

Biogéographie des ammonites jurassiques et reconstitution palinspastique de la Téthys

Jurassic ammonite biogeography and palinspastic reconstruction of the Tethys

par Jean-Louis DOMMERGUES *, Didier MARCHAND * et Jacques THIERRY *

RÉSUMÉ. — La distribution géographique des ammonites jurassiques est régie par deux causes fondamentales : l'écologie et l'histoire évolutive (événements vicariants). L'analyse conjointe de ces deux facteurs permet de reconnaître : d'une part des taxons dont la distribution est essentiellement contrôlée par des contraintes écologiques (Phylloceratinae et Lytoceratinae, liés à des environnements océaniques profonds; Clydoniceratidae et Proplanulitinae liés à des plates-formes assez superficielles); d'autre part des taxons dont l'histoire évolutive est associée à des événements vicariants (Ammonitina liassiques euro-boréales et Cardioceratidae-Kosmoceratidae boréaux du Jurassique moyen).

Les exemples développés ici permettent d'analyser en terme de paléobiogéographie la position de l'Europe centro-méridionale (Bulgarie, Hongrie, Roumanie) incluse au Jurassique dans la bordure nord-téthysienne. Il est montré que Phylloceratinae et Lytoceratinae sont très abondants dans les régions supposées profondes à cette époque (sphénoclasme des monts d'Apuseni, sillon Dobrogeo-Caucasien), alors qu'elles sont très rares sur la plate-forme moésienne. La même remarque est valable pour les plates-formes moyennes-orientales de la marge sud (Israël, Arabie Saoudite).

Lorsque l'on tente d'établir des reconstructions palinspastiques basées sur la paléobiogéographie, on constate que les taxons qui ont une histoire évolutive originale fournissent de meilleures informations paléogéographiques que les formes ubiquistes ou celles à préférences écologiques accusées. Les données brutes de répartition des faunes d'ammonites ne sont donc pas des arguments absolus pour corroborer les reconstructions. Les analyses fauniques, conduites avec une approche qualitative et quantitative, doivent tenir compte de données extra-biologiques telles que la distribution des faciès et des unités structurales; enfin, le niveau d'intervention — local, régional, global — conditionne fortement les possibilités d'interprétation des résultats.

Mots-clés : Paléogéographie, Paléobiogéographie, Ammonites, Jurassique, Téthys.

ABSTRACT. — The geographical distribution of Jurassic ammonites depends on two fundamental causes : ecology and evolutionary history (vicariant events). The combined analysis of these two causes allows us to recognize : on the one hand, taxa whose distribution is mainly controlled by ecological constraints (Phylloceratinae and Lytoceratinae linked to deep oceanic environments; Clydoniceratidae and Proplanulitinae linked to shallow platforms); on the other hand, taxa whose evolutionary history is mainly connected with vicariant events (Euro-Boreal Liassic Ammonitina and Boreal Middle Jurassic Cardioceratidae-Kosmoceratidae) the evolutionary history of which is highly connected with the existence of geographical barriers.

The examples examined here throw light on the palaeogeography of Western and Central-southern Europe (e.g. Bulgaria, Hungary, Rumania), included during the Jurassic in the Northern Tethyan margin. It is pointed out that Phylloceratinae and Lytoceratinae, which are plentiful in supposedly deep-water areas (Apuseni sphenochasm, Dobrogeo-Caucasian furrow) are very rare on the Western Europe and Moesian platform. The same remark applies to the Middle-East platform of the South Tethyan margin (e.g. Israel, Saudi-Arabia).

When one tries to establish palinspastic reconstructions based on ammonite biogeography, the taxa with evolutionary histories clearly connected with geological events, seem to provide better palaeogeographical data than the ubiquitous ones or those which are linked to particular and strong ecological constraints. It appears that the rough data (without a critical analysis) about ammonite distributions do not provide absolute arguments to validate palinspastic reconstructions. The faunal analysis, suitably quantified where necessary, must attach importance to non-biological data like facies distribution and structural framework; in addition, the scale of the observations (local, regional or global) has a large effect upon the interpretation of the results.

Key-words : Palaeogeography, Palaeobiogeography, Ammonites, Jurassic, Tethys.

* Centre des Sciences de la Terre et UA CNRS 157 « Centre de géodynamique sédimentaire et évolution géobiologique », Université de Bourgogne, 6 Bd Gabriel F-21100 Dijon, France.

INTRODUCTION.

Dès la fin du siècle dernier, plusieurs auteurs admettaient que la distribution géographique des ammonites résultait de deux causes fondamentales : l'histoire évolutive des taxons et/ou les contraintes écologiques qui s'exercent sur eux. Certains, tels Neumayr (1872, 1883) et Uhlig (1911), délimitèrent des « provinces » dont l'existence était liée à l'histoire évolutive et au critère présence-absence d'un groupe donné, dans une région donnée. D'autres, tels Kilian (1895, 1903) et Haug (1900), suggérèrent que des facteurs écologiques comme la profondeur des mers révélée par le type de sédiment, pouvaient avoir une certaine influence. Cette approche historico-écologique est maintenant couramment utilisée en paléobiogéographie.

Une fois brossés les grands traits de la biogéographie des ammonites, il était tentant d'en utiliser les résultats pour tester les reconstitutions palinspastiques proposées sur des bases « physiques ». En un mot y-a-t-il concordance entre les données fauniques et les données géologiques ? Les essais sont encore peu nombreux mais les résultats sont prometteurs (Marchand, 1982; Cariou *et alii.*, 1985; Marchand *et alii.*, 1985; Dommergues *et alii.*, 1987; Thierry, 1987a,b). Il apparaît toutefois que les données brutes tirées de la distribution géographique des ammonites ne fournissent pas toujours d'arguments absolus pour corroborer des reconstructions palinspastiques. Un certain nombre de contraintes existent :

a) Les premières sont liées au matériel faunique proprement dit. Parmi les taxons d'ammonites jurassiques certains ont une histoire évolutive qui dépend étroitement de phénomènes de type vicariant; ils sont alors porteurs de « meilleures informations paléogéographiques » que les taxons plus ubiquistes. D'autres ont une morphologie et une distribution qui sont manifestement contrôlées par des contraintes écologiques; ils peuvent alors nous renseigner sur certains facteurs physiques du milieu comme par exemple la profondeur.

