem*, mais exemplaires rares ; D : Dactyloceratidae méditerranéens (*Reynesoeloceras*), abondants ; le genre *Productylioceras* à répartition euro-occidentale ne fait pas partie de ce groupe ; d : *Idem*, mais exemplaires rares.

FIG. 1. — Expansion of the Euro-Caucasian and Mediterranean Ammonite faunas in the Tethyan and European areas during Carixian time.

1 : Probable land areas. — 2 : Epicontinental seas (*s.l.*). — 3 : Continental margins of oceanic and rifting areas. — 4 : Oceanic areas and marginal basins. — 5 : Shallow calcareous platform areas. — 6 : Southerner boundary of the Euro-Caucasian expansion. — 7 : Northerner boundary of the Mediterranean fauna expansion. — 8 : Possible faunal exchanges between the main biogeographical units. — 9 : Taxons or groupings of taxons used like « biogeographical guides » for the Euro-Caucasian province. — 10 : Taxons or groupings of taxons used like « biogeographical guides » for the Mediterranean province. Notes for 9 and 10: the index in block letter points out the large abundance of the taxon ; the index in small letter points out the scarcity of the taxon.

donner une image simplifiée d'un phénomène fondamentalement complexe. La carte fait ressortir deux ensembles fauniques majeurs :

a) Le premier est localisé sur la rive septentrionale de la Téthys et au Nord d'une zone complexe, émergée ou margino-littorale, comprenant d'Est en Ouest le domaine briançonnais, le bloc corso-sarde, et les plates-formes carbonatées des Baléares et du domaine pré-bétique. Le domaine

lusitanien fait également partie intégrante de cet ensemble dont les faunes sont caractérisées par la grande abondance, voire même temporairement la présence presque exclusive, soit de Polymorphitidae platycônes (*Platypleuroceras* et *Uptonia*), soit d'*Acanthopleuroceras s.s.* du groupe de *maugenesti-valdani*, soit de Liparoceratidae capricornes (*Androgynoceras*, *Beaniceras*, *Aegoceras*, *Oistoceras*). Au Carixien supérieur le genre *Productylioceras* pourrait éga-

lement fournir un bon indicateur paléobiogéographique [Dommergues *et al.*, 1983]. Il faut également souligner l'existence de taxons ayant une répartition originale, limitée aux seuls abords de la marge nord-téthysienne ; c'est par exemple le cas des *Epideroceras* (*Coeloderoceras*) du groupe de *ponticum* (PIA) [Dommergues, 1982].

b) Le deuxième ensemble faunique se localise par contre sur la rive méridionale de la Téthys et au Sud de la structure paléogéographique à tendance émergée envisagée dans le paragraphe précédent. Ce sont les Dactyloceratidae méditerranéens (*Reynesocoeloceras* et *Bettoniceras*) et les Harpoceratinae (*Protogrammoceras s.l.*) qui permettent de caractériser le plus efficacement cette faune.

On est ainsi, en mesure de distinguer deux unités paléobiogéographiques : au Nord, la province euro-caucasienne [Sapunov, 1974] appartenant au domaine euro-boréal [Dommergues, 1984] et au Sud, la province méditerranéenne dépendant du grand domaine téthysien.

L'organisation paléogéographique des confins de la Téthys au cours du Pliensbachien permet d'interpréter au moins partiellement une telle distribution. En effet, les provinces sont globalement séparées, à l'Est par le hiatus téthysien, et à l'Ouest par des régions émergées ou présentant tout au moins des environnements très peu profonds, en général défavorables au transit des Ammonitina ; figurée de façon continue sur la carte cette dernière zone présentait peut-être quelques rares solutions de continuité marines permettant épisodiquement le passage de certains éléments fauniques relativement adaptés aux environnements peu profonds.

2) Les relations entre les domaines fauniques.

Si la dimension paléogéographique de la crise faunique est importante, il faut également tenir compte des différences écologiques qui régnaient dans les aires occupées par les principaux groupes fauniques. Au Nord, les faciès correspondent essentiellement à des marnes ou à des alternances marno-calcaires plus ou moins riches en matière organique alors qu'au Sud, ce sont des faciès plus pélagiques qui dominent, par exemple des faciès de type Adnet ou Hierlatz. En résumé, le provincialisme des Ammonitina du Pliensbachien et tout particulièrement du Carixien peut être compris comme la conséquence d'une limitation importante des échanges fauniques entre deux régions où régnaient des environnements sensiblement différents. Cette réduction des échanges fauniques est en grande partie induite par les prémices de l'ouverture (phase de rifting) de la Téthys occidentale qui ont provoqué l'individualisation de structures tectoniques positives au Nord du futur bras océanique ; la ride briançonnaise en est un exemple caractéristique.

L'isolement géographique des deux provinces n'est pas aussi strict et durable au cours du Carixien qu'il le sera par exemple pour la crise faunique du Bajocien terminal-Bathonien [Enay, 1980]. Deux régions principales semblent en effet avoir permis des échanges plus ou moins permanents. Ce sont tout d'abord les confins de la terminaison occidentale de l'océan téthysien. Dans cette région, le hiatus océanique est très étroit et aucune structure positive ne semble s'élever sur les marges continentales. La présence

d'éléments euro-cauciens tels des Polymorphitidae platycônes, des *Acanthopleuroceras* du groupe de *maugenestivaldani* et surtout des Liparoceratidae capricornes au sein des faunes à dominante téthysienne de Hongrie (Montagne de Bakony) ou les Alpes calcaires septentrionales [Dommergues *et al.*, 1983, et données inédites], est un bon indice de tels transits.

L'autre région où des échanges semblent possibles est le détroit ibéro-mauresque entre la plaque ibérique et le Maroc. Au cours du Carixien les échanges dans cette contrée restent très limités mais ils sont toutefois attestés par la présence de *Reynesocoeloceras* primitifs (*R. praeincertum* DOM. et MOUT.) d'origine méditerranéenne dans le bassin lusitanien [Dommergues et Mouterde, 1982] et au contraire par la présence de Polymorphitidae platycônes d'origine euro-caucasienne au Maroc [Dubar, 1978]. Avec le Domérien basal cette voie sera largement empruntée par des Harpoceratinae dans le sens Sud-Nord et plus tardivement au Domérien moyen par les Amaltheidae dans le sens Nord-Sud [Enay et Mangold, 1982, Fig. 1 ; Faugères et Mouterde, 1979]. Il faut d'ailleurs préciser ici que les Amaltheidae parfois abondants à partir du Domérien moyen dans les Alpes calcaires septentrionales ou même en Italie ont probablement gagné ces régions par une voie orientale indépendante de celle empruntée par les représentants de la famille, observés au Maroc, en Algérie, en Tunisie et dans les Chaînes bétiques du Sud de l'Espagne.

Les aspects de la distribution des Phylloceratidae par rapport à celle des Ammonitina seront évoqués en conclusion. Au Carixien, les seuls Phyllocerataceae abondants en Europe moyenne sont des Juraphyllitidae du genre endémique *Tragophylloceras*. Il faut citer également de rares *Juraphyllites* dans les régions méridionales de la plaque européenne, notamment dans les Causses [Mattéi, 1974 ; Meister, 1982].

Pour conclure, la crise faunique qui caractérise le Pliensbachien, et plus particulièrement le Carixien, se distingue des autres phases de différenciation faunique du Jurassique par une dynamique paléogéographique originale largement dépendante des tout débuts de l'ouverture du bras occidental de la Téthys et par la localisation centrée sur l'Europe moyenne du piège évolutif consécutif à cet isolement. Bien qu'encore très mal connues, les faunes des mers boréales semblent en effet dépendre directement du foyer évolutif de l'Europe moyenne.

Ainsi, l'utilisation de termes propres à cette crise faunique pour désigner certaines unités paléogéographiques telles que la province euro-caucasienne [Sapunov, 1974] ou le domaine euro-boréal [Dommergues, 1984] apparaît nécessaire.

II. — LE BAJOCIEN SUPÉRIEUR-BATHONIEN : UNE PÉRIODE D'ENDÉMISME DES FAUNES BORÉALES ET DE MIGRATION DES FAUNES ARABO-MALGACHES.

La figure 2 résume les paléogéographies entre le Bajocien supérieur et le Bathonien supérieur. Auparavant, les influences boréales¹ — si nettes avec les Amaltheidae au Domérien — s'atténuent puis disparaissent à partir du Toarcien

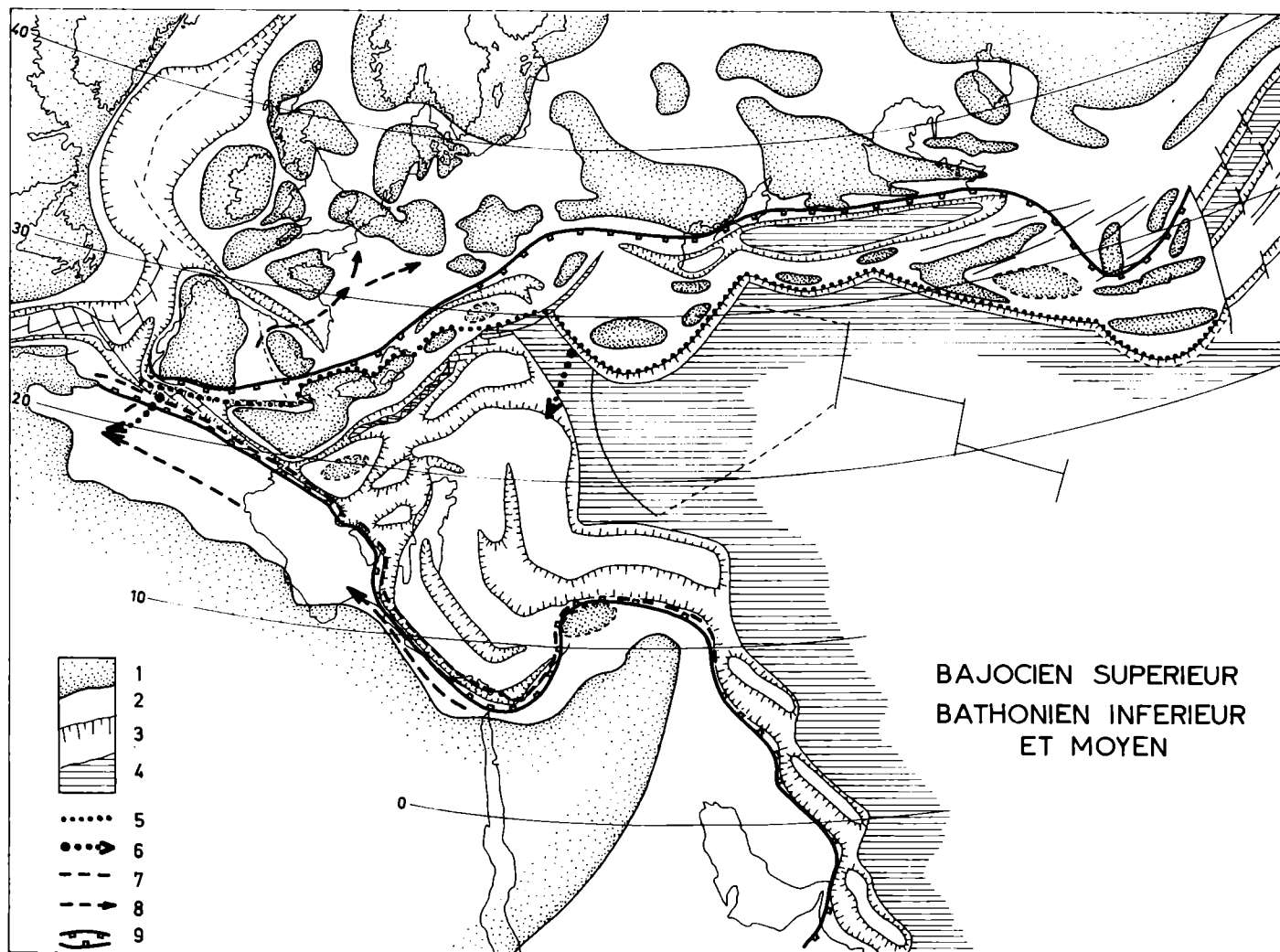


FIG. 2. — Paléobiogéographie des Ammonites du Bajocien supérieur et du Bathonien inférieur et moyen.

1 : Terres probablement émergées. — 2 : Mers épicontinentales. — 3 : Marges continentales des zones océaniques ou en voie de distension. — 4 : Zones à fond océanique (océans s.s., bassins marginaux). — 5 : Limite méridionale de l'extension des *Parkinsonia* au Bajocien supérieur (formes européennes). — 6 : Avancée extrême des *Parkinsonia* au Bajocien supérieur et au Bathonien inférieur. — 7 : Limite septentrionale de l'extension des *Ermoceras* et des *Thamboceratidae* au Bajocien supérieur (formes arabo-africaines). — 8 : Avancée extrême de formes arabo-africaines vers le Nord (genre *Trimarginia* au Bajocien et *Tulitidae* au Bathonien moyen). — 9 : Limites nord et sud de la province méditerranéenne où les *Phylloceratina* représentent au moins 50 % de la faune.

