

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 75 (1980-1981)
Heft: 359

Artikel: Association virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles : un exemple intéressant
Autor: Guex, Jean
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-277792>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

BULLETIN N° 255 des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique
et du Musée géologique de l'Université de Lausanne

Associations virtuelles et discontinuités dans la distribution des espèces fossiles: un exemple intéressant¹

PAR

JEAN GUEX²

Résumé. – La présente note est un exemple d'application du modèle biochronologique théorique de GUEX (1980). Son but est de montrer: 1) comment on peut détecter des remaniments sur la base de critères strictement biochronologiques et 2) comment on peut mettre en évidence des associations virtuelles potentiellement intéressantes d'un point de vue paléontologique après avoir détecté ces remaniements. Les très belles données biostratigraphiques et taxonomiques publiées par DROBNE (1977) sur la distribution des alvéolines ilerdiennes de Yougoslavie sont utilisées comme modèle.

L'analyse de ces données permet d'établir que les alvéolines du niveau 5 de Fatjehrib (DROBNE, 1977, p. 87) montrent une distribution biochronologique anormale: le fait que ces alvéolines sont remaniées est confirmé par DROBNE (*op. cit.* p. 83). Après avoir éliminé l'échantillon qui contient cette faune remaniée, on cherche les associations virtuelles (non observées) entre les espèces: cette recherche conduit à la mise en évidence de 21 couples d'espèces qui auraient virtuellement coexisté. Sur ces 21 couples virtuels déductibles des observations détaillées faites par DROBNE en Yougoslavie, 9 correspondent à des couples réels, observés par HOTTINGER (1960) dans les Pyrénées. Le résultat le plus intéressant concerne la distribution biochronologique de l'espèce *Alveolina laxa* HOTTINGER: en Yougoslavie cette espèce semble (en première analyse) n'exister que dans la partie inférieure de la zone à *Moussoulensis* (Ilerdien moy.). Or on peut montrer qu'elle a virtuellement coexisté avec la totalité des espèces de cette zone. Cette conclusion est confirmée par les observations que HOTTINGER (1960) a faites dans les Pyrénées où *A. laxa* a été trouvée dans la zone à *Corbarica*, immédiatement adjacente à la zone à *Moussoulensis*.

D'autre part, l'étude théorique présentée ici implique des corrélations identiques à celles de DROBNE; elle illustre ainsi la rigueur de l'analyse empirique conduite par cet auteur.

¹Travail effectué dans le cadre du projet 2.024.078 du Fonds national suisse de la recherche scientifique et publié dans le cadre du projet I.G.C.P. N° 148.

²Institut de Géologie, Palais de Rumine, Lausanne.

INTRODUCTION

Considérons une espèce *x* et une séquence de trois zones A, B et C. Si *x* existe dans A et C mais pas dans B, on dira que *x* montre une distribution biochronologique discontinue ou «anormale». Une telle discontinuité peut être interprétée de deux manières:

- 1) *x* est absent dans B par lacune documentaire ou
- 2) *x* n'a pas vécu au cours de l'intervalle de temps correspondant à la zone B et sa présence dans C est due à un remaniement (homéomorphies: cf. annotation 4, p. 195).

Dans le premier cas, *x* a virtuellement coexisté avec l'ensemble des espèces appartenant à B: cette coexistence virtuelle (=non observée) est intéressante d'un point de vue paléontologique.

Dans le deuxième cas, la coexistence virtuelle de *x* avec les espèces de B n'est qu'apparente et sa coexistence «artificielle» avec celles de C ne présente aucun intérêt paléontologique. En outre, la non-reconnaissance du remaniement peut conduire à des conclusions évolutives fausses dès lors que l'on étudie le statut phylogénétique de *x*.

La détection des anomalies de distribution biochronologique des espèces fossiles interprétables en termes de remaniement (ou d'homéomorphie: cf. annotation 4) est un problème stratigraphique non trivial lorsqu'on ne dispose d'aucun critère sédimentologique direct (resédimentation, détérioration physique des fossiles etc.) qui permette de les établir avec certitude.

Un ensemble de procédures permettant de détecter les coexistences virtuelles a été décrit récemment par l'auteur (GUEX, 1980). Une méthode simple conduisant à la mise en évidence des anomalies dans la distribution biochronologique des espèces est également donnée dans cette étude (*op. cit.* p. 124). Aucun exemple réel n'y est cependant analysé. Pour qu'un tel exemple soit valable, deux conditions sont requises: perfection taxonomique et exactitude des données biostratigraphiques. Ces conditions sont remplies par les recherches de DROBNE (1977), utilisées ici comme modèle.

La présente note est un complément illustrant les résultats abstraits publiés par GUEX (1980): la lecture de ce travail nécessite donc l'étude préalable de ces résultats car les détails techniques des opérations effectuées ci-dessous ne seront pas redécrits ici.

LES ALVÉOLINES ILERDIENNES DE YOUGOSLAVIE

Une très belle étude taxonomique des alvéolines du Paléogène de Yougoslavie a été publiée récemment par DROBNE (1977). La qualité des identifications spécifiques et la précision des données biostratigraphiques de base permettent d'utiliser cet ouvrage comme modèle pour montrer comment on peut détecter des remaniements et mettre en évidence des coexistences d'espèces à l'aide des procédures logiques simples décrites par l'auteur en 1980.