b) Les secondes dépendent des supports cartographiques établis par les géologues et sur lesquels sont nécessairement reportées les données fauniques.

c) Une troisième catégorie est d'ordre méthodologique. Autant que faire se peut, les observations fauniques doivent être conduites avec le double point de vue qualitatif (critère de présence-absence) et quantitatif (critère de proportion entre les divers taxons).

d) Enfin, le niveau des investigations ne doit jamais être négligé; la notion d'échelle d'approche est fondamentale aux trois niveaux local, régional et global. Les auteurs semblent en effet d'accord pour constater qu'une hiérarchie des résultats découle de ces trois niveaux (Blondel, 1986). Au niveau local, l'intervention a lieu sur

le complexe spécifique (échantillons ou populations) et les processus concernés sont d'ordre microévolutif et autéco-logique; au niveau régional, les peuplements, les écosystèmes et l'environnement font intervenir la synécologie et les processus micro- et macroévolutifs. Enfin, le niveau global est celui de la paléobiogéographie traditionnelle et des processus macroévolutifs qui aboutissent à la délimitation des biomes et des biotas ou des unités classiques comme les domaines et les provinces.

Il nous semble utile de rappeler ici qu'un biota est constitué par l'ensemble des taxons qui ont connu une histoire évolutive commune dépendant d'une même succession d'événements d'ordre paléogéographique, (comme par exemple la mise en place de barrières émerives ou océaniques). Au contraire, un biome regroupe des taxons, non plus selon des critères liés à l'histoire paléogéographique, mais selon des analogies écologiques; les taxons d'un même biome possèdent donc souvent des caractéristiques morphofonctionnelles similaires dont la possession ne présuppose en rien une histoire évolutive commune.

ANALYSE DE QUELQUES EXEMPLES.

A. Ammonites dont les distributions sont surtout liées à des causes historiques

1. *Les Ammonitina euro-boréales du Lias moyen.*

Considérées dans leur ensemble, les faunes liasiques d'*Ammonitina* présentent un caractère généralement ubiquiste; à cet égard, on peut citer les faunes sinémuriennes riches en *Armioceras* ou les faunes toarciennes à *Harporceratidae* et *Dactylioceratidae* qui occupaient à l'échelle du globe la presque totalité des mers épicontinentales et de leurs marges océaniques. Par rapport à cette ambiance ubiquiste les faunes d'*Ammonitina* du Lotharingien supérieur, et surtout celles du Pliensbachien, font figure d'exceptions et révèlent un fort provincialisme. A cette époque on peut distinguer en effet deux entités paléobiogéographiques bien individualisées : l'une euro-boréale qui s'étend sur l'Europe moyenne, la marge nord de la Téthys, (au moins jusqu'à l'Iran), et qui comprend en outre les mers boréales et leurs dépendances; l'autre, téthysienne, qui couvre le reste du domaine maritime accessible aux *Ammonitina*. Pour les confins européens, la limite entre les deux ensembles fauniques correspond approximativement vers l'Ouest à la zone affectée par l'ouverture de la future déchirure liguro-piémontaise et vers l'Est au hiatus océanique téthysien proprement dit. Si ce dernier est une entité géographique dont le rôle de barrière peut presque

être considéré comme stable à l'échelle de l'ensemble du Lias, il n'en est pas de même des régions affectées par la phase de rifting liguro-piémontaise qui, très mobiles à cette époque, tendent à former une barrière géographique émersive constituée de « horsts » tels le domaine Briançonnais ou le bloc corso-sarde. Nous ne reprendrons pas ici en détail la description de ces barrières émersives qui a déjà fait l'objet d'études détaillées (Cariou *et alii.*, 1985); nous rappellerons seulement quelles ont eu très probablement un rôle dynamique capital pour l'induction du provincialisme pliensbachien : elles isolent l'Europe moyenne et ses dépendances nord-téthysiennes du reste du domaine océanique et constituent ainsi un véritable piège évolutif, sorte de nasse au sein de laquelle au cours du Carixien et du Domérien inférieur se sont piégés successivement plusieurs groupes d'Ammonitina dont l'origine téthysienne est souvent non ambiguë.

Parmi ces groupes on peut citer par exemple les Polymorphitidae (*Platypleuroceras* et *Uptonia*), les Acanthopleuroceratidae (*Acanthopleuroceras*), les Liparoceratidae capricornes (*Beaniceras*, *Aegoceras* et *Oistoceras*) et leurs descendants les Amaltheidae (*Amaltheus* et *Pleuroceras*) qui ont tous connu des évolutions euro-boréales originales aboutissant à un endémisme remarquable. Ces épisodes d'endémisme, qui se succèdent ou se relayent dans le temps, ont certainement été en partie influencés par les conditions de l'environnement propres aux mers épicontinentales de l'Europe du Nord Ouest; il n'en demeure pas moins, qu'à un niveau d'investigation global ou même souvent régional, c'est le poids de l'histoire paléogéographique qui prime sur celui des influences écologiques. Les distributions des taxons envisagés plus haut sont directement héritières de la paléogéographie (piège euro-boréal) et sont donc de ce fait susceptibles de fournir des informations fiables pour tester d'éventuels modèles paléogéographiques. Ainsi leur abondance, leur rareté, la durée de leur présence et même leur absence dans une région donnée permettront d'évaluer la chance que cette région a d'appartenir ou non à la rive nord de la Téthys.

Il ne faut toutefois pas surestimer les possibilités d'application d'une telle démarche paléobiogéographique, car dans certains cas les influences écologiques ont localement un poids suffisant pour empêcher toute application d'ordre biogéographique.