Toutes les régions représentées sur la carte appartiennent au domaine téthysien avec des formes présentes partout, comme les *Spiroceras*, *Cadomites*, *Leptosphinctes*, *Garantiana*. Ce domaine peut être divisé en provinces dont les caractères spécifiques ont des causes essentiellement écologiques : — la province méditerranéenne au centre où dominent les *Phylloceratina*, qui regroupe les régions les plus profondes ; — la province subméditerranéenne-européenne qui comprend des plates-formes peu profondes de l'Europe moyenne où la faune est très diversifiée, mais où les *Parkinsonia* et les *Morphoceras* sont les genres les plus abondants ; — la province éthiopienne avec une faune moins diversifiée, dominée par les *Ermoceras* et les *Thamboceratidae*.

FIG. 2. — Ammonite paleobiogeography for the Upper Bajocian and Lower and middle Bathonian.

1 : Probable land areas. — 2 : Epicontinental seas (s.l.). — 3 : Continental margins of oceanic and rifting areas. — 4 : Oceanic areas and marginal basins. — 5 : Upper Bajocian southern boundary of the *Parkinsonids* (European faunas). — 6 : Upper Bajocian and Lower Bathonian maximal spreading of the *Parkinsonids*. — 7 : Upper Bajocian northern boundary of the *Ermoceratids* and *Thamboceratids* (arabo-african faunas). — 8 : Maximal northward spreading of some arabo-african faunas (*Trimarginia* in the Bajocian and *Tulitids* in the Middle Bathonian). — 9 : Northern and southern boundaries of the Submediterranean province with at least 50 % of the fauna represented by *Phylloceratina*.

The whole countries on the map belong to the Tethyan realm and such forms as *Spiroceras*, *Cadomites*, *Leptosphinctes*, *Garantiana* are present everywhere. Within tethyan realm provinces can be distinguished by specific features mainly of ecologic control : — Mediterranean province including the deepest areas dominated by *Phylloceratina* (over 50 % of the faunas) ; — Submediterranean-european province, extending on the shallow platforms of Central-Europe where the faunas are very diverse but *Parkinsonia* and *Morphoceras* the more abundant genus ; — Ethiopian province with a less diverse fauna, dominated by *Ermoceras* and the *Thamboceratids*.

en Europe. Parallèlement, l'expansion des faunes téthysiennes, limitée pendant le Domérien, s'accroît pour devenir prépondérante. Les différences ou les nuances entre les peuplements d'Ammonites sont alors dues à des barrières plutôt écologiques que physiques.

Le Bathonien apparaît comme une époque de tendance régressive aboutissant à l'isolement complet du domaine boréal par la fermeture du passage nord-atlantique, au comblement de certains sillons mobiles (Atlas saharien) et au développement de faciès saumâtres ou continentaux sur les deux marges de la Téthys.

L'instabilité tectonique entraîne de nombreuses lacunes, en particulier sur la marge sud-téthysienne dès le Bajocien supérieur. Ces perturbations, bien que locales, retentissent sur les données paléobiogéographiques.

1) Les domaines fauniques.

Les grands domaines fauniques, boréal et téthysien, apparus dès le Jurassique inférieur se retrouvent au Bajocien-Bathonien.

a) *Domaine boréal* : à partir du Bajocien supérieur et surtout au Bathonien, ce domaine totalement isolé, est peuplé de faunes endémiques : *Cranocephalites*, *Arctocephalites*, *Arcticoceras* et *Cadoceras*. La provincialité est alors si forte que toute corrélation s'avère impossible avec le domaine téthysien [Callomon et Birkelund, 1980].

Sur la marge sud du domaine boréal et uniquement sur la plate-forme moscovite s'individualise une *province subboréale* au sens de Zeiss [1968], caractérisée par la présence du genre *Pseudocosmoceras* au sein de faunes NW européennes à *Parkinsonia* et *Gonolkites* au Bathonien inférieur. *Pseudocosmoceras*, d'abord restreint aux régions de la Volga et du Donetz, migre vers le Sud pour atteindre les confins septentrionaux du bassin du Caucase [Sasonov, 1964 ; Beznosov *et al.*, 1964].

b) *Domaine téthysien* : la Téthys et ses dépendances correspondent au biome des Phylloceratina, groupe adapté à un mode de vie pélagique. Ainsi, dans les bassins marginaux qui s'étendent, au Nord, des Cordillères bétiques au Caucase et, au Sud, du Rif aux Taurides, Phylloceratinae et Calliphylloceratinae représentent au moins 50 % des peuplements [province méditerranéenne, Enay, 1980].

De part et d'autre, sur les plates-formes cratoniques européennes et gondwaniennes, ce sont au contraire les Ammonitina qui sont dominants. C'est ici que, temporairement, se superposent aux faunes ubiquistes (Hildoceratidae, Graphoceratidae, Hammatoceratidae, Stephanoceratidae, Parkinsoniidae, Perisphinctidae, Oppeliidae) des immigrants à ligne de suture simplifiée provenant de régions où, au moins à l'origine, régnait un endémisme accentué. En régime transgressif citons les *Bouleiceras* et les *Nejdia* au Toarcien inférieur, les *Ermoceras*, *Thamboceras*, *Thambites* et « *Clydoniceras* » au Bajocien supérieur et à la limite Bajocien-Bathonien (faunes arabo-malgaches). En régime régressif ce sont, au Toarcien supérieur et à l'Aalénien les *Hudlestonia* et les *Staufenia* sur la plate-forme européenne, au Bathonien les *Tulites*, *Micromphalites* et *Clydoniceras* sur la marge sud puis nord-ouest de

la Téthys. Toutes ces faunes à ligne cloisonnaire simple semblent adaptées à des milieux de plate-forme peu profonde [Enay et Mangold, 1982], ce qui conduit à leur attribuer une signification écologique autant que biogéographique.

2) Différences entre les marges nord et sud de la Téthys.

Des faunes moins sensibles aux conditions bathymétriques que les précédentes peuvent être localisées seulement sur l'une des marges ou alors dépassent à peine le détroit ibéro-mauresque. Le genre *Leukadiella* au Toarcien est connu uniquement sur la marge sud (Algérie, Italie, Grèce, Balkan). Les Parkinsoniidae du Bajocien supérieur, caractéristiques de la marge nord, aussi bien sur les plates-formes que dans les bassins marginaux s'étendent jusqu'au Pamir, mais sont absents de la marge sud à l'exception de la montagne de Bakony. Ils s'avancent timidement sur l'Afrique du Nord au Bathonien inférieur, accompagnés par les Morphoceratidae.

Au Maroc et en Algérie de l'Ouest, à côté des Parkinsoniidae appartenant aux genres *Parkinsonia* et *Gonolkites* se développent les *Oraniceras s.s.* qui, dans la plupart des gisements, existent en nombre au moins égal à celui des genres précédents.

Parfois existent aussi des différences quantitatives dans les peuplements des deux marges. A l'Aalénien, les Graphoceratidae sont dominants au Nord alors qu'au Sud les Hammatoceratinae (*Erycites*) sont nombreux.

Au Bathonien supérieur les genres *Prohecticoceras s.s.*, *Hemigarantia* et *Epistrenoceras* sont largement répandus sur la marge nord d'où ils avancent sur les plates-formes européennes. Les deux derniers genres surtout semblent caractéristiques du domaine épicontinental bordant la Téthys au Nord [Mangold *et al.*, 1971]. Au Sud de l'océan téthysien le genre *Epistrenoceras* est connu à Madagascar seulement [Collignon, 1958]. Aucune récolte récente ne permet d'affirmer la présence des trois genres en Afrique du Nord.

Au cours du Bathonien moyen les *Tulites* et *Morrisceras* NW européens manquent à peu près totalement dans les bassins marginaux nord-téthysiens où au contraire se développent d'autres Tulitidae comme les *Bullatimorphites* puis les *Kheraiceras*. Cette différence dans les peuplements n'est pas seulement le reflet de lacunes, mais rend compte d'adaptations à des milieux peut-être plus profonds.

3) Migrations d'une marge à l'autre.

Elles s'effectuent dans les deux sens par le détroit ibéro-mauresque [Enay, 1980], zone où le hiatus paraocéanique téthysien présente le minimum de largeur.

Les peuplements de la marge nord-téthysienne sont constitués de formes pandémiques : Stephanoceratidae, Parkinsoniidae, Perisphinctidae, Morphoceratidae et Oppeliidae qui s'avancent vers le Sud. Leur expansion sur les marges gondwaniennes semble freinée par le grand développement des plates-formes de milieu peu profond et par la concurrence des faunes arabo-malgaches mieux adaptées.

La plupart des formes arabo-malgaches, après une période de provincialisme bien marquée, se répandent sur les aires épicontinentales nord-gondwaniennes en particulier vers la Berbérie. L'expansion et la migration de ces faunes, déjà amorcées au Toarcien (*Bouleiceras*, *Nejdia*), puis au Bajocien supérieur avec les *Ermoceras* (Maroc) et les *Trimarginia* (Sicile, chaînes ibériques, Normandie), se poursuivent au Bathonien inférieur lorsque les *Micromphalites* atteignent les chaînes bétiques [Mangold, 1979]. Ensuite, au Bathonien moyen et supérieur, leurs descendants (*Micromphalites* et *Clydoniceras*) couvrent peu à peu les régions européennes où cependant ils demeurent liés aux faciès de plate-forme. Il en va de même pour les Tullitidae. Les espèces les plus anciennes du genre *Tulites* sont localisées au Bathonien inférieur en Arabie saoudite [Enay *et al.*, 1985 ; Enay et Mangold, 1985]. Les représentants européens du genre au Bathonien moyen, s'ils sont connus du NW de l'Europe, paraissent totalement absents dans les bassins marginaux nord-téthysiens.

À côté du domaine téthysien et de ses marges (biome à Phylloceratina), il est malaisé de distinguer des sous-provinces pendant l'intervalle Toarcien-Bathonien supérieur. Si les éléments boréaux sont totalement absents, les faunes arabo-malgaches, après migration, viennent à diverses époques coloniser la marge nord et les plates-formes septentrionales. L'arrêt des influences boréales aboutit au Bajocien supérieur-Bathonien à une forte provincialité due à l'isolement du domaine boréal et à un endémisme plus fugace des faunes de la province érythrénne.

La montagne de Bakony qui recèle à plusieurs époques des faunes à cachet de marge nord, occupe une position méridionale qui oblige, si cette situation paléogéographique est correcte, à imaginer des échanges fauniques par la partie septentrionale du bloc apulien.

III. — LE CALLOVIEN : UNE PÉRIODE D'EXPANSION DES FAUNES BORÉALES ET TÉTHYSIENNES.

La fin de l'étage Bathonien correspond à une période de tendance régressive soulignée par le large développement de plates-formes carbonatées peu profondes et de zones probablement émergées. Le détroit nord-européen est fermé et la terminaison ouest de la Téthys est totalement isolée des mers boréales. La transgression généralisée qui s'amorce dès le Callovien inférieur aboutit à la réduction des plates-formes carbonatées peu profondes, en même temps que se développent des plates-formes plus profondes à sédimentation détritique. Le détroit nord-européen est alors de nouveau fonctionnel ; il permet des mouvements fauniques importants conduisant à des échanges entre faunes boréales ou subboréales et faunes téthysiennes. Cette expansion faunique callovienne survient donc durant une phase de transgression eustatique qui étend le domaine marin vers un maximum [Hallam, 1978, 1981] ; elle semble induite par cette dernière [Enay, 1980 ; Enay et Mangold, 1982 ; Gabilly *et al.*, 1985].

1) Les domaines fauniques au Callovien.

Au Callovien, la faune d'Ammonitina atteint un maximum de diversification par rapport au Bathonien ou à l'Oxfordien : 4 super familles, 10 familles et 13 sous-familles sont

présentes, auxquelles il faut ajouter les Phylloceratida et les Lytoceratida. On retrouve les deux grands domaines fauniques, boréal et téthysien, individualisés dès le Lias [Cariou, 1973]. Il est nécessaire de les définir pour comprendre la dynamique des peuplements ammonitiques de la Téthys durant le Callovien.

a) Le domaine boréal comprend deux provinces :

— la province boréale *s.s.* correspond aux régions arctiques, peuplées presque exclusivement par des Cardioceratidae. Durant le Callovien inférieur et moyen, cette famille boréale est représentée par la sous-famille des Cadoceratinae (*Cadoceras*, *Paracadoceras*, etc.), relayée au Callovien supérieur par celle des Cardioceratinae (*Quenstedtoceras*) ;

— la province subboréale est bien caractérisée pendant toute la durée du Callovien par l'abondance des Kosmoceratidae (*Kepplerites*, *Sigaloceras*, *Kosmoceras*, etc.), associés notamment aux Cardioceratidae. Sur l'ancien continent, elle s'étend en gros sur l'Europe du Nord. Au Callovien inférieur, cette province est l'habitat d'élection des premiers Proplanulitinae (*Proplanulites*). Des éléments téthysiens sont présents en plus ou moins grand nombre selon les niveaux. Ce sont les représentants les plus septentrionaux du domaine téthysien.

b) Le domaine téthysien : les faunes téthysiennes, qui peuplent les marges nord et sud de la Téthys, sont beaucoup plus diversifiées que les faunes boréales. Opheliidae, Perisphinctidae, Reineckeidae, Oecoptychiidae sont des familles qui évoluent durant la plus grande partie ou la totalité du Callovien. S'y ajoutent au Callovien inférieur les Tullitidae, les Macrocephalitidae, puis à partir du Callovien moyen les Pachyceratidae, enfin au Callovien supérieur les Aspidoceratinae.