Pour des raisons pratiques, la discussion sera d'abord limitée à l'analyse des relations entre les alvéolines ilerdiennes qui montrent la distribution géographique la plus vaste sur l'ensemble du territoire étudié par DROBNE (cf. annotation 5). Ces espèces sont les suivantes:

- | | | |
|----------------------------|---------------------------|----------------------------|
| 1) <i>A. moussoulensis</i> | 6) <i>A. pisiformis</i> | 11) <i>A. dedolia</i> |
| 2) <i>A. aramaea</i> | 7) <i>A. pasticillata</i> | 12) <i>A. subpyreneica</i> |
| 3) <i>A. solida</i> | 8) <i>A. leupoldi</i> | 13) <i>A. laxa</i> |
| 4) <i>A. globosa</i> | 9) <i>A. montanarii</i> | 14) <i>A. guidonis</i> |
| 5) <i>A. avellana</i> | 10) <i>A. aragonensis</i> | 15) <i>A. decipiens</i> |

La distribution stratigraphique locale de ces espèces est schématisée dans la figure 1 qui montre uniquement les relations d'association et de superposition observées localement entre les espèces. Cela revient à considérer seulement les «horizons locaux» *sensu* GUÉX 1978-b (in DAVAUD & GUÉX, p. 582). Les identifications considérées comme incertaines par DROBNE (cf. ou *aff.* in DROBNE 1977) ont été omises.

Ces informations sur les relations stratigraphiques observées permettent de construire le graphe biostratigraphique G (fig. 2-a). Elles sont intro-

P	ECH.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	K
I	5 7 8 11		1					1					1				4 1
II	23 20 16 7	1				1	1		1	1	1			1			5 4 3 2
III	21 19 15 14 13 12 8								1	1				1	1		5 5 4 4 3 2 1
IV	5/2 5/1 6/1 6/2			1					1	1		1	1		1		5 5 4 4
V	48 26			1													45 12
VI	8/1 7/4 7/3 7/1				1					1						1	5 4 3
VII	4 8 5 3				1			1						1	1		3 2 1
VIII	53 46 36 34 33 20									1					1		5 5 3 3 1
IX	12 4					1					1	1				1	4 4
X	8 7 1-b							1					1	1			4
XI	p.92										1	1			1		5

Fig. 1. Données biostratigraphiques de base (DROBNE, 1977)

P: profils stratigraphiques:

I: Fatji hrib (DROBNE, p. 87)

II: Dane près Divaca (DROBNE, p. 89)

III: Veliko Gradisce (DROBNE, p. 90)

IV: Ritomece près Gradisce (DROBNE, p. 91)

V: Podgorje (DROBNE, p. 101)

VI: Podgrad-Hrusica (DROBNE, p. 92)

VII: Kozina-Socerb (DROBNE, p. 95)

VIII: Golez (DROBNE, p. 97)

IX: Zbernica (DROBNE, p. 103)

X: Dane-Istrie (DROBNE, p. 104)

XI: Jelsane (échantillon isolé: DROBNE, p. 92)

Ech: échantillons correspondant aux niveaux de DROBNE

K: cliques maximales identifiables dans les profils (solution II, p. 186)

1-15: liste des espèces (cf. texte)

duites dans la matrice $A=(a_{ij})$ associée à G (fig. 2-b). (procédure in GUEx, 1980, p. 116; cf. également annotation 3, p. 194).

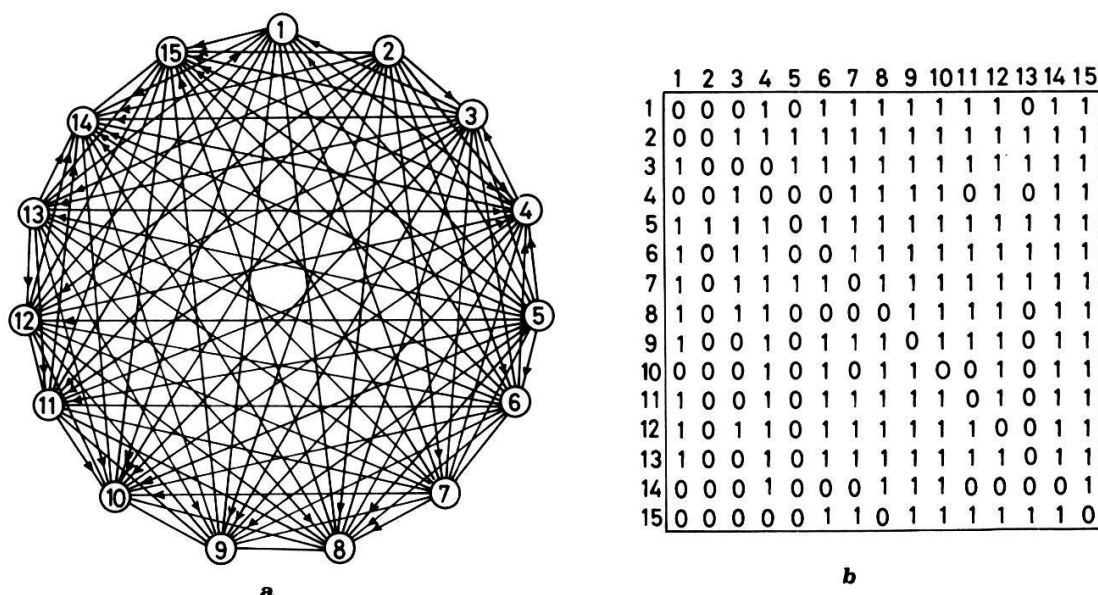


Fig. 2.