Pour illustrer ce problème on peut citer par exemple le cas des monts Apuseni (en Roumanie) et de Mecseck-Villany (en Hongrie) (Fig. 1) qui forment ensemble une entité structurale que de nombreux paléogéographes considèrent comme austro-alpine et qu'ils intègrent au bloc apulien, en position méridionale par rapport à l'océan téthysien (Debelmas et Sandulescu 1987). Or si l'on argue que les faunes d'Ammonitina du Lias moyen sont presque exclusivement constituées de taxons euro-boréaux ou ubiquistes, cette entité structurale

devrait être rattachée à la rive nord de la Téthys, ce que suggèrent aussi les faunes de Brachiopodes (Vörös 1984). Les compositions fauniques de ces gisements hongrois sont très proches de celles du Banat (Fig. 1), région de Roumanie située sans ambiguïté, par l'ensemble des auteurs, sur la rive nord de la Téthys; au contraire elles diffèrent considérablement de celles de la montagne du Bakony (en Hongrie) qui possède surtout des Ammonitina téthysiennes et dont la position paléogéographique est sans ambiguïté méridionale par rapport à la Téthys (Fig. 1). Les données fauniques nous conduisent donc à préférer les hypothèses paléogéographiques qui considèrent les monts Apuseni et la région de Mecseck-Villany comme structurellement dépendantes, ou tout au moins très proches, de la rive nord téthysienne. Ce sont par exemple celle de Geczy (1973) ou celle de Dercourt *et alii.* (1985) qui s'opposent de ce fait à celle de Debelmas et Sandulescu (1987). Toutefois, il s'agit ici d'un problème qui se situe à une échelle géographiquement trop restreinte (quelques centaines de kilomètres au maximum) pour que l'on puisse exclure a priori l'influence locale de l'environnement; il demeure en effet possible, bien que cela nous semble peu probable, que la présence d'abondantes faunes euro-boréales dans cette région soit due à une particularité écologique puisque ces faunes sont associées à des faciès de type « Grestein » surtout connus sur la rive nord-téthysienne, et non à des faciès de types « Adnet » ou « Hierlatz » comme c'est habituellement le cas pour le Lias moyen dans les régions austro-alpines d'affinité sud-téthysienne. A cette échelle nous sommes aux limites de la méthode et les données fauniques contribuent tout au plus à générer des présomptions.

2. Les Ammonitina du Jurassique moyen et supérieur.

Un renouvellement complet des faunes d'ammonites intervient au Lias terminal. Au Jurassique moyen, 4 superfamilles regroupant 16 familles sont couramment reconnues; le maximum de diversité est atteint au Callovien. Parmi ces familles deux sont particulièrement intéressantes d'un point de vue biogéographique : les Cardioceratidae et les Kosmocertidae.

Du Bajocien supérieur au Bathonien supérieur la famille des Cardioceratidae est uniquement connue dans une aire géographique restreinte, correspondant sensiblement à l'extension des mers et de l'océan boréal actuels : elle est donc endémique. L'origine de cette famille est associée à un phénomène spectaculaire de vicariance. En effet l'océan boréal jurassique, entouré de plates-formes peu profondes et de terres émergées, s'est individualisé au cours du Bajocien moyen et quelques représentants de la sous-famille des Sphaeroceratinae se sont ainsi trouvés isolés dans ce piège géographique; ils sont à l'origine des Cardioceratidae (Callomon, 1985) qui pendant plus de dix