On ne constate guère de différenciation au niveau spécifique dans ces familles de part et d'autre du sillon para-océanique de la Téthys occidentale et son prolongement jusqu'à Gibraltar, à l'exception toutefois des Pachyceratidae. En effet, les *Pachyerymnoceras* font leur apparition et restent localisés sur la marge sud durant le Callovien moyen [Gill et Tintant, 1975 ; Mangold *et al.*, 1978 ; Enay *et al.*, 1984] ². Il semble bien que la répartition géographique de ce genre, et seulement à partir de cette période, constitue le seul élément de distinction des peuplements des deux marges de la Téthys occidentale sur le seul critère de la composition qualitative des associations d'ammonites. Au Callovien supérieur, les *Pachyerymnoceras* migrent sur la marge nord, probablement par le détroit ibéro-mauresque (fig. 3). Ils atteignent le Nord de l'Europe (Normandie, Sud de l'Angleterre, Pologne). Les Pachyceratidae s'éteindront sur place dans cette aire restreinte à l'Oxfordien [genre *Tornquistes* ; Thierry et Charpy, 1982]. Malgré cette relative homogénéité des faunes de la Téthys occidentale, il existe une limite biogéographique importante à l'intérieur du domaine téthysien. Il s'agit de la limite nord de grande ou moyenne fréquence des Phylloceratidae et, dans une moindre mesure, des Lytoceratidae. Celle-ci jalonne en gros sur la marge nord le hiatus para-océanique liguro-piémontais et les déchirures intracratoniques jusqu'au Cau-

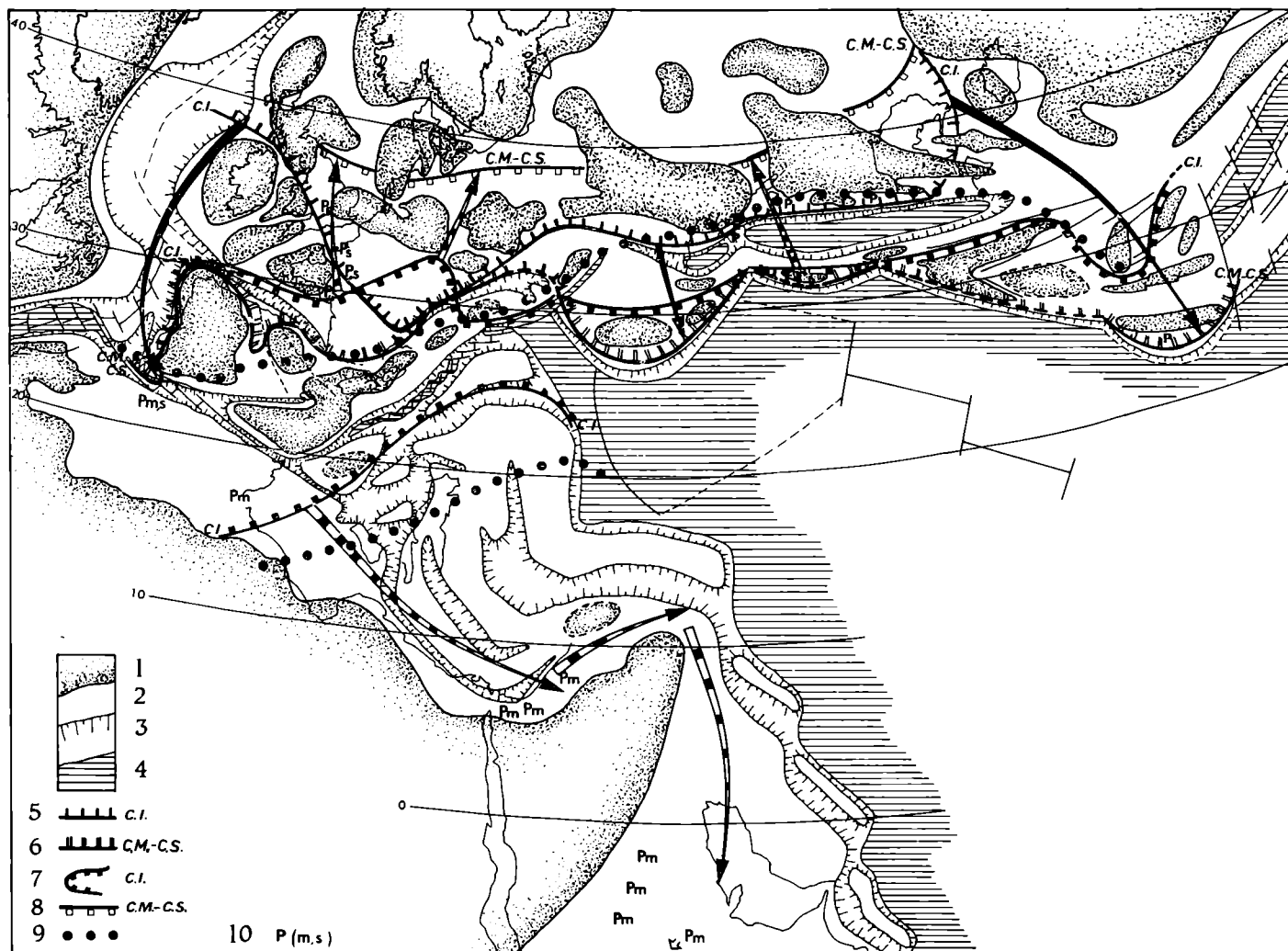


FIG. 3. — Distribution des faunes d'Ammonites boréales, subboréales et téthysiennes sur les marges nord et sud de la Téthys et de l'Europe moyenne au Callovien (— 155 Ma).

1 : Terres probablement émergées. — 2 : Mers épicontinentales (*s.l.*). — 3 : Marges continentales des zones océaniques ou en distension. — 4 : Zones à fond océanique (océan *s.s.*, bassins marginaux). — 5 : Limite méridionale de l'extension extrême au Callovien inférieur (C.I.) des Kosmocératidés subboréaux. — 6 : Limite méridionale de l'extension extrême au Callovien moyen et supérieur (C.M.-C.S.) des Kosmocératidés. — 7 : Limites septentrionale et méridionale de l'extension au Callovien inférieur (C.I.) des Reineckeidés téthysiennes. — 8 : Limite septentrionale de l'extension au Callovien moyen et supérieur (C.M.-C.S.) des Reineckeidés. — 9 : Limites d'extension des Phyllocératidés. — 10 : Présence du genre *Pachyrymnoceras* au Callovien moyen (m) et/ou Callovien supérieur (s). — Les flèches indiquent le sens d'expansion des familles.

FIG. 3. — Boreal, subboreal and tethyan ammonite distribution on the north and south margins of the Tethys and Middle Europe during Callovian (— 155 Ma).

1 : Supposed emerged areas. — 2 : Epicontinental seas (*s.l.*). — 3 : Continental margins of oceanic and rifting areas. — 4 : Oceanic areas and marginal basins. — 5 : Southern extension of boreal Kosmoceratids (C.I.) during Lower Callovian. — 6 : Southern extension of Kosmoceratids (C.M.-C.S.) during Middle and Upper Callovian. — 7 : Northern extension of tethyan Reineckeids (C.I.) during Lower Callovian. — 8 : Northern extension of Reineckeids (C.M.-C.S.) during Middle and Upper Callovian. — 9 : Boundaries of the Phylloceratids distribution. — 10 : Presence of *Pachyrymnoceras* genus during the Middle (m) and/or Upper Callovian (s). — The arrows indicate the direction of the spread of the families.

case (fig. 3) et conduit classiquement à distinguer deux provinces :

— la province *subméditerranéenne* au Nord, pour ainsi dire dépourvue de Phylloceratidae et de Lytoceratidae. Elle correspond en gros à l'Europe méridionale ;

— la province *méditerranéenne* au Sud, dans laquelle ces deux familles sont représentées dans des proportions, il est vrai, très variables selon les gisements.

La limite nord d'extension des Phylloceratidae et des Lytoceratidae a probablement pour origine une adaptation

de ces familles à des conditions écologiques particulières, notamment, pense-t-on, à des profondeurs relativement grandes. Ce sont aussi des facteurs écologiques qui conditionnent les proportions des différentes familles dans les gisements [Tintant *et al.*, 1982]. De ce point de vue, on constate des différences significatives entre les peuplements d'Ammonites des deux marges de la Téthys occidentale. Il reste que le provincialisme est peu marqué dans cette partie de la Téthys durant tout le Callovien. Il est mieux exprimé plus au Sud. La province indo-malgache (Afrique orientale, Madagascar, Ouest de l'Inde) est caractérisée par un certain endémisme des faunes, avec des genres et des espèces particulières. Toutefois, les espèces communes avec les provinces méditerranéenne et subméditerranéenne sont nombreuses à certains niveaux de l'étage.

Il convient de souligner que par suite des échanges et déplacements fauniques, les provinces subboréale et subméditerranéenne correspondent en Europe à une zone de recouvrement plus ou moins large au cours du temps des deux grands domaines boréal et téthysien. Mais ces mouvements ne modifient pas pour autant fondamentalement la composition des peuplements ammonitiques dans ces deux provinces. Les migrants apparaissent comme des éléments minoritaires, voire accessoires.

2) Les déplacements fauniques.

La carte présentée figure 3 est forcément synthétique puisqu'elle superpose des événements qui se succèdent du Callovien inférieur au Callovien supérieur. D'autre part ne sont figurées que les limites d'extension maximum de quelques taxons ou groupes de taxons choisis comme exemples.

Après la période de provincialité assez forte qui a marqué le Bajocien supérieur et le Bathonien [Enay, 1980], la grande transgression callovienne favorise à nouveau les déplacements fauniques à grande échelle. Le début du Callovien coïncide avec l'expansion géographique de plusieurs familles d'Ammonites.

a) Peuplement de la marge nord-téthysienne par des familles septentrionales.

La famille des Kosmoceratidae, qui s'était différenciée et avait évolué durant le Bathonien supérieur dans des régions très septentrionales du domaine boréal [Callomon *in* Donovan, Callomon et Howarth, 1981] s'étend vers le Sud. Ce déplacement, progressif dans le temps, s'effectue par les mers épicontinentales recouvrant une grande partie de l'Europe. Au Callovien inférieur (fig. 3), les Kosmoceratidae atteignent le Nord et l'Est de la France, le Jura Souabe, la Crimée, le Caucase et la presqu'île de Mangyçhlak. Au Callovien moyen et supérieur, leur aire de répartition se déplace encore vers le Sud [Tintant, 1963]. Ils finissent par atteindre le midi de la France [Elmi, 1969 ; Marchand *et al.*, 1983], le Portugal en Europe occidentale, la Hongrie (Villány), la Bulgarie en Europe centrale. Notons que le genre *Kosmoceras* est également cité dans le Sud arménien ainsi qu'au Nord de l'Anatolie, en bordure de la mer de Marmara, mais que l'absence de figurations ne permet pas

d'affirmer leur présence avec certitude. Le mouvement vers le Sud prend fin lorsque les représentants de la famille atteignent le bord nord du hiatus océanique téthysien, celui du sillon paraocéanique et de son prolongement jusqu'à Gibraltar. Cette zone semble donc avoir joué un rôle de barrière pour ces Ammonites. Curieusement d'ailleurs, cet arrêt précédera de peu l'extinction de la famille.

Les Cardioceratidae sont aussi uniquement nord téthysiens³ ; leur extension vers le Sud est beaucoup moins étendue et décalée dans le temps par rapport à celle des Kosmoceratidae. Au Callovien inférieur et moyen, les Cadoceratinae sont peu fréquents et réduits à l'Europe du Nord et à l'Europe moyenne (Angleterre, Nord du Bassin de Paris, Jura, Pologne) ; ils sont un peu plus nombreux sur la plate-forme moscovite. Au Callovien supérieur, les Cardioceratidae (genre *Quenteditoceras* essentiellement) descendent jusque sur le midi de la France [Dardeau *et al.*, 1979, 1980] et deviennent abondants sur les régions nord-européennes. Toutefois, comme les Cadoceratinae, ils ne dépassent pas le Caucase et le Mangyçhlak en Europe orientale. Contrairement aux Kosmoceratidae, les Cardioceratidae poursuivront leur évolution durant le Jurassique supérieur.

On peut penser que l'extension de l'aire de distribution de ces deux familles septentrionales jusqu'à la Téthys est liée, pour partie au moins, au développement des plates-formes distales de profondeur moyenne auxquelles ces Ammonites semblent bien adaptées.

b) Intrusion de nouvelles familles d'origine probablement pacifique dans la Téthys.

Deux autres groupes font irruption brusquement dans la Téthys, d'abord les Macrocephalitidae, suivis peu de temps après par les Reineckeidae. On sait aujourd'hui que ces deux familles se sont individualisées dès le Bathonien dans les régions andines et que leurs descendants téthysiens, au Callovien, constituent des sous-familles distinctes, géographiquement séparées de leur souche pacifique. Il s'agit des Macrocephalitinae [Thierry, 1976] et des Reineckeinae [Cariou, 1980], différenciées probablement par ségrégation géographique en pénétrant dans la Téthys.