- a) Graphe G montrant les relations stratigraphiques entre les espèces dont la distribution locale est schématisée dans la figure 1.
 b) Matrice A , associée à G : l'entrée a_{ij} vaut 1 si l'espèce i se trouve au-dessous de j ou au même niveau que j , et 0 sinon.

Dans le chapitre I qui suit, on commence par montrer ce que donne une application globale du modèle théorique de GUEx (1980), en suivant de près (moyennant certaines simplifications) les procédures analytiques qui y sont décrites. Cette première analyse permet d'établir directement les corrélations entre les profils stratigraphiques et de mettre en évidence les discontinuités dans la distribution biochronologique de certaines espèces. Dans le chapitre II on montre qu'une application partielle de ce modèle (omission de la destruction préalable des cycles Z_4 et des circuits semi-orientés S_3) implique un plus grand nombre de manipulations des données, mais conduit essentiellement au même résultat biochronologique.

Après avoir établi les corrélations et éliminé les échantillons remaniés, on cherche finalement les associations virtuelles qui présentent un intérêt paléontologique potentiel (chapitre III).

I. TRAITEMENT GLOBAL DES DONNÉES

a) Destruction des cycles Z_4 et des circuits semi-orientés S_3 (définitions et méthode: GUEx, 1980, p. 119-120).

Les cycles Z_4 et les circuits semi-orientés S_3 sont détectés à l'aide des procédures décrites récemment (cf. également annotation 1, p. 194): une première manipulation fait apparaître 10 Z_4 et 11 S_3 (fig. 3-a et b).

Ces cycles et circuits semi-orientés sont détruits par adjonction d'arêtes dans G selon le principe décrit in GUÉX 1980, p. 119, 120. En répétant l'opération on trouve encore $2 Z_4$ de deuxième génération (après introduction dans G des arêtes virtuelles trouvées au cours de la première manipulation): fig. 3-c.

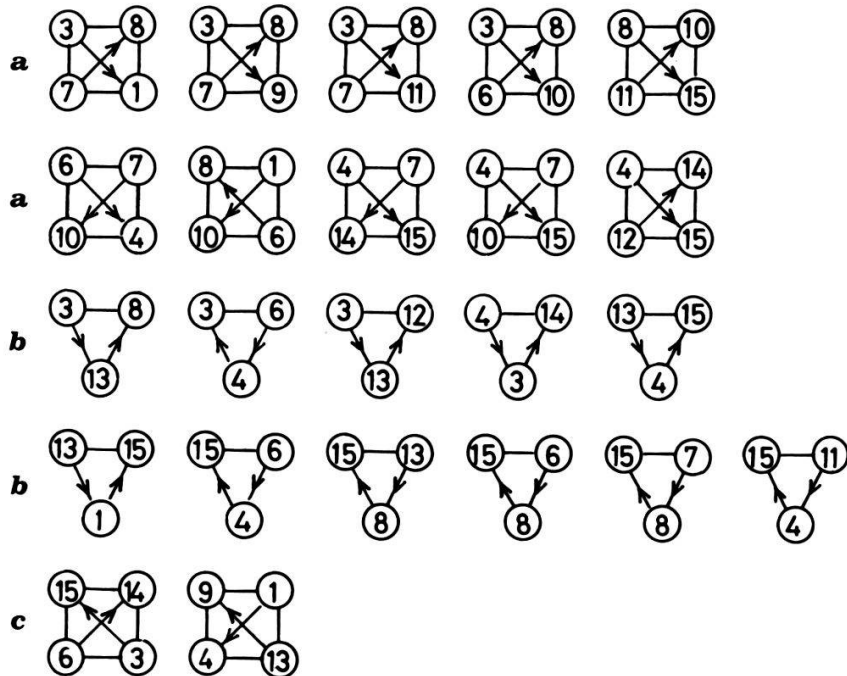
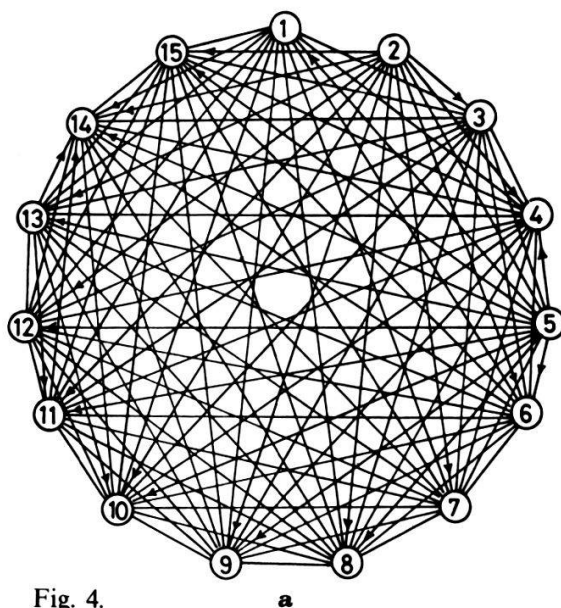


Fig. 3.

a) Z_4 de première génération b) S_3 de première génération c) Z_4 de deuxième génération

Les arêtes virtuelles ainsi déduites sont ajoutées au graphe biostratigraphique de départ (on remplace les arcs de G par les arêtes virtuelles déduites). On obtient ainsi un graphe G' (fig. 4-a) dont $A' = (a'_{ij})$ (fig. 4-b) est la matrice associée.