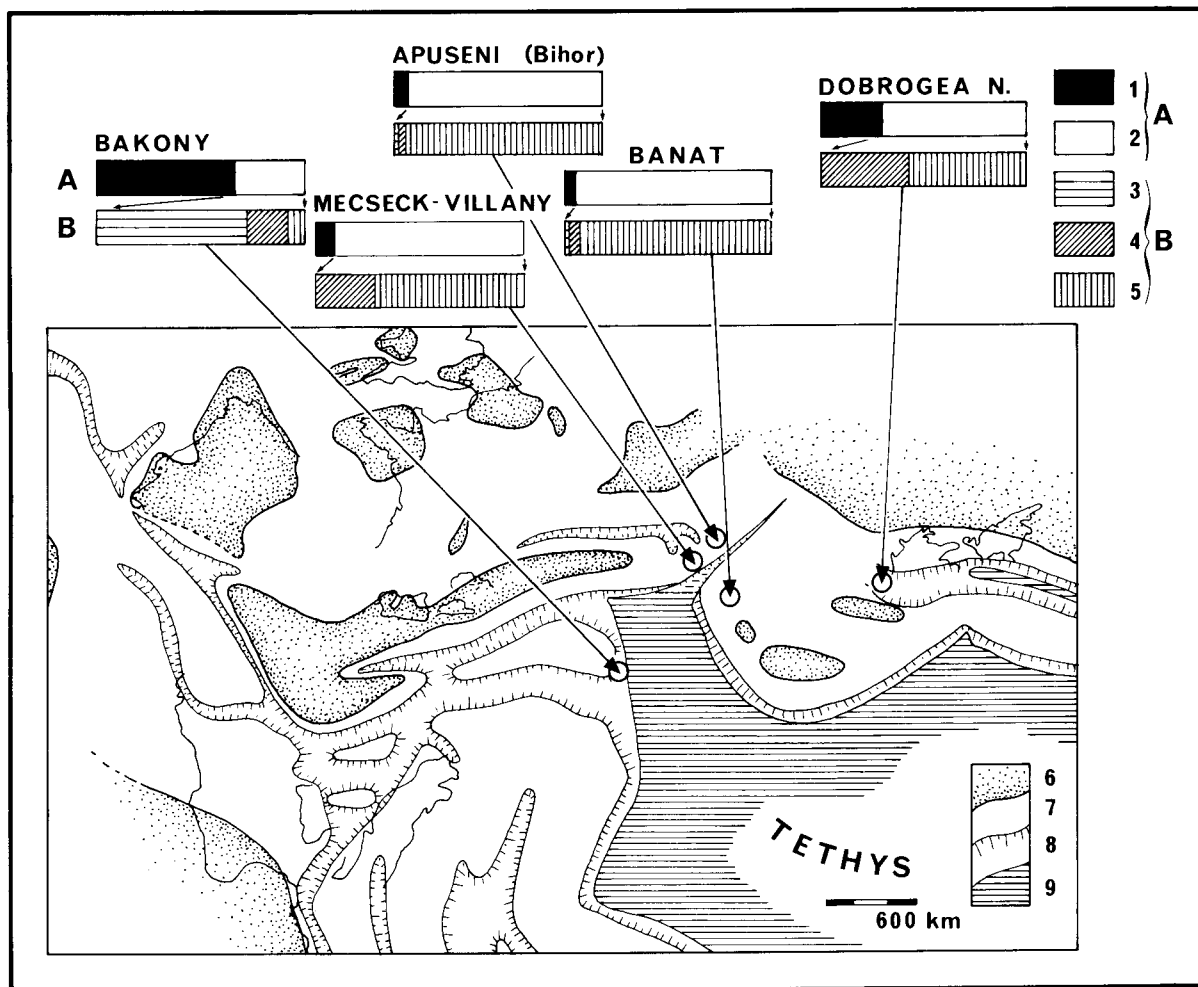


FIG. 1. — Schéma paléobiogéographique des confins de la terminaison occidentale de l'océan téthysien au Lias moyen.

A) Analyse des influences respectives du biome lié aux bassins océaniques (s.s.) à « Phylloceratinae et Lytoceratinae » et du biome lié aux mers épicontinentales (s.l.) à Ammonitina; B) Analyse au sein de ce dernier biome de la répartition des Ammonitina indiquant le biota euro-boréal et des Ammonitina indiquant le biota téthysien.

1) Phylloceratinae et Lytoceratinae, à l'exclusion des *Tragophylloceras* des *Lytoceras* (s.s.) et de leurs microconchs (*Derolytoceras*). 2) Ammonitina ainsi que *Tragophylloceras*, *Lytoceras* (s.s.) et *Derolytoceras*. 3) Taxons à signification téthysienne. 4) Taxons ubiquistes ou non informatifs à l'échelle du problème envisagé. 5) Taxons à signification euro-boréale. 6) Terres probablement émergées. 7) Mers épicontinentales. 8) Marges continentales et zones en distension. 9) Bassins océaniques (s.s.). (Fond paléogéographique d'après Dercourt *et alii.* 1985).

FIG. 1. — Paleogeographic sketch-map of the Western Tethys during the Middle Lias.

A) Influence of oceanic (s.s.) biome with *Phylloceratinae* and *Lytoceratinae* versus epicontinental seas bioma with *Ammonitina*. B) Euro-boreal biota versus tethian biota within the *Ammonitina* epicontinental sea bioma.

1) *Phylloceratinae* and *Lytoceratinae*, excluding *Tragophylloceras*, *Lytoceras* (s.s.) and their microconchs (*Derolytoceras*); 2) *Ammonitina* with *Tragophylloceras*, *Lytoceras* (s.s.) and *Derolytoceras*; 3) Tethysian taxa; 4) ubiquist taxa; 5) euro-boreal taxa; 6) emerged land; 7) epicontinental seas; 8) continental margins and rift zones; 9) oceanic basins (Paleogeographic grid from Dercourt *et alii.*, 1985).

millions d'années n'auront pas de contact avec le monde ammonitique extra-boréal. A partir du Bathonien supérieur l'endémisme des *Cardioceratidae*, bien qu'encore très accusé, n'est plus aussi strict. On constate en effet que cette famille tend à s'étendre vers le Sud en profitant de l'approfondissement de certaines régions. Dans cette expansion ils sont accompagnés (sauf en Sibérie) par une autre famille boréale, les *Kosmoceratidae*. Cette famille s'est individualisée au cours du Bathonien supérieur (Callomon et Donovan, 1981) à partir de *Cadomitinae* piégés dans l'océan boréal, à la suite de relations faibles et sporadiques avec les aires marines plus méridionales. L'origine de cette seconde famille est donc également associée à un phénomène de vicariance.

Au Callovien inférieur et moyen, l'endémisme boréal s'atténue à tel point que des corrélations stratigraphiques fiables peuvent enfin être établies entre les plates-formes d'Europe occidentale et l'océan boréal. Dès lors on assiste à des avancées plus ou moins marquées de ces deux familles en direction de la Téthys dont la marge septentrionale sera atteinte mais jamais dépassée. Les *Kosmoceratidae* existent en France (jusque sur le rebord ouest des accidents ardécho-cévenols), en Bulgarie (Dommergues *et alii.*, 1987), avec beaucoup de réserve en Roumanie, avec certitude dans le Grand Caucase (Lominadze, 1982).

Avec le Callovien supérieur l'expansion des *Kosmoceratidae* s'accroît fortement: ils sont présents au Portugal (Algarve et Estrémadure), sont rares en Espagne (Chaînes ibériques), beaucoup plus fréquents dans le Sud-Est de la France, en Bulgarie, en Roumanie et dans le Caucase du Nord. Quant aux *Cardioceratidae* leur transgression vers le Sud est à la fois plus tardive et plus limitée puisqu'ils ne sont connus, au Callovien terminal, que dans le Sud-Est de la France et dans le Grand Caucase. A l'Oxfordien inférieur et moyen ils sont toujours présents dans le Sud de la France mais connus très ponctuellement au Portugal (Montejunto) (Marchand, 1986). En direction de l'Est, bien que des dépôts de ces deux périodes existent avec certitude, les *Cardioceratidae* n'ont jamais été signalés (Sapunov, 1976; Badaluta, 1976; Barbulescu, 1979).

Ces deux familles boréales n'existent pas dans les régions attribuées par tous les auteurs à la marge sud-téthysienne. Les citations et figurations de représentants de ces familles au Moyen-Orient (Haas, 1955; Lewy, 1983) sont erronées (Gill *et al.*, 1985). On peut donc considérer les *Cardioceratidae* et les *Kosmoceratidae* comme des marqueurs absolus du rebord nord de la Téthys.