Les Macrocephalitidae, dont l'origine pacifique est très probable et la distribution téthysienne certaine [Thierry, 1976, 1978] se dispersent d'emblée sur l'ensemble des marges nord et sud dès le Callovien inférieur. Ils remontent jusque dans le Nord de l'Angleterre (Yorkshire), l'Allemagne du Nord, le Bassin germano-polonais et la plate-forme moscovite. Ils disparaissent tout aussi brutalement dans la partie occidentale de la Téthys au début du Callovien moyen, tandis que leurs descendants persistent dans la province indo-malgache. On ignore actuellement la voie de diffusion des Macrocephalitidae vers la Téthys à partir de la province andine. Thierry [1978] a suggéré un cheminement d'Ouest en Est, sud-gondwanien, mais il s'agit pour le moment d'une simple hypothèse.

La pénétration des Reineckeidae semble bien s'être effectuée par contre par l'Amérique centrale si l'on se base sur les données actuelles [Cariou, 1984]. La colonisation s'est faite en deux étapes (fig. 3). Dans un premier temps,

au Callovien inférieur, les Reineckeinae envahissent la Téthys occidentale, c'est-à-dire les provinces méditerranéenne et subméditerranéenne (péninsule Ibérique, Aquitaine, bassin de Paris, Jura français, Sud-Est de la France, Jura souabe et Franconie, Hongrie : Bakony, Austro-Alpin supérieur, Sicile, Afrique du Nord), certains éléments atteignant le Sud arménien (lac Urmia). La seconde phase d'extension débute à la fin du Callovien inférieur. Sur la marge nord, la sous-famille s'étend sur des régions plus septentrionales de l'Europe, tandis que sur la marge sud, elle atteint l'Inde et Madagascar. Ce mouvement faunique accompagne la phase de développement maximum de la transgression marine qui se situe au Callovien moyen.

En relation avec cet événement, il est intéressant d'observer que la disparition des Proplanulitinae (genre *Proplanulites*) de la province subboréale, au sommet du Callovien inférieur, coïncide avec leur apparition dans la province indo-malgache sous des formes différentes (*Kinkelinceras*, *Obtusicosites*, etc.), l'évolution de la sous-famille se déroulant par la suite uniquement dans ces régions. On a supposé [Callomon *in* Donovan, Callomon et Howarth, 1981], que les représentants subboréaux et indo-malgaches n'étaient pas étroitement apparentés, d'autant qu'aucun Proplanulitinae n'a été trouvé jusqu'à présent entre les deux provinces. Malgré cette discontinuité géographique, la grande ressemblance de la morphologie et de la ligne de suture des formes subboréales et indo-malgaches suggèrent une parenté plutôt étroite. Aussi, l'hypothèse d'une migration rapide et de grande ampleur des Proplanulitinae vers le Sud, à la limite Callovien inférieur-Callovien moyen, ne doit-elle pas être écartée *a priori*.

IV. — L'OXFORDIEN : LA FIN DES EXPANSIONS FAUNIQUES BORÉALES ET TÉTHYSIENNES.

La large transgression développée au cours du Callovien continue à marquer fortement la paléogéographie et la biogéographie de l'Oxfordien qui sont très semblables à celles du Callovien, sauf que de nouveaux groupes relaient ou remplacent ceux qui ont disparu. Au moins jusqu'à l'Oxfordien moyen inclus, car au cours de l'Oxfordien supérieur se développe une différenciation croissante des faunes dont certains aspects ne sont pas totalement éclaircis en l'absence d'un schéma phylétique cohérent.

La carte (fig. 4) représente essentiellement les paléobiogéographies à l'Oxfordien moyen et à l'Oxfordien supérieur. On a négligé l'Oxfordien inférieur, mal individualisé ou représenté (lacunes, séries réduites) dans une grande partie du domaine téthysien où, de plus, les Cardioceratidae sont rares ou absents.

1) La répartition des faunes.

Avant d'aborder la définition des domaines biogéographiques et leurs relations il paraît nécessaire de dégager les traits majeurs de cette répartition.

Un trait important, déjà réalisé et donc hérité du Callovien, est la *limite d'extension vers le Sud des Cardioceratidae*, la seule famille d'Ammonites fondamentalement bo-

réale subsistant après le Callovien (et jusque dans le Kimméridgien supérieur). A leur maximum d'expansion, à l'Oxfordien inférieur et encore au début (= zone à Plicatilis) de l'Oxfordien moyen, ils restent limités au craton européen dont ils n'atteignent pas le bord extrême, leur extension méridionale coïncidant avec les déchirures intracratoniques à valeur de sillon : Valais-Tatrides et Caucase. Les seules citations des régions sud-téthysiennes, non figurées et négligées pour cette raison ⁴, ne contredisent pas ce schéma : par le Portugal où ils sont présents un instant à l'Oxfordien moyen, les Cardioceratidae auraient bien pu atteindre le Maroc et l'Algérie occidentale ⁵ par le détroit ibéro-mauresque dont on sait qu'il était une voie de passage privilégié depuis le Lias, en particulier pour les immigrants arabo-malgaches. Déjà à la fin de l'Oxfordien moyen, mais surtout au cours de l'Oxfordien supérieur, l'extension des Cardioceratidae (genre *Amoeboceras*) est moindre, aussi bien sur les plates-formes d'Europe orientale (Pologne, URSS) qu'en Europe du NW.

Autre caractéristique essentielle, il n'y a *pas d'éléments à répartition exclusivement sud-téthysienne*, au moins dans l'état actuel des connaissances. En effet, d'une part l'Oxfordien inférieur est rarement bien caractérisé par des faunes fiables et, d'autre part, les faunes plus récentes y sont moins bien connues que dans les régions nord-téthysiennes. Au-delà de la Sicile et des Apennins vers l'Est, il faut atteindre l'Afrique orientale, Madagascar et le bloc indien pour retrouver des faunes oxfordiennes riches et variées correspondant au bras de mer éthiopien (ou indo-malgache). L'existence dans ces régions de faunes voisines ou identiques (jusqu'au niveau de l'espèce) à celles d'Europe ne peut être négligée dans l'interprétation paléobiogéographique des faunes de la Téthys occidentale.

Ainsi le contraste avec les faunes à Cardioceratidae boréaux est donné par un *ensemble faunique téthysien* connu de l'Elbourz à Gibraltar sur le bord nord-téthysien, mais également dans les unités sud-téthysiennes au Sud du hiatus para-océanique liguro-piémontais et son prolongement vers Gibraltar et l'Atlantique central (ou téthysien). Dans cet ensemble téthysien, certains éléments, par exemple les grands Perisphinctidae variocostés (*Kranaosphinctes*, *Arisphinctes*, *Perisphinctes s.s.*, à l'Oxfordien moyen ; *Perisphinctes s.s.*, puis *Orthosphinctes* (macroconque) à l'Oxfordien supérieur), sans être exclusifs de ces régions, sont nombreux et variés sur le bord nord-téthysien. Mais, certains au moins sont bien représentés à Madagascar, y compris *Larcheria*, genre par ailleurs toujours limité au bord nord-téthysien.

2) Les domaines fauniques.

Le cadre, largement transgressif, dans lequel évoluent les faunes oxfordiennes, explique certainement en grande partie leur provincialité relativement faible — par rapport au Bathonien, par exemple — malgré l'accentuation des différences au cours de l'Oxfordien supérieur.

a) *Domaine boréal* : la faune boréale *s.s.* est réduite aux seuls Cardioceratidae (*Cardioceras s.l.*, *Amoeboceras*) dont l'aire de répartition fondamentale correspond aux

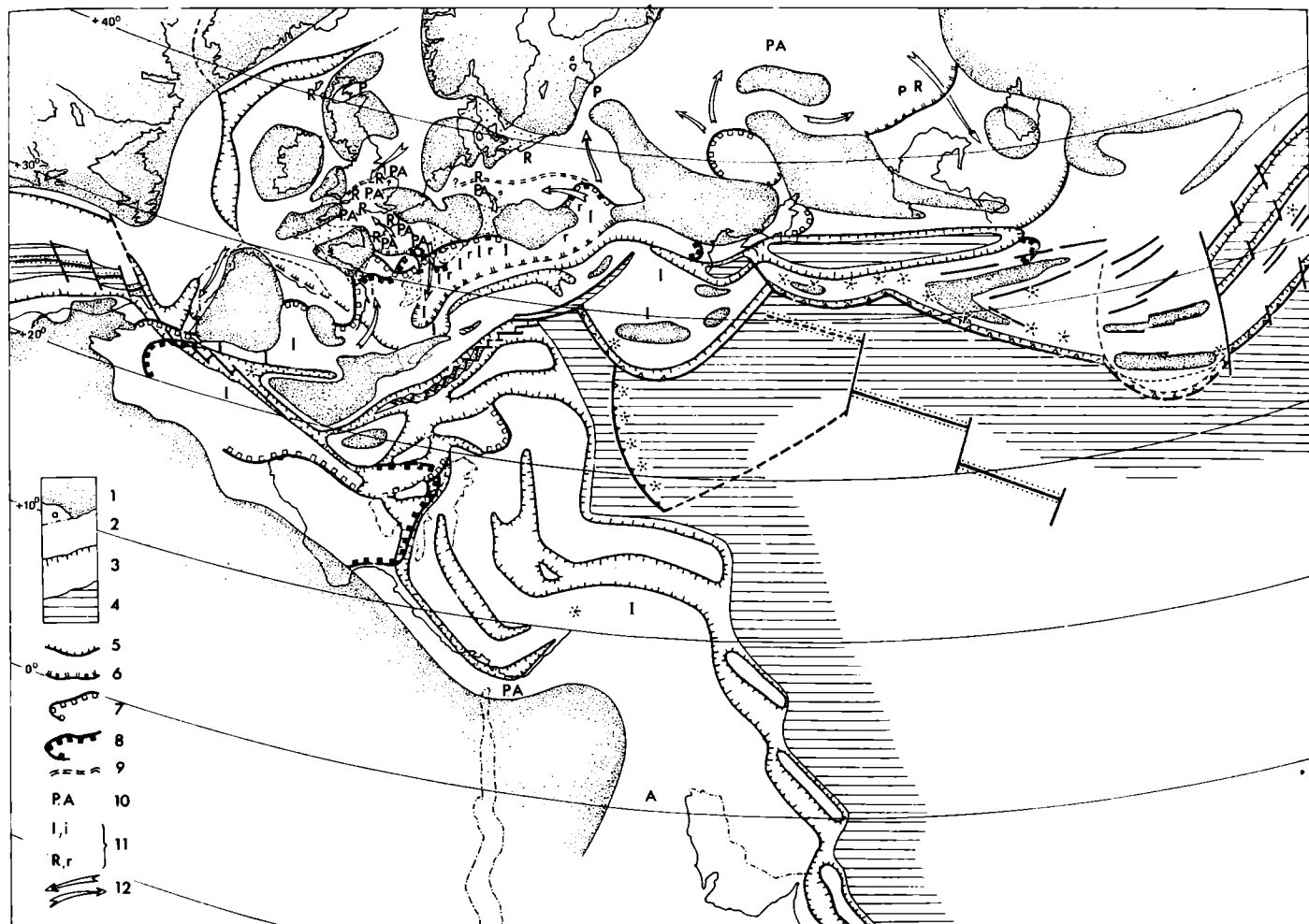


FIG. 4. — Paléobiogéographie des Ammonites à l'Oxfordien moyen et supérieur dans la Téthys et ses bordures.

1 : Terres probablement émergées à l'Oxfordien moyen et extension (1a) au cours de l'Oxfordien supérieur. — 2 : Mers épicontinentales. — 3 : Marges continentales des zones océaniques ou en distension. — 4 : Zones à fond océanique (océans *s.s.*, bassins marginaux). — 5 : Limite méridionale de l'avancée boréale (*Cardioceras*) à l'Oxfordien moyen. — 6 : Limite méridionale de l'avancée boréale (*Amoeboceras*) à l'Oxfordien supérieur. — 7 : Limites d'extension des faunes téthysiennes (= genre *Gregoryceras*) à l'Oxfordien moyen. — 8 : Limites d'extension des faunes téthysiennes (= genre *Epipeltoceras*) à l'Oxfordien supérieur. — 9 : Avancée externe vers le Nord des Opelelidae téthysiens à l'Oxfordien moyen. — 10 : Présence d'éléments subméditerranéens, essentiellement des Périssphinctidés (P) ou/et des Aspidocératidés (A) de l'Oxfordien moyen. — 11 : Présence à l'Oxfordien supérieur de *Ringsteadia* (R, r) subboréales ou d'*Idoceras* (I, i) subméditerranéens, fréquents (R, I) ou peu abondants (r, i). — 12 : Mouvements ou échanges fauniques.

FIG. 4. — Middle and Upper Oxfordian Ammonite Paleobiogeography.