	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
3	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
4	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
8	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
9	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
10	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
11	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1
12	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
13	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
14	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1
15	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0

b

Fig. 4.

a) Graphe G'

b) Matrice A'

b) *Cliques maximales* (GUEX, 1980, p. 120)

Les cliques maximales de ce graphe G' sont déterminées algorithmiquement: il y en a 5, numérotées provisoirement K_1 à K_5 . La matrice d'incidence cliques maximales-espèces est illustrée dans la figure 5-a qui montre également les espèces/couples d'espèces caractéristiques de chacune de ces cliques (cf. annotation 2).

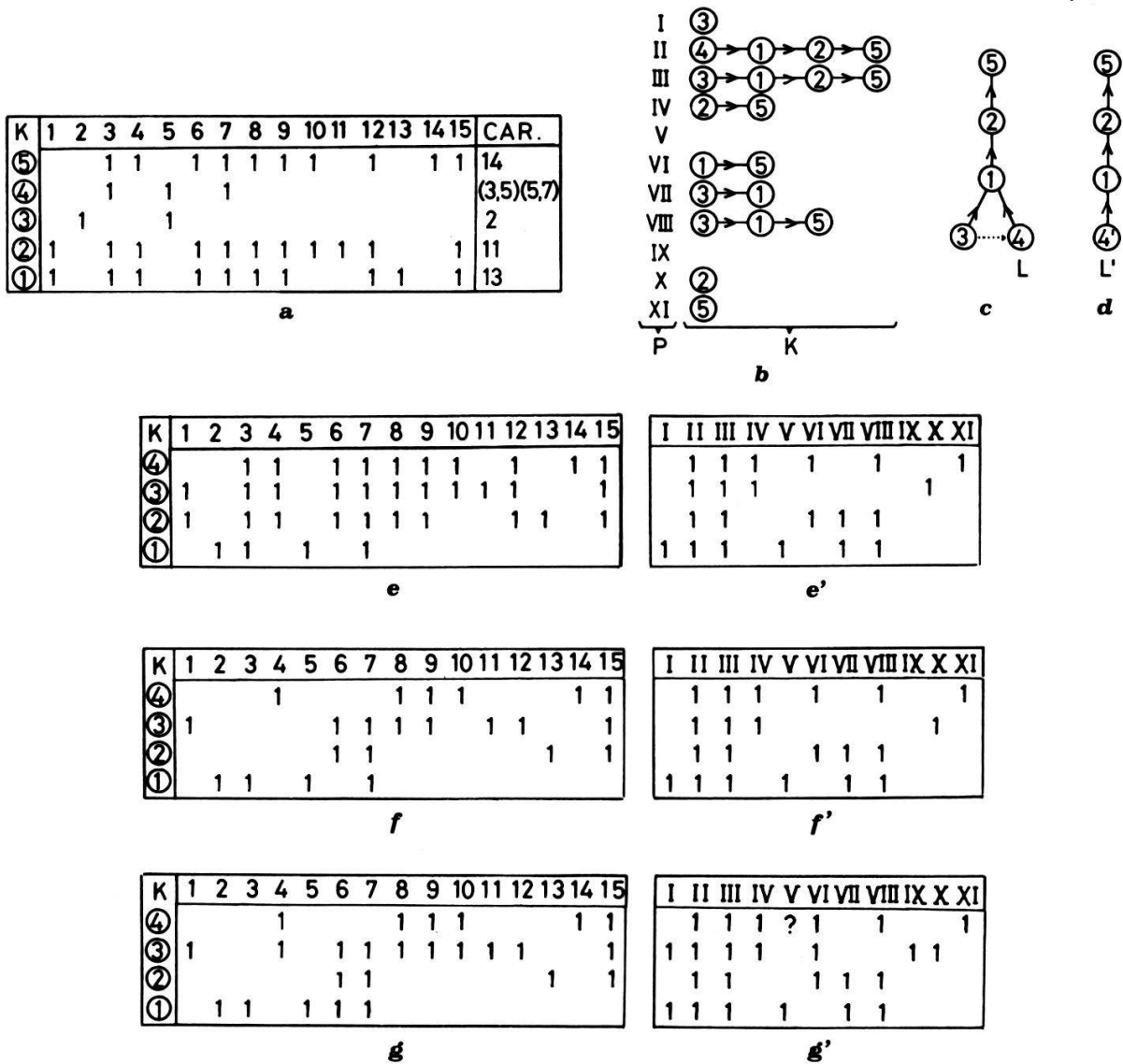


Fig. 5.