La confrontation entre un fond paléogéographique tel celui fourni par Dercourt *et alii.*, (1985) et la biogéographie des ammonites calloviennes pour l'ensemble de la plate-forme moésienne (Bulgarie, Hongrie, Roumanie), met en évidence les résultats suivants (fig. 2) :

— *Monts de transdanubie (Villany) et Banat (Svinitz, Donji Milanovac)* : Les faunes se caractérisent par une

grande abondance des *Phylloceratinae* et *Lytoceratinae* inféodés au biome océanique profond; ceci s'accorde parfaitement avec l'existence et l'extension du sphéno-chasme d'Apuseni tel qu'il est proposé sur la carte palinspastique du Callovien. Au sein des *Ammonitina*, la présence très discrète mais fondamentale de formes boréales confirme sans ambiguïté le rattachement de ces régions au rebord nord-téthysien; l'importance des formes ubiquistes et des formes téthysiennes s'accorde aussi sans difficultés avec la reconstitution proposée.

— *Dobrogea centrale* : La relative rareté des *Phylloceratinae*, si elle met en doute la grande profondeur supposée (biome océanique profond) du sillon dobrogeo-caucasien, plaide pour un éloignement assez important du rebord nord-téthysien. L'absence totale de formes boréales, sans doute adaptées à des eaux peu profondes, s'accorde assez bien, quant à elle, avec une zone de plate-forme plus profonde axée sur ce « sillon » dobrogeo-caucasien.

— *Balkans (Stara Planina)* : Au cours du Callovien, la faune de Stara Planina montre une évolution assez marquée de sa composition. Les *Phylloceratinae*, présents mais discrets au Callovien inférieur, disparaissent totalement au Callovien supérieur. Corrélativement, au sein des *Ammonitina*, les formes téthysiennes, sans doute essentiellement nectobenthiques, montrent une nette augmentation alors que les formes ubiquistes, probablement nectopélagiques, demeurent en proportions assez constantes. Ces observations plaideraient en faveur d'une diminution globale de la profondeur, du Callovien inférieur au Callovien supérieur. Enfin, la présence significative de quelques formes boréales, à la base et au sommet de l'étage, plaide en faveur de l'appartenance de ces régions au bord nord de la Téthys.

Ainsi, en couplant l'effet des facteurs écologiques (biomes) et des facteurs historiques (biotas, *sensu* Dommergues et Marchand, 1987) sur la distribution des taxons d'ammonites, on constate que celles-ci permettent, dans ce cas particulier, de valider les reconstitutions palinspastiques proposées.

B. Ammonites dont les distributions sont essentiellement liées à des facteurs écologiques.

1. Les *Phylloceratinae* et les *Lytoceratinae*.

Quelle que soit la période jurassique considérée, la distribution géographique des *Phylloceratinae* et *Lytoceratinae* semble intimement liée aux environnements pélagiques les plus profonds des marges nord ou sud-téthysiennes où elles sont dominantes sur les *Ammonitina*. Dès

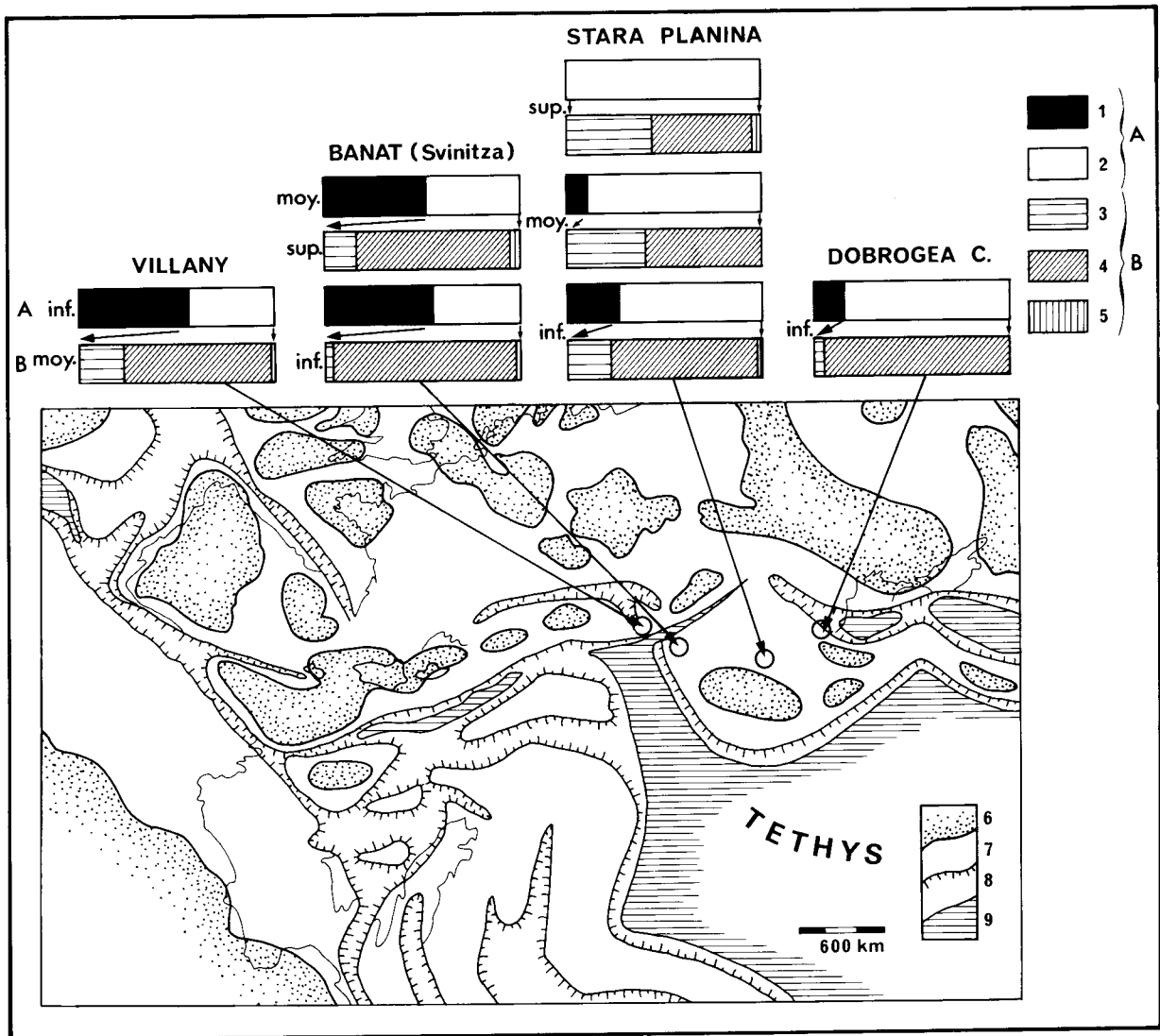


FIG. 2. — Schéma paléobiogéographique de la terminaison occidentale de l'océan téthysien au Callovien.