1 : Probable land areas. — 2 : Epicontinental seas (*s.s.*). — 3 : Continental margins of oceanic and rifting areas. — 4 : Oceanic areas and marginal basins. — 5 : Southern boundary of the Middle Oxfordian boreal spread (*Cardioceras*). — 6 : Southern boundary of the Upper Oxfordian boreal spread (*Amoeboceras*). — 7 : Middle Oxfordian extent of the Tethyan faunas (= genus *Gregoryceras*). — 8 : Upper Oxfordian extent of the Tethyan faunas (= genus *Epipeltoceras*). — 9 : Maximal northward extent of the Middle Oxfordian Opelelids. — 10 : Presence of submediterranean forms, essentially *Perisphinctids* (P) or/and *Aspidoceratids* (A) in Middle Oxfordian. — 11 : Presence in the Upper Oxfordian of subboreal *Ringsteadia* (R, r) or submediterranean *Idoceras* (I, i), frequent (R, I) or not (r, i). — 12 : Faunal exchanges or spreading.

régions périarctiques. Dans la zone de plus ou moins large recouvrement avec les faunes téthysiennes qui s'étend sur une grande partie de l'Europe stable à l'Oxfordien inférieur et moyen, la fréquence des faunes respectives, utilisée parfois pour définir des provinces (subboréal, subméditerranéen), exprime plutôt les influences de chacun des

deux domaines entre lesquels il n'y a pas alors de limite tranchée. C'est, semble-t-il seulement au cours de l'Oxfordien supérieur qu'apparaît à partir des éléments téthysiens en place, une faune particulière (*Decipia s.s.*, certaines espèces de *Perisphinctes s.s.*) en situation subboréale ; l'accentuation de cette différenciation corrélatrice d'un nouvel

isolement des régions boréales, conduit à une véritable faune subboréale avec les vraies *Ringsteadia* qui occupent toujours une position marginale dans le domaine boréal.

b) *Domaine téthysien* : les faunes téthysiennes sont plus diversifiées et il n'existe pas à l'Oxfordien d'opposition tranchée entre les bords nord et sud-téthysiens. Ce sont plus souvent des différences dans la diversité ou/et la fréquence de certains taxons qui justifient l'individualisation de provinces dont la signification est plus écologique que réellement biogéographique.

— *La province méditerranéenne* (ou téthysienne *s.s.*) est caractérisée essentiellement par *Gregoryceras* et, parmi les Perisphinctidae par le groupe des *Passendorferia* [Sequeiros, 1975, 1977]. Ces formes sont dominantes et semblent bien avoir évolué sur les marges des hiatus liguro-piémontais et kabylo-bétique d'où elles gagnent l'avant-pays alpin en se mêlant aux éléments caractéristiques des plates-formes ; elles y sont toujours isolées et peu nombreuses, sauf localement à la faveur de conditions favorables limitées dans le temps qui expliquent le mode de gisement en « horizon ». Les Aspidoceratidae (incluant les microconques *Mirosphinctes*, *Epipeltoceras* et *Sutneria*), avec le même type de répartition, y jouent également un rôle important, en particulier *Paraspidoceras* à l'Oxfordien moyen. A partir de l'Oxfordien supérieur, alors que l'extension des derniers *Gregoryceras* (= couple *fouquei/pervinquieri*) se réduit, *Epipeltoceras* est remarquable par sa large répartition : de Malte [Enay *et al.*, 1982] à Gibraltar et de là jusqu'à l'Elbourz.

— *La province subméditerranéenne* possède une faune plus variée qui occupe préférentiellement les plates-formes et les bassins cratoniques des zones alpines externes et de l'avant-pays alpin, associée aussi bien aux éléments boréaux qu'aux éléments téthysiens. Sont alors particulièrement caractéristiques les grands Perisphinctidae macroconques à fortes côtes sur la loge, avec les microconques correspondants : *Kraaosphinctes*, *Arisphinctes*, puis *Larcheria*, *Subdiscosphinctes*, *Perisphinctes s.s.* à l'Oxfordien moyen, et *Perisphinctes s.s.*, *Orthosphinctes* à l'Oxfordien supérieur d'où seront issues l'essentiel des formes kimméridgiennes ; *Neomorphoceras* paraît aussi un élément caractéristique qui passe souvent inaperçu en raison de sa petite taille. Quelques-uns s'étendent largement vers le Nord dans le domaine des faunes boréales jusqu'en Écosse (dans un calcaire noduleux intercalé au sein des habituels silts noirs), dans les îles Andoe et Lofoten, au Groënland.

Dans les régions téthysiennes *s.s.* la grande rareté des éléments subméditerranéens est compensée par le plus grand nombre de *Passendorferia*, ou d'autres formes (*Aspidoceras*, *Epipeltoceras*). Mais leur absence sur tout le bord sud de la Téthys ne peut être considérée comme significative compte tenu de leur représentation à Cutch et à Madagascar (où est connu un unique représentant du genre téthysien *Gregoryceras*). La situation est à peu près la même pour les autres groupes qui accompagnent ces grands *Perisphinctes* : les OPELLIIDAE dont l'importance doit être soulignée en particulier le genre *Lissoceratoides*) et les EUSPIDOCERATIDAE. Comme eux ils s'étendent plus ou

moins loin vers le Nord, assez peu pour les OPELLIIDAE, plus largement pour certains EUSPIDOCERATIDAE, beaucoup moins à l'Oxfordien supérieur qu'avant.

Au moins à l'Oxfordien terminal des faunes de Perisphinctidae particulières, la rareté de *Idoceras* et *Sutneria*, l'absence de *Ringsteadia* distinguent le SW de la France (Poitou-Charentes) et le Portugal (= sous-province atlantique).

3) *Déplacements et échanges fauniques.*

Entre les faunes boréales et téthysiennes subméditerranéennes, en dehors d'une large zone de recouvrement, il n'y a pas de véritables échanges avant l'Oxfordien supérieur où l'isolement progressif des régions boréales est lié au développement de barrières (terres émergées plus étendues, faciès « séquanais » hostiles aux Ammonites...). Si des éléments essentiellement boréaux (*Amoeboceras*) sont connus épisodiquement au cours de l'Oxfordien supérieur, ils n'ont aucune descendance méditerranéenne. Au contraire, ce sont des éléments subméditerranéens (*Liosphinctes*) qui seraient à l'origine de *Decipia* et du phylum subboréal des Pictoniinae (*Ringsteadia*, puis *Pictonia*, *Rasenia*...). Mais les formes subméditerranéennes attribuées à certains de ces genres ne sont pas forcément des immigrants subboréaux, mais pourraient être seulement un phylum indépendant homéomorphe. En tout cas, les vrais *Microbiplices* et *Prorasenia*, connus de la sous-zone à Hypselum, sont bien issus de *Dichotomoceras* subméditerranéens.

Les apports téthysiens (*Passendorferia* par exemple) sont importants pendant tout l'Oxfordien en Poitou-Charentes où *Amoeboceras* (Cardioceratidae), déjà rare à l'Oxfordien moyen, manque à l'Oxfordien supérieur. Au contraire, *Amoeboceras* est relativement fréquent dans l'Oxfordien supérieur du Jura et atteint la bordure cévenole et les Alpes maritimes [Dardeau et Marchand, 1981].

Au sein des faunes téthysiennes les déplacements et échanges fauniques ne peuvent encore faire l'objet que d'hypothèses en l'absence d'une bonne connaissance des relations phylétiques. C'est, très certainement, à partir du berceau évolutif téthysien du genre que les représentants de *Gregoryceras* ont atteint le Chili d'une part et Madagascar, d'autre part. De même, une origine téthysienne est vraisemblable pour les Euspidoceratidae (*Mirosphinctes*) ou les OPELLIIDAE caraïbes, parfois abusivement séparés (cf. *Cubaochetoceras* ou *Cubaspidoceras*) des formes européennes. Par contre, il est actuellement difficile de retracer les relations entre les grands Perisphinctidae subméditerranéens et les riches faunes comparables de Cutch ou de Madagascar. Un autre aspect est le développement brusque de *Idoceras* au sommet de l'Oxfordien ; une origine à partir de *Orthosphinctes* est le plus souvent admise, mais il pourrait bien être un immigrant à partir des régions sud-téthysiennes où il est présent dès la zone à *Bimammatum* [Enay *et al.*, 1971].

V. — LE TITHONIQUE : UNE NOUVELLE SÉPARATION DES FAUNES BORÉALES ET TÉTHYSIENNES.

L'organisation paléogéographique générale n'est guère différente de celle de l'Oxfordien. Les hiatus paraocéaniques

et les déchirures intracratoniques du bloc apulien et de la marge sud-européenne (Valaisan, Carpathes et Caucase) restent très peu larges et ne sont pas un obstacle à la dispersion des Ammonites. Les bords nord (ou européen) et sud (ou gondwanien) de la Téthys ne sont bien séparés qu'à l'Est du bloc apulien. Par contre, au cours du Tithonique, de vastes territoires émergent ou sont envahis par des carbonates de plates-formes qui réduisent les milieux ouverts favorables aux Ammonites.

1) La distribution des faunes.

La carte (fig. 5) représente de façon synthétique la paléobiogéographie au Tithonique inférieur (= Volgien inférieur : Middle and Upper (pars) Kimméridgian (*sensu anglico*)), période pendant laquelle les Ammonites ont encore une assez large répartition autour de la Téthys. L'extension au Tithonique supérieur⁶, plus réduite, est donnée également.

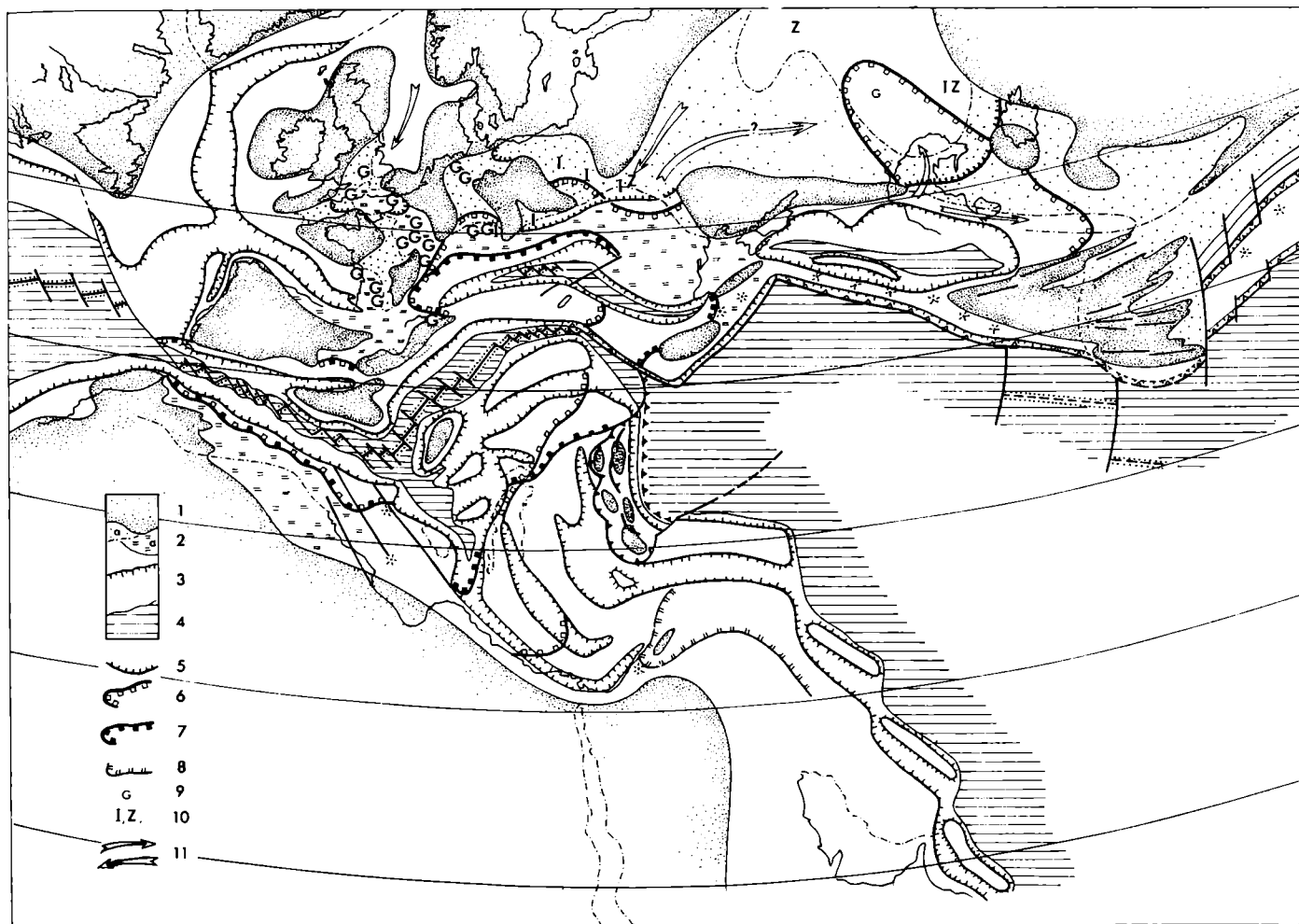


FIG. 5. — Paléobiogéographie des Ammonites au Tithonique dans la Téthys et ses bordures.

1 : Terres probablement émergées au Tithonique inférieur et extension (1a) au cours du Tithonique supérieur. — 2 : Mers épicontinentales (s.l.) et extension au cours du Tithonique supérieur (2a) des environnements hostiles aux Ammonites. — 3 : Marges continentales des zones océaniques ou en distension. — 4 : Zones à fond océanique (océan s.s., bassins marginaux). — 5 : Limite méridionale d'extension des Périssphinctidés boréaux au Tithonique inférieur. — 6 : Limites d'extension des faunes téthysiennes au Tithonique inférieur. — 7 : Limites d'extension des faunes téthysiennes au Tithonique supérieur. — 8 : Limites d'extension des faunes de la marge sud-téthysienne orientale au Tithonique inférieur. — 9 : Répartition du genre *Gravesia*. — 10 : Présence de *Isterites*, *Ilowaiskia* (I) et/ou de *Zaruiskites* (Z). — 11 : Mouvements ou échanges fauniques.