- a) Matrice d'incidence non ordonnée K_i -espèces. CAR.: ensemble des espèces/paires d'espèces caractéristiques de chacune des K_i
- b) P: profils I à XI
K: K_i identifiables dans ces profils
- c) Graphe G_k . L: plus longue chaîne de K_i (= 4 à 5) dans G_k .
La flèche pointillée indique que K_3 va être unie à K_4
- d) Graphe G_k modifié. L': chaîne de K_i ordonnées
- e) Matrice M
- e') Matrice d'incidence profils- K_i identifiables
- f) Matrice M'
- f') Matrice d'incidence profils- K_i identifiables (identique à la figure 5-f')
- g) Matrice M''
- g') Matrice d'incidence profils- K_i identifiables (cf. texte)

c) *Identification des cliques maximales dans les profils stratigraphiques et construction du graphe G_k* (GUEx 1980, p. 122)

L'ordre de succession stratigraphique de ces cliques peut être établi en les identifiant dans les profils stratigraphiques à l'aide des espèces qui les caractérisent (espèces/paires simpliciales: cf. annotation 2, p. 194). Le résultat de cette procédure d'identification est donné dans le tableau ci-contre (fig. 5-b). Partant des relations de superposition entre les cliques maximales identifiables localement (fig. 5-b) on peut directement construire le graphe G_k qui montre les relations séquentielles entre ces cliques (fig. 5-c). Ce graphe indique que la relation entre K_3 et K_4 (situées en position stratigraphique inférieure extrême) est indéterminée: ces 2 cliques sont groupées (critères: cf. GUEx 1980, pp. 123, 124). On obtient ainsi 4 cliques dont l'ordre stratigraphique est établi de manière univoque (fig. 5-d).

Rebaptisons les K_1 à K_4 selon leur ordre stratigraphique. Notons M la matrice d'incidence ordonnée K_i -espèces (fig. 5-e). Cette matrice possède la propriété des 1 consécutifs: elle est donc associée à un graphe d'intervalle. La figure 5-e' montre dans quelles localités les intervalles correspondants aux K_i sont identifiables. Avant d'interpréter ces tableaux en termes de séquence chronologique, il est nécessaire de détecter les espèces dont la distribution stratigraphique locale (fig. 1) ne correspond pas exactement avec la distribution inférée par la matrice M .

d) *Recherche des discontinuités et interprétation chronologique* (GUEx, *op. cit.* p. 124)

Notons X_{K_i} l'union des contenus spécifiques de l'ensemble des niveaux attribuables à une clique maximale K_i donnée (exemple: $X_{K_2} = \{6, 7, 13, 15\}$).

Dans une première étape on retire de K_i toutes les espèces qui ne se trouvent pas dans X_{K_i} (exemple: les espèces 1, 3, 4, 8, 9, 12 sont retirées de K_2): on obtient une matrice d'incidence M' (fig. 5-f) dans laquelle la totalité des associations observées n'apparaît pas forcément.

Cette procédure d'élimination doit permettre la mise en évidence d'éventuelles discontinuités dans la distribution biochronologique des espèces (recherche des remaniements: cf. GUEx, 1980, p. 124).

Dans le cas présent, les associations réelles (observées) suivantes ont disparu dans la matrice M' :

- Dans la coupe III on observe l'association (3, 6) au-dessous de l'espèce 13, caractéristique de K_2 . L'insertion de cette association dans K_1 n'induit pas de discontinuités dans la distribution des espèces 6 et 3 inférée par la matrice M' : on les ajoute donc à K_1 .
- Dans le profil I, l'association (3, 8) est observée au-dessus des espèces 4, 7 et 12. Sa réintroduction dans la matrice M' induirait une forte discontinuité dans la distribution de l'espèce 3 (absence de 3 dans les

intervalles correspondant à K_2 et K_3 qui sont identifiables de manière reproductible). On soupçonne donc que le niveau ayant livré cette association (profil I, niveau 5) contient une faune remaniée et on n'en tient pas compte.

- Dans la coupe I, les associations (4, 12) et (4, 7) sont observées au-dessus de l'espèce 6 qui est elle-même associée à (7, 12) dans le profil II: on peut donc introduire l'espèce 4 dans K_3 sans induire de discontinuités dans la distribution de 4.
- Dans la coupe IX, les associations (10, 6) et (10, 12) sont observées au-dessus de l'espèce 15 qui est elle-même associée à 10 et 12 dans les profils III et IV: on peut donc réintroduire l'espèce 10 dans K_3 sans induire de discontinuités dans sa distribution inférée.

La réintégration de ces associations réelles dans la matrice M' nous donne une nouvelle matrice M'' (fig. 5-g) dont les cliques maximales K_1 à K_4 sont caractérisées par certaines associations nouvelles: en particulier K_3 , nouvellement caractérisée par les espèces 1 et 12, devient ainsi identifiable dans les coupes I, VI et IX (fig. 5 g').

Il est maintenant intéressant de voir ce que donne une application partielle des procédures décrites par GUEx 1980 en omettant complètement la recherche préalable des arêtes virtuelles impliquées par les cycles Z_4 et les circuits semi-orientés.

II. TRAITEMENT PARTIEL DES DONNÉES

a) Calcul des cliques maximales de G

La détermination algorithmique des cliques maximales de G en fait apparaître 13, numérotées provisoirement K_1 à K_{13} . La matrice d'incidence cliques maximales-espèces (non ordonnée) ainsi établie est illustrée dans la figure 6-a et les espèces/paires d'espèces caractéristiques de ces cliques sont indiquées à droite de ce tableau: on voit que K_{13} n'est pas caractérisée (elle ne sera donc identifiable nulle part). Cette clique peut être unie à K_9 selon le critère établi in GUEx 1980, p. 124: formule de réintégration des cliques maximales dont les relations d'adjacence sont indéterminées: K_9 est rebaptisée $K_{9,}$.

b) Identification des K_i dans les profils et construction du graphe G_k

Le résultat de la procédure d'identification locale des K_i est donné dans la figure 6-b. Les relations stratigraphiques locales entre les K_i identifiables dans les profils permettent de construire directement le graphe G_k selon les critères appliqués plus haut (p. 185): ce graphe est illustré dans la figure 6-c.