Même légende que la figure 1, sauf : 3) Taxons à signification téthysienne mais présents sur la partie occidentale de la marge nord; 4) Taxons ubiquistes; 5) Taxons boréaux, strictement limités à la marge nord-téthysienne. (Fond paléogéographique d'après Dercourt *et alii.* 1985).

FIG. 2. — *Paleogeographic sketch-map of the Western Tethys during the Callovian.*

*Same legend as figure 1 excepted : 3) Tethian taxa, appear also on the Western part of the Northern margin; 4) ubiquist taxa; 5) boreal taxa, strictly restricted to the Northern margin (paleogeographic grid from Dercourt *et alii.* 1985).*

que l'on s'éloigne de la Téthys, vers le Nord sur les plates-formes européennes ou vers le Sud sur les plates-formes gondwaniennes, les proportions s'inversent au profit des Ammonitina; celles-ci peuvent être exclusivement présentes dans les biotopes les moins profonds des mers épicontinentales.

Au Pliensbachien, l'aire d'extension des Phylloceratinae est limitée en direction de l'Ouest à la plaque apulienne

et à quelques sillons et bassins situés à son voisinage (comme par exemple le bassin des Causses en France). On les connaît également en proportions non négligeables dans le Carixien de la Dobrogea septentrionale où ils indiquent sans doute la proximité du bassin caucasien (Fig. 1). Jusqu'au Bathonien et au Callovien le schéma de distribution reste sensiblement le même malgré l'accentuation de certaines déchirures intracratoniques (sphénochisme

des monts Apuséni et sillon caucaso-dobrodrigien sur la marge nord; sillons liguro-piémontais et bético-maghrébin à l'Ouest de l'Apulie).

Phylloceratinae et Lytoceratinae ne s'étendent jamais largement sur l'Europe de l'Ouest excepté pendant de courtes périodes à la faveur de maximum transgressifs. Tel est le cas de *Zetoceras* qui atteint la Grande Bretagne au Lias supérieur et au Bajocien en proportions non négligeables par rapport aux Ammonitina. Quant à *Tragophylloceras*, assez fréquent et abondant sur l'Europe de l'Ouest pour avoir été choisi comme espèce indice d'une zone du Pliensbachien, sa présence s'explique par une convergence adaptative avec la morphologie d'Ammonitina euro-boréales contemporaines vivants en eaux peu profondes.

Ainsi, la distribution des Phylloceratinae ne correspond pas à un véritable « provincialisme »: il s'agit plutôt d'un biome contrôlé par un ensemble de conditions écologiques révélant des influences océaniques assez franches: celles-ci peuvent être mises en évidence par la faiblesse des apports détritiques et la rareté des faunes benthiques.

La réalité d'un tel biome peut être appuyée par plusieurs remarques. Au cours du morcellement des plates-formes nord et sud-téthysiennes et à la suite de leur envahissement par les eaux marines, on constate qu'au début de la transgression les Phylloceratinae et Lytoceratinae sont absents: ce n'est qu'après un certain laps de temps qu'ils apparaissent. Tel est le cas à Madagascar qui, atteinte au Toarcien-Bajocien par la transgression médio-jurassique, ne livre des Phylloceratinae qu'à partir du Bathonien supérieur, ces ammonites ne devenant dominantes qu'à partir du Callovo-Oxfordien (Collignon, 1958). La même constatation s'impose aux Indes (Singh *et alii.*, 1981; Krishna et Westermann, 1985). L'exemple le plus typique est celui du Moyen-Orient (Sinaï, Israël, Liban, Arabie saoudite) qui, sous un régime de plates-formes superficielles du Bajocien au Callovien, n'a pratiquement jamais livré de Phylloceratina: quelques très rares exemplaires sont connus au Bajocien (Douvillé, 1916) et au Callovien (Lewy, 1983; Gill *et alii.*, 1985). Par la suite, à l'Oxfordien inférieur, l'abondance des Phylloceratinae et Lytoceratinae sur le bord nord de ces plates-formes (Liban, Syrie; Haas 1955 et Walley 1983) démontre l'apparition d'influences océaniques franches.

2. Les Ammonitina à sutures simplifiées.

Une des caractéristiques morphologiques des Ammonitina est de posséder une ligne de suture dont les selles et les lobes sont abondamment découpés (suture « ammonitique »); cependant à plusieurs moments de leur histoire certaines lignées présentent une suture simplifiée au niveau du découpage secondaire. L'aspect peut alors rappeler singulièrement celui des sutures de certaines

Ceratitina triasiques (suture « cératitique ») ou montrer simplement un faible découpage secondaire.

a) *Les Clydoniceratidae.* Au Jurassique moyen les Clydoniceratidae présentent une ligne de suture d'aspect « cératitique » associée à un enroulement fortement oxy-cône ou platycône et une ornementation assez vigoureuse dans les tours internes. Bien que la systématique de ce groupe soit encore sujette à discussion on peut distinguer deux ensembles: — le premier avec les genres *Thamboceras* (Bajocien moyen et supérieur), *Thambites*, *Brankampia* (Bathonien inférieur) et *Pseudoclydoniceras* (Callovien inférieur et moyen) est exclusivement sud-téthysien (Sinaï, Israël, Arabie saoudite, Madagascar). — le second plus diversifié renferme des genres soit exclusivement sud-téthysien tels *Clydomphalites* (Bathonien moyen) et *Dhrumaites* (Bathonien) soit des genres communs aux deux marges, tels *Micromphalites* (Bathonien inférieur et moyen; Europe occidentale, Afrique du Nord, Sinaï, Arabie saoudite, Madagascar) et *Clydoniceras* (Bathonien moyen et supérieur; marge nord-téthysienne, de la France au Grand Caucase, Madagascar où il est rare, Collignon 1958).