FIG. 5. — Tithonian Ammonite Paleobiogeography.

1 : Probable land areas during the Lower Tithonian and extent (1a) during the Upper Tithonian. — 2 : Epicontinental seas (s.l.) and extent during the Upper Tithonian (2a) of unfavorable environments to the ammonites. — 3 : Continental margins of oceanic and rifting areas. — 4 : Oceanic areas and marginal basins. — 5 : Southern boundary of the boreal Perisphinctids during the Lower Tithonian. — 6 : Extent of the Tethyan faunas during the Lower Tithonian. — 7 : Extent of the Tethyan faunas during the Upper Tithonian. — 8 : Extent of the Eastern South Tethyan margin faunas during the Lower Tithonian. — 9 : Distribution of the genus *Gravesia*. — 10 : Presence of *Isterites*, *Ilowaiskia* (I) and/or *Zaruiskites* (Z). — 11 : Faunal exchanges or spreading.

La séparation entre les faunes boréales et téthysiennes, ébauchée à l'Oxfordien supérieur s'est affirmée par étapes au cours du Kimméridgien. Elle est presque réalisée au Tithonique inférieur et sera effective au cours du Tithonique supérieur. Le large recouvrement de ces faunes sur l'Europe qui caractérisait la paléobiogéographie du Callovien et de l'Oxfordien n'existe plus. Les points de contact entre faunes téthysiennes et boréales sont limités : à l'Ouest, par l'intermédiaire de *Gravesia* associé aux faunes subboréales du bassin anglo-normand et aux faunes téthysiennes sur la bordure celto-souabe, en Provence et Souabe-Franconie ; à l'Est, sur la plate-forme polonaise les communications sont plus directes et plus tardives dans le Tithonique (ou Volgien) supérieur avec installation de formes téthysiennes.

L'ensemble faunique téthysien est plus complexe. Ses éléments les plus caractéristiques (= faune téthysienne stricte) sont nombreux sur les marges du hiatus paraocéanique de la Téthys occidentale et ses dépendances aussi bien au Tithonique inférieur qu'au Tithonique supérieur. A partir de ce centre d'évolution et de dispersion téthysien ces faunes pénètrent plus ou moins largement l'avant-pays alpin où elles se mêlent aux éléments caractéristiques des plates-formes. L'extension de certains éléments est remarquable : *Richterella* atteint l'Elbourz ; *Pseudolissoceras*, créé pour une forme des Andes argentines, est connu au Kurdistan irakien ; *Hybonotoceras* est répandu, et localement abondant, du Mexique à Cutch et Madagascar. Avec *Hybonotoceras*, sont souvent présents des genres moins strictement téthysiens tels que *Taramelliceras*, *Sutneria*, *Aspidoceras* ou *Haploceras*, considérés comme des éléments ubiquistes... de la Téthys.

Des faunes téthysiennes « appauvries » qualitativement et quantitativement (avec une partie seulement des espèces et des genres téthysiens, souvent en nombre plus réduit) se rencontrent dans les régions de bordure de la Téthys, au Nord comme au Sud. Dans l'état actuel des données disponibles, cet appauvrissement paraît s'accroître vers l'Est à partir des régions à faunes téthysiennes strictes, en particulier sur le bord nord-téthysien où il n'est qu'en partie compensé par l'individualisation de formes propres.

L'opposition entre faunes nord et sud-téthysiennes apparaît seulement au-delà du bloc apulien vers l'Est : sur la marge sud-téthysienne orientale (Liban, Taurides, Kurdistan irakien), à côté des formes téthysiennes de large extension, existe une faune de Perisphinctidae et d'Opepliidae originaux bien différente de la faune téthysienne appauvrie de la bordure nord-téthysienne correspondante (Pontides, Caucase, Elbourz). Bien que moins diversifiées (appauvrissement ou données insuffisantes ?) les faunes de la marge africaine (Algérie, Tunisie) et du bloc apulien ne sont pas fondamentalement différentes de celles connues au Nord.

2) Les domaines fauniques.

L'isolement progressif du domaine boréal et de ses faunes est la conséquence des changements de la paléogéographie sur le craton européen. Dans la Téthys, malgré la diminu-

tion corrélative des territoires habités par les Ammonites, la provincialité n'est pas modifiée de façon significative par rapport au Kimméridgien.

a) La province méditerranéenne correspond aux faunes téthysiennes strictes, bien caractérisées par les nombreux *Phylloceras*, *Lytoceras* et, au Tithonique inférieur, des Opepliidae tels *Semiformiceras* (et son macroconque *Neochetoceras* [Enay, 1983]), des Perisphinctidae particuliers (*Richterella*, *Discosphinctoides* *geron*, « *Subplanitoides* » *contiguus*), des Simoceratidae (*Virgatosimoceras*, *Simoceras*, *Lytogyroceras*), associées à des formes à répartition plus large (*Haploceras*, *Pseudolissoceras*, *Hybonotoceras*, *Aspidoceras*) qui constituent souvent une part importante des peuplements téthysiens au Tithonique inférieur [Enay et Geysant, 1975 ; Oloriz, 1978]. Mais, inversement, et localement, certains éléments téthysiens peuvent manquer.

Ces faunes sont bien représentées sur les marges sud-ibérique (Cordillères bétiques) et sud-kabyle (Dorsale calcaire, Djurjura), sur la marge nord-africaine (nappes siciliennes) et sur les marges ouest et nord-apuliennes (Apennins, Alpes méridionales). Elles sont un peu moins diversifiées sur la partie ouest de la marge africaine (Tunisie, Atlas tellien, Rif) à l'extrémité orientale de la marge sud-ibérique (Baléares) et au NE du bloc apulien (Alpes de Bavière, Bakony) ; pour ces régions proches des précédentes, il est possible que cet appauvrissement ne soit qu'apparent et traduise l'insuffisance de nos connaissances actuelles, mais il peut aussi correspondre à une réelle diminution du nombre des éléments téthysiens.

Au Tithonique supérieur, la faune téthysienne stricte est caractérisée par des Himalayitidae nombreux et variés (*Micracanthoceras*, *Corongoceras*, *Protacanthodiscus*, *Duranges*, *Tithopeltoceras*, *Djurjuriceras*) associés aux derniers Perisphinctidae (*Paraulacosphinctes*) et Simoceratidae (*Baeticoceras*) [Geysant, 1979], ainsi que les premiers Spiticeratidae (*Proniceras*). Elle occupe les marges sud-ibérique (Cordillères bétiques), sud-kabyle (Djurjura) et nord-africaine (nappes siciliennes).

b) La province subméditerranéenne réunit les faunes des zones de bordure appauvries en éléments téthysiens stricts, mais où sont toujours présents les genres à large répartition ou ubiquistes (*Hybonotoceras*, *Sutneria*, *Aspidoceras*, *Haploceras*), plus ou moins nombreux. L'expansion subméditerranéenne des éléments téthysiens stricts paraît atteindre un maximum avec les faunes à *Semiformiceras* (zone à Semiforme et plus particulièrement zone à Fallauxi). Les « horizons » à nombreux éléments téthysiens [Tethydan faunal peak de Barthel *in* Barthel et Geysant, 1973] connus au sein des faunes subméditerranéennes dans le SE de la France (*S. fallauxi*, *Haploceras verruciferum*, *Pseudolissoceras*) et en Franconie (*Haploceras*, *Virgatosimoceras*, *Simoceras*, *Pseudolissoceras*) sont de cet âge.

Au moins au Tithonique inférieur, à côté de ces faunes « banales », des éléments à répartition plus limitée permettent d'individualiser la marge sud-téthysienne orientale, au-delà du bloc apulien :

— sur la marge sud-téthysienne orientale (Liban, Taurides et Kurdistan irakien) des genres particuliers de Peris-

phinctidae (*Phanerostephanus*, *Nannostephanus*, *Nothostephanus*, *Pseudinvoluticeras*) et les Oppeliidae (*Oxylenticeras*, *Uhligites*) témoignent d'une provincialité et d'affinités avec les faunes éthiopiennes ou indo-malgaches [Spath, 1950 ; Enay *et al.*, 1971]. Le seul jalon intermédiaire connu serait (?) *Uhligites* cité (comme *Streblites*) dans le Zagros avec le genre indo-malgache *Torquatisphinctes* ;

— sur le bord nord de la Téthys, particulièrement en Souabe-Franconie et dans le SE de la France, également dans les Balkans, on constate une grande diversité des Perisphinctidae : *Subplanites*, *Lithacoceras*, *Franconites*, *Usseliceras*, *Danubisphinctes*, *Sublithacoceras*, *Paraberriassella*, *Lemencia*... Quelques-uns apparaissent épisodiquement au sein des faunes méditerranéennes sur la marge sud-ibérique (Cordillères bétiques), les marges africaine (Algérie, Tunisie) et apulienne (Dalmatie), jusqu'en Turquie (Taurides) et en Ethiopie pour *Subplanites* (?).

Au Tithonique supérieur, le caractère subméditerranéen est donné par les Berriassellidae associés à des éléments téthysiens moins diversifiés sur la marge apulienne, la marge africaine (Atlas tellien, Tunisie) et la marge sud-européenne. *Isterites* et *Pseudovirgatites* sont les derniers représentants des riches faunes de Perisphinctidae subméditerranéens nord-téthysiens.

c) La province subboréale, dépendance du domaine boréal périarctique, est elle-même différenciée en sous-provinces : anglo-normande, polonaise et russe [Zeiss, 1968], caractérisées par des Perisphinctidae issus d'immigrés subméditerranéens : vers l'Angleterre au Kimméridgien avec *Crussoliceras* qui donnera les Dorsoplanitidae ; vers la plate-forme polonaise et russe pour les descendants de *Subplanites* encore communs aux deux domaines (*Ilowaiskya*, *Pseudovirgatites*) d'où sortiront les Virgatitidae (*Zaraiskites*, *Virgatites*).

d) La faune à *Gravesia* (= province occidentale de Haug) occupe une situation singulière entre la province subboréale et la province subméditerranéenne. De l'Aquitaine à la Saxe, le genre *Gravesia* constitue les derniers peuplements à Ammonites de plates-formes peu profondes qui seront affectées par l'émersion purbeckienne. Il atteint la plate-forme russe par une voie encore hypothétique. Par contre, les citations des Baléares et des chaînes bétiques [reprises par Zeiss, 1968] sont basées sur des déterminations erronées.

3) Biogéographie et évolution de quelques genres.

La répartition des espèces successives d'un même genre révèle des aspects intéressants de leur évolution :

— Isolement dans des aires d'habitat disjointes de formes de fin de lignée. Ainsi, les *Hyboniticeras*, bien représentés à la base du Tithonique inférieur sur les marges nord et sud téthysiennes (du Mexique à Cutch et Madagascar), n'occupent plus qu'une aire de répartition limitée (Cordillères bétiques, Atlas tellien, Tunisie, Alpes méridionales) avec leur dernier représentant (*Aulasimoceras*), toujours peu abondant en nombre. De même, les derniers *Aspidoceras*

nous offrent un autre exemple de formes en fin d'évolution isolées dans des aires d'habitat disjointes : au Tithonique inférieur les *Aspidoceras* sont bien représentés par plusieurs espèces à large répartition géographique ; au Tithonique supérieur, on les connaît seulement dans les Cordillères bétiques, en Tunisie, et dans les Klippes externes des Carpathes.

— Apparition de nouvelles espèces dans des aires marginales par rapport à l'aire d'extension de l'espèce-mère. C'est ce qu'on observe dans l'évolution du groupe de *Simoceras volanense* [Geyssant, 1982, 1985] avec l'espèce *S. schwertschlagerei* de la zone à Fallauxi connue dans le SE de la France (Briançonnais, Ardèche) et en Souabe-Franconie, alors que *S. aesinense* (de la zone à Semiforme) et *S. volanense* (de la zone à Ponti) ont une répartition téthysienne stricte.

— Différences dans l'extension géographique des espèces successives, illustrées par les trois espèces du genre *Semiformiceras* [Enay, 1983]. Leur aire de répartition géographique est de plus en plus étendue : *S. darwini* n'est connu qu'en trois points assez éloignés (Cordillères bétiques, Alpes méridionales, SE de la France) ; *S. semiforme* puis *S. fallauxi* couvrent un territoire de plus en plus étendu le long de la marge nord-téthysienne vers l'Est jusqu'en Crimée.

CONCLUSION.

Les cartes présentées sont synthétiques et réalisées à partir d'un nombre plus important de documents de base. Aussi malgré l'apport du texte, elles ne peuvent représenter la diversité réelle des faunes et de leurs distributions. Aussi bien pour leur réalisation que pour leur présentation deux aspects ont retenu notre attention et doivent être soulignés :

— les faunes et, parmi elles, certains taxons (genres, familles...) ou des époques plus que d'autres, apportent des arguments ou même des contraintes pour affirmer ou confirmer la position de certains éléments structuraux difficiles à situer exactement sur les marges de la Téthys. De fait, ils ont contribué (avec d'autres données biogéographiques) à l'établissement des cartes présentées par Dercourt *et al.* (ce volume) et utilisées comme support des paléobiogéographies ;

— réciproquement, ces reconstitutions permettent une nouvelle approche des aspects plus strictement paléontologiques de la paléobiogéographie : répartition, mouvements de faunes et/ou migrations, évolution... A ce niveau de synthèse, le cadre téthysien se révèle un peu étroit et il devient nécessaire de faire appel — au moins dans le texte — à des données extérieures aux limites imposées à nos cartes. Mais cet élargissement de l'approche paléobiogéographique éclaire souvent la confrontation avec les données paléotectoniques et paléogéographiques évoquées plus haut.