Les cliques K_2 , K_6 , K_8 , K_{11} et K_{12} ont une position indéterminée par rapport à celles qui se trouvent dans la plus longue chaîne de G_k , notée L

(GUEX, 1980, p. 123). En appliquant la technique d'intégration de ces cliques à L (*loc. cit.* p. 124), on est amené à unir K_2 à K_7 , K_{11} et K_{12} à K_5 , et K_8 à $K_{11} \cup K_{12} \cup K_5$. Selon cette technique K_6 ne peut pas être intégrée à L: on la laisse provisoirement de côté.

On obtient ainsi une séquence L' de 7 cliques (fig. 6-d) ordonnées de manière univoque: ces cliques sont rebaptisées K_1 à K_7 .

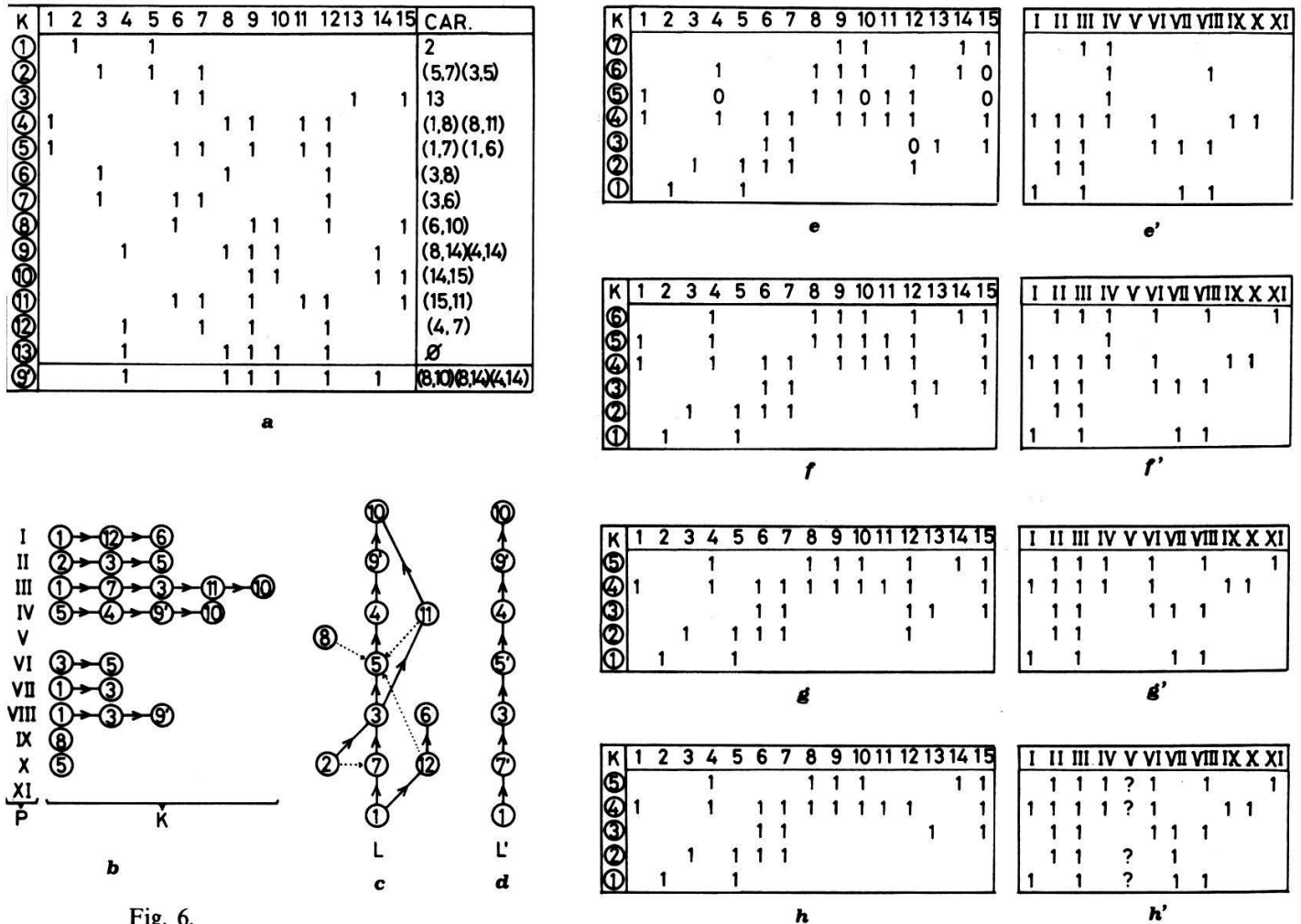


Fig. 6.