L'analyse morpho-fonctionnelle de la coquille des Clydoniceratidae (Tintant *et alii.* 1982; Marchand *et alii.* 1985) suggère une adaptation en eaux très peu profondes. Cependant la valeur discriminante des taxons pour distinguer, soit la marge nord soit la marge sud téthysienne, est assez variable. Pour se faire, on peut utiliser des genres tel que *Thamboceras*, *Pseudoclydoniceras*, etc. ou seulement des espèces appartenant aux genres *Clydoniceras*, *Micromphalites*, etc.

b) *Les Proplanulitinae.* La famille des Perisphinctidae représente au Jurassique un complexe de 8 sous-familles évoluant entre le Bajocien moyen et le Kimméridgien. Les genres et espèces qui les composent sont en grande majorité des formes ubiquistes communes aux deux marges de la Téthys et présentant souvent un enroulement serpenticône et des sutures bien découpées. Cependant, la sous famille des Proplanulitinae ne répond pas à cette morphologie (tendance à l'enroulement platycône et sutures simplifiées); elle présente de plus une distribution géographique très particulière.

Au Callovien inférieur les représentants du genre *Proplanulites* et formes affines sont restreints aux plates-formes de la marge nord téthysienne (Angleterre, France, Suisse, Allemagne, Pologne). Au Callovien moyen le genre *Obtusicoelites* et formes affines n'existe que dans les régions indo-malgaches. Les citations et figurations de formes attribuées à ces deux genres (Ammanniasov 1962) en Turkménie sont erronées. Les caractéristiques morphologiques des Proplanulitinae suggèrent une adaptation à la vie sur les plates-formes peu profondes (Tintant *et alii.*

1982). Certains auteurs considèrent que cette sous-famille est caractéristique de la « province sub-boréale » au Callovien inférieur puis de la « province indo-malgache » au Callovien moyen (Enay et Mangold, 1982; Cariou *et alii.*, 1985). Or, compte-tenu du hiatus temporel qui existe entre les deux acnés, (plus d'une zone) les représentants des formes européennes et indo-malgaches n'auraient en réalité aucun rapport phylétique (Callomon et Donovan, 1981); les deux genres *Proplanulites* et *Obtusicosites*, avec leurs formes affines auraient acquis des morphologies convergentes en réponse à des conditions écologiques comparables (Thierry, 1987a,b). Bien que présentant des morphologies similaires, ils auraient donc eu des histoires évolutives différentes. Si cela est exact, leur emploi comme marqueurs soit de la marge nord téthysienne (*Proplanulites*) soit de la marge sud (*Obtusicosites*) est possible.

CONCLUSIONS.

Les quelques exemples présentés ici ont été choisis pour leur valeur démonstrative. Ils intéressent des taxons (familles ou genres, plus rarement espèces) dont la systématique est assez bien connue et qui illustrent à la fois les méthodes employées, leurs limites et les résultats obtenus. Il ressort de cet essai que chacun des taxons véhicule un ensemble d'informations originales dont le sens est souvent bien différent d'un groupe à l'autre. La répartition géographique de ces taxons peut soit apporter des informations aisément exploitables en termes de paléogéographie (ces taxons ont alors une histoire largement dépendante des événements géologiques), soit fournir essentiellement des données relatives aux paléoenvironnements. Si ces exemples se placent facilement dans l'une ou l'autre de ces deux catégories, il ne faut pas oublier que beaucoup de taxons fournissent des données plus ambiguës car il est souvent difficile de faire la part entre l'atavisme historique et les contraintes écologiques. En effet l'écologie, elle aussi, a une histoire et celle-ci peut se dérouler dans une région bien définie sans qu'il soit toujours nécessaire de faire intervenir des événements géologiques. Ainsi il nous semble que l'avenir des recherches en biogéographie dépend obligatoirement du décryptage de l'information souvent très complexe véhiculée par les patrons de distribution. Ce n'est qu'à ce prix qu'elles pourront fournir des arguments de toute première valeur pour confirmer, ou infirmer, des hypothèses palinspastiques opposées.