Dans ce cadre, la distribution des Ammonites de la Téthys et de ses bordures — incluant une partie des régions boréales d'Europe — examinée à cinq moments de leur histoire au cours du Jurassique montre la permanence de

certaines aspects biogéographiques auxquels se superposent les caractères propres à chaque période.

Aussi, la répartition des *Phylloceratina*, évoquée brièvement dans les pages précédentes, mérite qu'on s'y arrête plus longuement. A toutes les époques examinées, la limite nord de leur distribution est très significative de l'adaptation des *Phylloceratina* à des conditions écologiques particulières, différentes de celles de la plupart des *Ammonitina*. Les premiers sont nombreux dans les environnements à caractères pélagiques alors que les seconds sont dominants dans les biotopes moins profonds des mers épicontinentales.

Au Pliensbachien, l'aire d'extension des *Phylloceratina* comprend essentiellement les abords immédiats de l'océan téthysien *s.s.* (à l'Est de la plaque apulienne), au Nord comme au Sud, ainsi que la marge africano-apulienne découpée par des déchirures intracratoniques à valeur de sillon ou de bassin (= bassins « épiocéaniques » de certains auteurs). Une telle distribution ne correspond pas à un véritable provincialisme comparable à celui mis en évidence pour les *Ammonitina* ; il s'agit plutôt d'un biome directement contrôlé par l'extension des influences océaniques, au cours du Jurassique.

Au Bathonien et au Callovien, dans des contextes paléogéographiques et paléobiogéographiques pourtant bien différents, la grande abondance ou la dominance des *Phylloceratina* est un des critères utilisés pour séparer les deux provinces de la Téthys. Aux autres époques leur rôle est moins exclusif et complète celui des *Ammonitina* à répartition méditerranéenne. Quelques-uns pénètrent même les régions à faune subméditerranéenne, mais les seuls *Phylloceratina* abondants en Europe moyenne sont les *Juraphyllitidae* avec le genre endémique *Tragophylloceras* au Carixien et *Sowerbyceras* à l'Oxfordien ; la morphologie suboxycône de *Tragophylloceras* rappelle beaucoup celle de certains *Ammonitina*.

L'évolution structurale de la Téthys n'est pas le seul facteur permettant d'expliquer les différences, quand elles existent, entre les faunes des marges nord et sud-téthysiennes, et donc l'appartenance à l'une ou à l'autre.

C'est ce qui fait le caractère original pour le Jurassique de la crise faunique du Carixien qui survient pendant une période de transgression eustatique relativement continue jusqu'à son maximum bajocien. A une époque où il n'y a pas encore de vraies faunes boréales, le relatif isolement des bassins de l'Europe moyenne, fonctionnant comme un piège évolutif pour les faunes euro-caucasiennes, dépend largement des premiers stades de l'ouverture du bras occidental de la Téthys.

Les hiatus océaniques apparus après le Lias à l'Ouest de la Téthys *s.s.* ou sur la marge européenne ne sont jamais très larges et n'introduisent pas une séparation nette entre les faunes des marges nord et sud-téthysiennes. Celles-ci ne sont toujours bien séparées qu'à l'Est de la plaque apulienne. A ces espaces et à leurs marges sont toujours associées les faunes à caractère téthysien strict ou méditerranéennes, présentes tant sur la marge européenne que sur la marge africano-apulienne. La constance relative,

selon les époques, de cette opposition entre faunes méditerranéennes et subméditerranéennes obéit à un contrôle écologique dépendant, au moins en partie, de l'évolution structurale de la Téthys.

La plus grande extension vers l'Est de certains éléments téthysiens, qui caractérise souvent la marge européenne, traduit probablement des possibilités de dispersion plus facile dans cette direction, en bon accord avec le régime des courants dans la Téthys, mais sans doute aussi l'existence d'environnements favorables à l'installation et au développement de ces peuplements. C'est donc souvent de façon indirecte que sont différenciées les deux marges de la Téthys, par le jeu d'autres facteurs de contrôle.

Les environnements et leur évolution jouent un rôle essentiel en favorisant ou en limitant la dispersion. Ce contrôle intervient à plusieurs échelles de grandeur : locale ou régionale, à l'échelle de la Téthys ou à une échelle plus large encore. Il intervient dans les mouvements ou déplacements fauniques (expansions, échanges, migrations...) qui apportent des données importantes pour les reconstitutions paléogéographiques et paléobiogéographiques.

Ainsi, les expansions fauniques boréales callovo-oxfordiennes limitées aux milieux relativement peu profonds de la bordure européenne fournissent un des meilleurs critères biogéographiques de l'appartenance nord-téthysienne.

Pour la marge sud-téthysienne, le contraste apparent avec la marge européenne traduit seulement le caractère incomplet ou partiel de la documentation, en particulier à l'Est du bloc apulien. Les séries à l'affleurement y sont moins bien connues et surtout elles indiquent souvent des milieux peu favorables aux *Ammonites*. Cependant, au Callovien et à l'Oxfordien, lors des grandes expansions fauniques, des formes très voisines ou identiques à celles d'Europe se rencontrent jusqu'à Cutch ou à Madagascar. Au contraire, au Bathonien et au Tithonien, à côté d'éléments à large répartition les faunes de la marge sud-téthysienne témoignent des affinités ou des influences à partir des faunes arabes ou indo-malgaches.

C'est donc par son rôle de voie de passage ou d'échange, en direction ou à partir de l'Europe, que se caractérise la marge gondwanienne de la Téthys.

Malgré une documentation encore souvent incomplète, c'est en jouant sur toutes les données biogéographiques disponibles et, aussi, par la confrontation des paléobiogéographies successives, qu'un schéma d'ensemble cohérent peut être obtenu pour le Jurassique.

Remerciements. — Les auteurs remercient MM. B. Geczy de Budapest et M. C. Phelps pour leur contribution à la partie de l'article consacrée au Carixien. Mademoiselle Cl. Chevalier, Département des Sciences de la Terre de Lyon a préparé la répartition par espèce et par genre pour l'Oxfordien et le Tithonien à partir de la banque de données des *Ammonites* du Jurassique supérieur du Département des Sciences de la Terre, Lyon I.

1. Euro-boréales dans la nomenclature proposée par Dommergues [1984].

2. Nous suivons A. Zeiss [1974] qui rattache avec raison *Erymnoceras philbyi* ARK. au genre *Pachyerymnoceras*.

3. Des Cardioceratidae ont bien été signalés en Israël [Lewy, 1983], mais il s'agit selon nous de formes homéomorphes qui seraient probablement à rattacher à des microconques de Pachyceratidae [Enay *et al.*, sous presse].

4. « *Harpoceras* » *veronense* PAR. des Alpes méridionales, figuré in Nicolis et Parona [1885, pl. IV, Fig. 1] et cité comme *Amoeboceras* par Arkell [1956, p. 175] n'est pas retenu ici : il s'agit d'un *Planammatoceras* de l'Aalénien.

5. *Scarburgiceras* cf. *alphacordatum*... de l'Oxfordien inférieur serait présent dans la région de Tiaret d'après un exemplaire examiné par Marchand, Thierry et Tintant.

6. A l'exclusion de la zone à Jacobi.

Références

La liste suivante comprend seulement les ouvrages cités dans le texte. Des bibliographies plus importantes existent dans plusieurs d'entre eux.

- ALMÉRAS Y. et ELMI S. (1982). — Fluctuations des peuplements d'Ammonites et de Brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, Modena, 21, p. 169-188, 4 fig., 3 pl.
- ARKELL W. J. (1952). — Jurassic ammonites from Jebel Tuwaiq, Central Arabia. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, (B), vol. 236, p. 241-313, pl. 15-31.
- ARKELL W. J. (1956). — Jurassic of the World. Oliver and Boyd éd., Edinburgh, London, 806 p., 102 text. fig., 28 tabl., 46 pl.
- BARTHEL K. W. et GEYSSANT J. R. (1973). — Additional Tethyid ammonites from the Lower Neuburg formation (Middle Tithonian, Bavaria). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, Stuttgart, H. 1, p. 18-36, 5 fig.
- BASSOULLET J. P., BERGOUGNAN H. et ENAY R. (1975). — Répartition des faunes et faciès liasiques dans l'Est de la Turquie, région du Haut-Euphrate. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, D, 280, p. 583-586.
- BEZNOV N. V., KAZAKOVA V. P., LEONOV G. P., LEONOV J. G., LOGINOVA G. A. et PANOV D. J. (1964). — La division zonale des dépôts jurassiques du Caucase septentrional fondée sur la faune d'Ammonites. *C. R. Mém. Inst. gr.-duc.*, Luxembourg, Sect. Sc. Nat. Phys. Math., p. 835-849, 1 tabl.
- BIJU-DUVAL B., DERCOURT J. et LE PICHON X. (1977). — From the Tethys ocean to the Mediterranean sea : a plate tectonic model of the evolution of the western alpine system. In International Symp. Struct. hist. Medit. bassins. Split 1976. Technip éd., Paris, p. 134-162.
- CALLOMON J. H. et BIRKELUND T. (1980). — The Jurassic transgression and the mid Jurassic succession in Milne Land, Central East Greenland. *Geol. Mag.*, London, C, vol. 117 n° 3, p. 211-226, 3 fig., 3 pl.
- CARIOU E. (1973). — Ammonites of the Callovian and Oxfordian. In Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier Publ. Co., Amsterdam, p. 287-295, 3 fig., 1 pl.
- CARIOU E. (1980). — L'étage callovien dans le Centre-Ouest de la France. I. Stratigraphie et Paléogéographie, 38 p. dactyl., 32 fig., 2 pl. II. Les Reineckeidae (Ammonitina) : Systématique, dimorphisme et évolution, fasc. 1-3, 790 p., 244 fig., 69 pl. h. t., Thèse Sc., Univ. Poitiers.
- CARIOU E. (1984). — Structure, origine et paléobiogéographie de la famille des Reineckeidae, Ammonitina du Jurassique moyen. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 298, sér. II, n° 6, p. 245-248, 5 fig.
- CARIOU E. (1984). — Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Téthys occidentale : systématique, dimorphisme et évolution. Étude à partir des gisements du Centre-Ouest de la France. *Doc. Lab. Géol. Lyon*, h. s., n° 8, 559 p., 69 pl. h. t.
- COLLIGNON M. (1958). — Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. Fasc. II, Bathonien-Callovien. *Serv. Géol. Madagascar*, Tananarive, 33 pl.
- DARDEAU G., GAUTHIER H., MARCHAND D. et MONTENAT C. (1980). — Le Dogger et la base du Malm dans la partie est de l'Arc de Castellane (région d'Aiglun-Alpes maritimes). Précisions stratigraphiques, paléogéographiques et paléobiogéographiques. *Géol. méditerr.*, Marseille, t. VII, p. 217-222, 2 fig.
- DARDEAU G. et MARCHAND D. (1981). — Présence d'*Amoeboceras newbridgense* SYKES et CALLOMON, ammonite boréale, dans une faune submésogéenne de l'Oxfordien supérieur (zone à *Bifurcatus*) du Sud-Est de la France (Alpes-Maritimes) : intérêt biostratigraphique, paléogéographique et paléobiogéographique. *Géobios*, n° 14, fasc. 3, p. 407-413, 3 fig., 1 pl.
- DARDEAU G., MARCHAND D. et THIERRY J. (1979). — Relations entre la répartition des faciès et la composition des faunes d'Ammonites au cours de l'évolution du bassin callovien des Alpes-Maritimes. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XXI, n° 6, p. 753-757.
- DERCOURT J. (1970). — L'expansion océanique actuelle et fossile ; ses implications géotectoniques. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XII, p. 261-309, 17 fig.
- DOMMERGUES J.-L. (1982). — Le provincialisme des Ammonites boréales au Lias moyen ; une crise faunique sous contrôle paléogéographique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XXIV, n° 5-6, p. 1047-1051, 2 fig.
- DOMMERGUES J.-L. (1984). — L'évolution des Ammonitina au Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale, 2 vol. Thèse Univ. Claude Bernard, Lyon, 303 p., 26 fig., 4 tabl.
- DOMMERGUES J.-L., FERRETTI A., GECZY B. et MOUTERDE R. (1983). — Éléments de corrélation entre faunes d'Ammonites mésogéennes (Hongrie, Italie) et subboréales (France, Portugal) au Carixien et au Domérien inférieur. *Géobios*, Lyon, 16, 4, p. 471-499, 5 fig., 7 pl.
- DOMMERGUES J.-L. et MOUTERDE R. (1982). — *Reynesocoeloceras praecinctum* nov. sp. (Ammonitina, Carixien moyen). Remarques sur l'origine du genre *Reynesocoeloceras*. *Géobios*, Lyon, 15, 5, p. 757-763, 3 fig.
- DONOVAN D. T. (1967). — The geographical distribution of Lower Jurassic Ammonites in Europe and adjacent areas. In ADAMS C. G. et AGER D. V. éd., *System. Assoc.* Publ. edit., London, p. 111-134, 5 fig.
- DONOVAN D. T., CALLOMON J. H. et HOWARTH M. K. (1981). — Classification of the Jurassic Ammonitina. In HOUSE M. R. et SENIOR J. R. éd., *The Ammonoidea. System. Assoc.*, London, sp. vol. n° 18, p. 101-155, 5 fig.
- DUBAR G. (1978). — Les formations à Ammonites du Lias moyen dans le Haut Atlas de Midelt et du Tadla. *Notes et Mém. Serv. géol. Maroc*, Rabat, 274, p. 1-112, 11 fig., 6 pl.
- ELMI S. (1969). — Les influences mésogéennes dans le Jurassique moyen du Sud-Est de la France, comparaison avec l'Ouest algérien. *Ann. Inst. géol. Hung.*, Budapest, vol. 54, p. 471-482, 1 fig., 3 tabl.
- ENAY R. (1972). — Paléobiogéographie des Ammonites du Jurassique terminal (Tithonique/Volgien/Portlandien s.l.) et mobilité continentale. *Géobios*, Lyon, n° 5, fasc. 4, p. 355-407, 13 fig.
- ENAY R. (1973). — Upper Jurassic (Tithonian) Ammonites. In HAL-