- Matrice d'incidence non ordonnée K_i -espèces. CAR.: ensemble des espèces/paires d'espèces caractéristiques des K_i
- P: Profils I à XI
K: K_i identifiables dans les profils
- Graphe G_K . L: plus longue chaîne de K_i dans G_K (K_1 à K_{10}).
Les flèches pointillées indiquent à quelle K_i de L les K_i qui ne sont pas dans L vont être unies.
- G_K modifié. L': chaîne de K_i ordonnée
- Matrice M
- Matrice d'incidence profils- K_i identifiables dans ces profils
- Matrice M'
- Matrice d'incidence profils- K_i identifiables (modifiée)
- Matrice M''
- Matrice d'incidence profils- K_i identifiables (modifiée)
- Matrice M'''
- Matrice d'incidence profils- K_i identifiables (modifiée et finale): les intervalles stratigraphiques correspondant à ces K_i dans les profils de DROBNE sont indiqués dans les colonnes K de la figure 1.

La matrice d'incidence ordonnée cliques maximales-espèces sera appelée M (fig. 6-e). Les profils dans lesquels ces cliques sont identifiables sont indiqués dans le tableau situé à droite de M (fig. 6-e'). On voit que la matrice M ne possède pas la propriété des 1 consécutifs: on la lui donne en remplaçant par des 1, dans les colonnes, les 0 intercalés entre des 1 (*i. e.*: on introduit les espèces 4, 10 et 15 dans K_5 , 15 dans K_6 et 12 dans K_3): K_7 n'est alors plus maximale (elle devient un sous-ensemble de K_6) et disparaît.

On obtient ainsi une matrice modifiée M' (fig. 6-f). La figure 6-f' montre que K_5 n'est identifiable que dans une seule localité: elle ne possède donc aucune utilité potentielle pour faire des corrélations: on peut l'unir à K_4 en utilisant le même critère d'intégration que celui qui a été appliqué aux cliques n'appartenant pas à L (cf. GUEx, 1980, p. 123): ceci nous donne une nouvelle matrice M'' dont les K_i sont rebaptisées K_1 à K_5 (fig. 6-g).

c) Recherche des discontinuités

L'application de la procédure utilisée plus haut pour détecter les discontinuités dans la distribution biochronologique des espèces (p. 185, point d) conduit à retirer l'espèce 12 des cliques K_2 , K_3 et K_5 .

Cela modifie la matrice M'' (fig. 6-g) en une matrice réduite M''' (fig. 6-h) dont les intervalles correspondants aux K_i identifiables dans les profils stratigraphiques sont indiqués dans la figure 6-h'. Ces opérations terminées, il reste à situer la clique K_6 (fig. 6-c) de G_k , non intégrable à L et omise jusqu'ici. Cette clique maximale (caractérisée par le couple (3, 8)) est identifiable dans le profil I. Elle se situe stratigraphiquement au-dessus des espèces 4, 7 et 12.

On peut l'interpréter de deux manières: soit l'espèce 3 est virtuellement compatible avec les espèces appartenant à K_4 ; soit elle se situe localement au-dessus de K_4 . Dans un cas comme dans l'autre on voit que l'espèce 3 montre une distribution biochronologique nettement discontinue puisqu'elle n'apparaît nulle part dans l'intervalle correspondant à K_3 . Or cet intervalle est identifiable de manière reproductible. On peut par conséquent supposer que le niveau dont le contenu est caractéristique de K_6 est remanié et éliminer K_6 définitivement.

Il vaut la peine de souligner le fait que cette conclusion est fondée sur des critères purement biochronologiques. Or elle est confirmée par les observations sédimentologiques de DROBNE (*op. cit.* p. 83): les alvéolines du niveau Fh-5 (profil I) sont décortiquées et arrondies et elles sont probablement remaniées.

d) Interprétation chronologique

1. Première étape de corrélations.

Remarquons tout d'abord que la solution globale (I: p. 182) et la solution

partielle (II: p. 186) conduisent à un résultat biochronologique équivalent: la seule différence réside dans le fait que la clique K_1 de la solution I (fig. 5-g) correspond à l'union des cliques K_1 et K_2 de la solution II (fig. 6-h). La deuxième solution préserve néanmoins l'exclusion mutuelle entre l'espèce 2 et les espèces 3, 6 et 7, potentiellement significative d'un point de vue biochronologique.

Pour cette raison, les niveaux des profils stratigraphiques locaux (fig. 1) sont corrélés à l'aide de la séquence de K_i obtenue dans la solution II. L'attribution de ces niveaux aux intervalles correspondant aux cliques K_1 à K_5 de la figure 6-h est indiquée dans les colonnes K de la figure 1. La reproductibilité relative de l'identifiabilité de ces intervalles peut être déduite immédiatement de la figure 6-h'.