RÉFÉRENCES

- AMMANNIA SOV K. (1962). — Stratigraphie et ammonites des dépôts du Jurassique supérieur du Touar-Kyr. — *Inst. Géol. Acad. Nauk. — Turkmenskaya SSR, édit., Ashkabad*, 110 p.
- BADALUTA A. (1976). — Biostratigraphical precisions upon the Middle Jurassic series in Anina (zone Resita, Banat). *D.S. Inst. Geol. Bucuresti*, 62, 73-84.
- BARBULESCU A. (1979). — Céphalopodes de l'Oxfordien inférieur en Dobrodgea centrale. *Rev. Roum. géol., géophys. et géogr.*, 23 (1), 103-110.
- BLONDEL J. (1986). — Biogéographie évolutive. — Masson édit., Paris, 221 p.
- CALLOMON J.H. (1985). — The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae. — *Spec. Pap. in Palaeont.*, 33, 49-90.
- CALLOMON J.H. & DONOVAN D.T. (1981). — Classification of the Jurassic Ammonitina, in M.R. House and J.R. Senior Eds. "The Ammonoidea". — *Syst. Assoc. spec. vol.*, 18, 101-155.
- COLLIGNON M. (1958-1960). — Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar, (fasc. 1-4). — *Serv. géol. Madag. édit., Tananarive*.
- CARIOU E., CONTINI D., DOMMERGUES J.-L., ENAY R., GEYSSANT J.R., MANGOLD C. & THIERRY J. (1985). — Biogéographie des ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8, 1 (5), 679-697.
- DEBELMAS J. & SANDULESCU M. (1987). — Transformante nord-pennique et problèmes de corrélation palinspastique entre les Alpes et les Carpathes. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8, 3 (2), 403-408.
- DERCOURT J., ZONENSHAIN L.E., RICOU L.-E., KAZMIN V.G., LE PICHON X., KNIPPER A.L., GRANDJACQUET C., SBORSCHIKOV I.M., BOULIN J., SOROKHTIN O., GEYSSANT J., LEPVRIER C., BIJU-DUVAL B., SIBUET J.-C., SAVOSTIN L.A., WESTPHAL M. & LAUER J.-P. (1985). — Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20 000 000^e s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8, 1 (5), 637-652.
- DOMMERGUES J.-L., MARCHAND D., SAPUNOV I.G. & THIERRY J. (1987). — Les faunes d'ammonites du Jurassique bulgare : une confirmation paléobiogéographique de l'isolement relatif de la plate-forme moésienne. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8, 3 (4), 737-742.
- DOMMERGUES J.-L. & MARCHAND D. (1987). — Paléobiogéographie historique et écologique : application aux ammonites du Jurassique, in J. Kullmann and J. Wiedmann Eds. "2nd International Cephalopod Symposium- Cephalopods : present and past; Tübingen Juillet 1985", (sous presse).
- DOUVILLE H. (1916). — Les terrains secondaires dans le massif du Moghara à l'est de l'isthme de Suez : Paléontologie. *Mem. Acad. Sci. Paris*, (2) 54, 1-184.
- ENAY R. & MANGOLD C. (1982). — Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites au Jurassique. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 24 (5-6), 1 025-1 046.
- GE CZY B. (1973). — The origin of the Jurassic faunal provinces and the Mediterranean plate tectonics. — *Ann. Univ. Sci. Budapest*, 16, 99-114.
- GILL G., THIERRY J. & TINTANT H. (1985). — Ammonites calloviennes du Sud d'Israel : systématique, biostratigraphie et paléobiogéographie. — *Géobios*, 18 (6), 705-751.
- HAAS O. (1955). — Revision of Jurassic ammonites fauna of Mount Hermon. — *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 108 (1), 1-210.

- HAUG E. (1900). — Les géosynclinaux et les aires continentales. Contribution à l'étude des transgressions et des régressions marines. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3, 28, 617-711.
- KILIAN W. (1895). — Note stratigraphique sur les environs de Sisteron et contributions à la connaissance de terrains secondaires du Sud-Est de la France. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 3, 23, 659-803.
- KILIAN W. (1903). — La question du genre de vie des Ammonites. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4, 3, 668.
- KRISHNA J. & WESTERMANN G.E.G. (1985). — Progress report on the Middle Jurassic ammonites zones of Kachchh, W. India. — *Newsl. Stratigr.*, 14 (1), 1-11.
- LEWY Z. (1983). — Upper Callovian ammonites and Middle Jurassic Geological history of the Middle East. — *Geol. Surv. Israel*, 76, 1-56.
- LOMINADZE T.A. (1982). — Ammonites calloviennes du Caucase. — *Public. Acad. Sci. URSS* édit., 272 p.
- MARCHAND D. (1982). — Rôle des Ammonoïdés pour les reconstitutions paléogéographiques, paléobathymétriques et paléotectoniques. Exemples pris dans le Callovien et l'Oxfordien d'Europe occidentale. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 24, 1 017-1 023.
- MARCHAND D. (1986). — L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique (Callovien supérieur-Oxfordien moyen). Thèse Doctorat d'Etat, Dijon, 601 p.
- MARCHAND D., THIERRY J. & TINTANT H. (1985). — Influence des hauts-fonds sur la morphologie et l'évolution des Ammonoïdés. In « Colloque sur la géodynamique des seuils et des hauts fonds ». — *Com. Trav. Hist. et Scient. Bull. Sect. Sciences*, édit., 191-202.
- NEUMAYR M. (1872). — Über Jura-Provinzien. — *Verh. k.k. Geol. Reichsanst.*, 3, 54-57.
- NEUMAYR M. (1883). — Über klimatische zonen während der und Kreidezeit. — *Denkscht. Akad. Wiss. Wien (Min. Kl.)*, 47, 277 p.
- SAPUNOV I.G. (1976). — Ammonites stratigraphy of the Upper Jurassic in Bulgaria. I. Rock and Ammonites successions. — *Geologica Balc.*, 6 (3), 17-40.
- SINGH C.S.P., JAITLEY A.K. & PANDEY D.K. (1981). — First report of some Bajocian-Bathonian (Middle Jurassic) ammonoids and the age of the oldest sediments from Kachchh, W. India. — *Newsl. Stratigr.*, 11 (1), 37-40.
- THIERRY J. (1987a). — La répartition géographique des faunes d'ammonites : provincialisme et/ou écologie ? L'exemple du Callovien inférieur et moyen (Jurassique moyen) en France, in J. Kullmann and J. Wiedmann Eds. "2nd International Cephalopod Symposium-Cephalopods: present and past; Tübingen Juillet 1985", (sous presse).
- THIERRY J. (1987b). — Structure and Palaeogeography of the western Tethys during the Jurassic : tests based on ammonite Palaeobiogeography. — in M.G. Audley-Charles and A. Hallam Eds. "Gondwana and Tethys", Geol. Soc. and Oxford Univ. Press, 225-234.
- TINTANT H., MARCHAND D. & MOUTERDE R. (1982). — Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdés : les radiations adaptatives du Lias. — *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7, 24 (5-6), 951-961.
- UHLIG V. (1911). — Die marinen Reiche des Jura und der Unterkreide. — *Mitt. Geol. Ges. Wien*, 4 (3), 329-448.
- VÖRÖS A. (1984). — Lower and middle Jurassic Brachipod provinces in the Western Tethys. — *Ann. Univ. Scient. Budap. R. Eötvös, geol.*, 24, 207-233.
- WALLEY C.D. (1983). — The palaeoecology of the Callovian and Oxfordian strata of Majdal Shams (Syria) and its implications for Levantine palaeogeography and tectonics. — *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.*, 42, 323-340.

Manuscrit déposé le 24 juillet 1987
 accepté le 20 novembre 1987