- LAM A. éd. : Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier Sc. Publ. Co., Amsterdam, p. 297-307, 3 fig.
- ENAY R. (1980). — Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques : « Rythmes fauniques » et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. In : Livre jubilaire S.G.F. 1830-1980. *Mém. h. sér. Soc. géol. France*, Paris, n° 10, p. 261-281, 6 fig.
- ENAY R. (1983). — Spéciation phylétique dans le genre d'ammonite téthysien *Semiformiceras* SPATH du Tithonique inférieur des chaînes tétiques (Andalousie, Espagne). *Colloques internationaux du C.N.R.S.*, n° 330, modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique, p. 115-123, 4 fig.
- ENAY R., BIZON J., MASCLE G., MOREL Y., PERRIER R. et BIJU-DUVAL B. (1982). — Faunes du Jurassique supérieur dans les séries pélagiques de l'escarpement de Malte (Mer Ionienne). Implications paléogéographiques. *Rev. I.F.P.*, Paris, vol. 37, n° 6, p. 733-757, 7 text. fig., pl. I-IV.
- ENAY R. et GEYSSANT J. R. (1975). — Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Colloque sur la limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, Septembre 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 86, p. 34-55, 4 text.-fig.
- ENAY R., LE NINDRE Y. M., MANGOLD C., MANIVIT J. et VASLET D. (1985). — The Jurassic of Central Saudi Arabia. New dates on lithostratigraphic units, paleoenvironments, Ammonites faunas, ages and correlations. Prof. Papers Dep. Minist. Miner. Res., Riyadh, 72 p. dactyl., 3 fig., 6 pl. (sous presse).
- ENAY R. et MANGOLD C. (1982). — Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'Ammonites du Jurassique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XXIV, n° 5-6, p. 1025-1046, 11 fig.
- ENAY R. et MANGOLD C. (1985). — The Ammonite succession from Toarcian to Kimmeridgian in Saudi Arabia : Correlation with the European Faunas. Jurassic Symposium in Erlangen, Sept. 1984, p. 641-651, 3 fig.
- ENAY R., MARTIN C., MONOD O. et THIEULOY J. P. (1971). — Jurassique supérieur à Ammonites (Kimmeridgien-Tithonique) dans l'autochtone du Taurus de Beysehir (Turquie méridionale). *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungar.*, Budapest, vol. LIV, fasc. 2, p. 397-422, 2 fig.
- FAUGÈRES J. C. et MOUTERDE R. (1979). — Paléobiogéographie et paléogéographie aux confins atlantico-mésogéens. Données fournies par le Lias sud-rifain (Maroc). 7^e Réunion annuelle Sc. Terre, Lyon, Soc. géol. France édité., Paris, p. 183.
- GABILLY J., CARIOU E. et HANTZPERGUE P. (1985). — Les grandes discontinuités stratigraphiques au Jurassique : témoins d'événements eustatiques, biologiques et sédimentaires. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, 8^e sér., t. I, n° 3, p. 391-401, 6 fig., 1 tabl.
- GECZY B. (1973). — The origin of the Jurassic faunal provinces and the Mediterranean plate tectonics. *Ann. Univ. Sc. Budap. R. Eötvös*, Budapest, 16, p. 99-114, 3 fig.
- GECZY B. (1984). — Jurassic Ammonites Provinces of Europe. *Acta Geol. Hung.*, Budapest, 27, 1-2, p. 67-71.
- GEYSSANT J. R. (1979). — Évolution systématique et dimorphisme d'un nouveau genre d'ammonite : *Baeticoceras* (Ammonitina, Simoceratinae) dans le Tithonique supérieur des Cordillères bétiques. *Palaeontographica*, Stuttgart, Abt. A, Bd. 166, p. 1-36, 28 fig., 4 pl.
- GEYSSANT J. R. (1982). — L'équilibre intermittent : une modalité d'évolution présente chez les Simoceratidae (Ammonites du Tithonique). 8^e Réunion annuelle Sc. Terre, Paris, Soc. géol. France, édité., Paris, p. 275.
- GEYSSANT J. R. (1985). — Diversity, in mode and tempo, of evolution within one Tithonian ammonite family, the Simoceratids. 2nd intern. Cephalopod Symp., Tübingen, 15 p. dactyl., 3 fig.
- GILL G. A. et TINTANT H. (1975). — Les Ammonites calloviennes du Sud d'Israël. Stratigraphie et relations paléogéographiques. *C. R. somm. Soc. géol. France*, Paris, fasc. 4, t. XVII, p. 103-106, 2 fig.
- HALLAM A. (1978). — Eustatic cycles in the Jurassic. *Palaeogeogr. Palaeoclimat., Palaeoecol.*, Amsterdam, t. 23, p. 1-32, 11 fig.
- HALLAM A. (1981). — A revised sea level curve for the early Jurassic. *Journ. Geol. Soc.*, vol. 138, part 6, p. 735-743, 3 fig.
- HOWARTH M. K. (1973). — Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ammonites. In HALLAM A. éd. : Atlas of Palaeobiogeography. Elsevier Scient. Publ. Co., Amsterdam, p. 275-282, 4 fig., 1 pl.
- LEWY Z. (1983). — Upper Callovian Ammonites and Middle Jurassic geological history of the Middle East. *Isr. Geol. Surv. Bull.*, Jerusalem, n° 76, 56 p., 11 fig., pl. 1-8.
- MANGOLD C. (1979). — Le Bathonien de l'Est du Subbétique (Espagne du Sud). *Cuad. Geol.*, Granada, 10, p. 271-281, 7 fig.
- MANGOLD C., ELMI S. et GABILLY J. (1971). — Les faunes du Bathonien dans la moitié sud de la France. Essai de zonation et de corrélations. Coll. Jurassique Luxembourg, 1967, *Mém. B.R.G.M.*, Fr., n° 75, p. 103-132, 1 tab.
- MANGOLD C., ELMI S. et TOUAHRIA A. (1978). — Le Callovien moyen et supérieur d'Oranie : corrélations entre les provinces-subboréale et téthysienne. 6^e Réunion annuelle Sc. Terre, Orsay, Soc. géol. France édité., Paris, p. 310.
- MARCHAND D., PÉLISSÉ T., PEYBERNES B. et THIERRY J. (1983). — Biozonation par Ammonites du Callovien et de l'Oxfordien du Causse Méjean oriental (Lozère, France). *C. R. Acad. Sc.*, Paris, t. 296, sér. II, p. 913-916, 2 fig.
- MATTEI J. (1974). — Analyse des termes fossilifères domériens dans les Causses sud du Massif central français. Essai d'étude biostratigraphique. 2^e Coll. Jurassique Luxembourg 1967. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75, p. 547-566.
- MEISTER C. (1932). — Distribution stratigraphique des Ammonites cariennes des Causses (France) : remarques préliminaires. *Bull. Géol. Lausanne*, 262, p. 73-83.
- NEUMAYR M. (1872). — Ueber Jura-Provinzien. *Verhandl. k. k. Geol. Reichanst.*, Wien, n° 3, p. 54-57.
- NEUMAYR M. (1883). — Ueber klimatische Zonen während der Jura- und Kreidezeit. *Denkschr. Akad. Wiss. Wien (MN. Kl.)*, vol. XLVII, p. 277.
- NICOLIS E. et PARONA C. F. (1885). — Note stratigrafiche e paleontologiche sul Giura superiore della provincia di Verona. *Boll. Soc. geol. Italiana*, Roma, vol. IV, 97 p., 2 fig., pl. III-IV.
- OLORIZ-SAEZ F. (1978). — Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). Paleontologia-Biostratigrafia. Tesis Doct. Univ. Granada, n° 184, t. I, 758 p. ; t. II, 57 pl.
- POZARYSKA K. et BROCHWICZ-LEWINSKI W. (1975). — The nature and origin of Mesozoic and early Cenozoic marine faunal provinces. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, H. 44, p. 207-216, 3 fig.
- SAPUNOV I. G. (1974). — Notes on the geographical differentiation of the Lower Jurassic Ammonite faunas. Colloque Jurassique, Luxembourg 1967. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75, (1971), p. 263-270, 2 fig.
- SASONOV N. T. (1964). — Stratigraphie des dépôts jurassiques de la plate-forme russe. Colloque Jurassique, Luxembourg, 1962. Inst. Gd. Ducal, Sect. Sc. Nat. Phys. Math., Luxembourg, p. 787-805, 4 tabl.
- SEQUEIROS L. (1975). — Paleobiogeografía del Calloviense y Oxfordiense en el sector central de la zona subbética. Vol. II - Estudio paleontológico : Los Ammonites de Edad calloviense y oxfordiense del sector central de la zona subbética. Tesis Doct. Univ. Granada, n° 65, 361 p., 140 fig., pl. 1-XXXI.
- SEQUEIROS L. (1977). — Oxfordian Ammonite genus *Passendorferia* BROCHWICZ-LEWINSKI, 1973 from Malaga (Subbetic zone, Spain). *Acta geol. pol.*, Warszawa, vol. 27, n° 3, p. 357-368, 6 fig., 4 tabl., pl. I-IV.
- SMITH A. G. (1971). — Alpine deformation and the oceanic areas of the Tethys, Mediterranean and Atlantic. *Bull. Geol. Soc. America*, New York, vol. 82, p. 2039-2070, text. fig. 11-16.
- SPATH L. F. (1950). — A new Tithonian Ammonoid Fauna from Kurdistan, Northern Iraq. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, London, Geology, vol. I, n° 4, p. 95-137, pl. 6-10.
- THIERRY J. (1976). — Essai de taxonomie et de phylogénie de la famille des Macrocephalitidae (Ammonitina, Stephanocerataceae, Jurassique moyen). 4^e Réunion annuelle Sc. Terre, Paris, Soc. géol. France éd., Paris, p. 375.
- THIERRY J. (1978). — Le genre *Macrocephalites* au Callovien inférieur (Ammonites, Jurassique moyen) : Systématique et évolution, biostratigraphie, biogéographie (Europe et domaine indo-malgache). *Mém. géol. Univ. Dijon*, n° 4, 490 p., 36 pl.

- THIERRY J. (1982). — Téthys, Mésogée et Atlantique au Jurassique : quelques réflexions basées sur les faunes d'Ammonites. *Bull. Soc. géol. France*, (7), t. XXIV, n° 5-6, p. 1053-1067.
- THIERRY J. et CHARPY N. (1982). — Le genre *Tornquistes* (Ammonitina, Pachyceratidac) à l'Oxfordien inférieur et moyen en Europe occidentale. *Géobios*, Lyon, n° 15, fasc. 5, p. 619-677, 5 fig., 13 tabl., 13 pl.
- TINTANT H. (1963). — Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. Essai de paléontologie quantitative. *Publ. Univ. Dijon*, t. XXIX, 500 p., 92 fig., pl. I-LVIII. Pres. Univ. France, Paris.
- TINTANT H., MARCHAND D. et MOUTERDE R. (1932). — Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdés : les radiations adaptatives du Lias. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, sér. 7, t. XXIV, n° 5-6, p. 951-961.
- UHLIG V. (1911). — Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. *Mitt. Geol. Ges.*, Wien, vol. 4, n° 3, p. 329-448.
- ZEISS A. (1968). — Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. *Bayer. Akad. Wissens. Abh.*, München, N.F., H. 132, 190 p., 17 fig., 6 tabl., 27 pl.
- ZEISS A. (1974). — Die Callovien-Ammoniten Athiopiens und ihre zoogeographische Stellung. *Paläont. Z.*, Stuttgart, 48, 314, p. 269-282, 3 fig., pl. 37.
- ZIEGLER B. (1963). — Leitfossilien und Faziesfossilien. *Vierteljahrsh. Natuf. Ges.*, Zürich, vol. 108, n° 3, p. 217-242, 40 fig.
- ZIEGLER B. (1967). — Ammoniten Ökologie und Beispiel des Oberjura. *Geol. Rundschau*, Stuttgart, vol. 56, p. 439-464, 20 fig.
- ZIEGLER B. (1971). — Biogeography der Tethys. *Jh. Ges. Naturkd. Württ.*, Stuttgart, vol. 126, p. 229-243, 10 fig.
- ZIEGLER B. (1974). — Grenzen der Biostratigraphie im Jura und Gedanken zur Stratigraphische Methodik. 2^e Colloque Jurassique, Luxembourg 1967. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, n° 75 (1971), p. 35-67, 24 fig.