2. Utilité biochronologique éventuelle de certaines espèces omises jusqu'ici.

On a dit au début de cette note qu'en pratique il était plus simple d'aborder le problème en le limitant à l'analyse des relations entre les espèces montrant la distribution géographique la plus vaste sur le territoire étudié par DROBNE (d'où un choix restreint à 15 espèces sur un total d'une trentaine). Cette décision préalable peut naturellement conduire à l'omission d'espèces potentiellement utiles d'un point de vue biochronologique. La détection de telles omissions est fort simple:

Une fois que les profils stratigraphiques locaux ont été corrélés à l'aide des intervalles significatifs (K_1 à K_5 de la fig. 6-h) mis en évidence plus haut, il suffit de revenir aux documents de base établis et publiés par DROBNE (*op. cit.*). On examine alors le contenu de chaque intervalle (K_1 - K_5) dans chacun des profils pour voir si certaines espèces occupent une position stratigraphique constante par rapport à ces intervalles. On constate ainsi immédiatement que 3 espèces présentent un intérêt biochronologique potentiel:

1) *A. primavaea*: toujours située au-dessous de l'intervalle correspondant à K_1 dans les profils II, V et VIII: la prise en considération de *A. primavaea* implique l'existence d'une clique maximale K_0 , située au-dessous de K_1 et caractérisée intégralement par cette espèce.

2) *A. daniensis*: partout restreinte à l'intervalle correspondant à K_2 dans les profils II, III et VIII. *A. daniensis* caractérise donc aussi K_2 .

3) *A. fornasinii*, mutuellement exclusive (et toujours située au-dessus) des espèces 4, 8 et 15 dans les profils II et IV: la prise en considération de l'espèce *A. fornasinii* implique l'existence d'une clique maximale nouvelle K_6 , située au-dessus de K_5 . K_6 est caractérisée par *A. fornasinii* et elle contient les espèces 9, 10 et 14. De ce fait K_5 devient caractérisée par les couples (4, 14), (8, 14) et (15, 14).

Les corrélations impliquées par les déductions ci-dessus sont essentiellement identiques à celles de DROBNE (*op. cit.*). Dans la figure 7 on montre

l'équivalence des zones et niveaux informels utilisés par DROBNE avec les intervalles correspondant aux cliques K_0 à K_6 déduits ici: cette équivalence est stricte: elle illustre sans ambiguïté la rigueur de l'analyse empirique conduite par DROBNE.

ILERDIEN	SUP	TREMPINA	7	K 6
	MOY	CORBARICA	6	K 5
		MOUSSOULENSIS	5	K 4
			4	K 3
	INF	ELLIPSOIDALIS	3	K 2
		CUCUMIFORMIS	2	K 1
		PRIMAVAEA	1	K 0
		<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>

Fig. 7.

- a) Biozones de HOTTINGER (1960)
 b) Niveaux informels 1 à 7 utilisés par DROBNE 1977
 c) Correspondance entre ces niveaux et les K_i de la solution II (p. 187-189).

III. ASSOCIATIONS VIRTUELLES

Les associations virtuelles induites par des remaniements (homéomorphies: cf. annotation 4) sont non seulement dénuées d'intérêt paléontologique; elles peuvent également être source d'erreurs variées. Dans l'exemple analysé ici, il est donc nécessaire d'éliminer des données l'échantillon qui contient une faune remaniée (éch. 5, profil I; fig. 1).

Cette élimination nous conduit à modifier le graphe biostratigraphique G (fig. 2-a) et sa matrice associée (fig. 2-b). Cette modification concerne la relation stratigraphique entre les couples d'espèces (3, 4), (3, 8), (4, 8) et (3, 12): l'association (3, 8) disparaît; les relations (3, 8) et (3, 4) deviennent indéterminées (*i.e.*: $a_{ij}=a_{ji}=0$ dans la matrice associée au graphe G); l'espèce 8 se situe stratigraphiquement au-dessous de 4 et l'espèce 3 se situe stratigraphiquement au-dessous de 12.

Le graphe G'' (= G modifié) et sa matrice associée sont illustrés dans les figures 8-a et 8-b. Cette matrice peut maintenant être utilisée pour détecter les cycles Z_4 et les circuits semi-orientés S_3 , interprétables en termes de coexistences virtuelles éventuellement intéressantes d'un point de vue paléontologique: une première manipulation fait apparaître 7 Z_4 et 8 S_3 de première génération (fig. 9-a et 9-b) et une deuxième manipulation fait apparaître 4 Z_4 de deuxième génération (fig. 9-c). Les arêtes virtuelles impliquées par ces structures sont ajoutées à G'' : le sous-graphe de G'' contenant uniquement ces arêtes virtuelles est illustré dans la figure 10.

Sur les 21 couples virtuels déductibles des observations détaillées faites par DROBNE en Yougoslavie, 9 correspondent à des couples réels observés

par HOTTINGER (1960, p. 182, 196, 197 et tableau I) dans les Pyrénées: ces couples virtuels, dont la réalité est démontrable en dehors du territoire étudié par DROBNE, sont indiqués par des traits gras dans la figure 10.

Les couples virtuels déduits à l'aide de nos critères logiques et qui sont explicitement ou implicitement mentionnés par DROBNE (1977, texte et fig. 83) sont indiqués par des traits fins dans cette même figure (inutile de souligner le fait que les informations de HOTTINGER sont parfaitement connues de DROBNE...).

La signification des 2 couples virtuels réellement nouveaux déduits ici ((7, 14) et (12, 14): traits interrompus dans la figure 10) ne peut pas être confrontée aux données de la littérature classique car l'espèce 14 est nouvelle (créée par DROBNE en 1977). Une persistance du couple (12, 7) dans l'intervalle recouvert par l'espèce 14 (ou inversement une apparition plus précoce de l'espèce 14 dans l'intervalle recouvert par le couple (12, 7)) ne présente néanmoins pas le caractère d'une hypothèse déraisonnable.

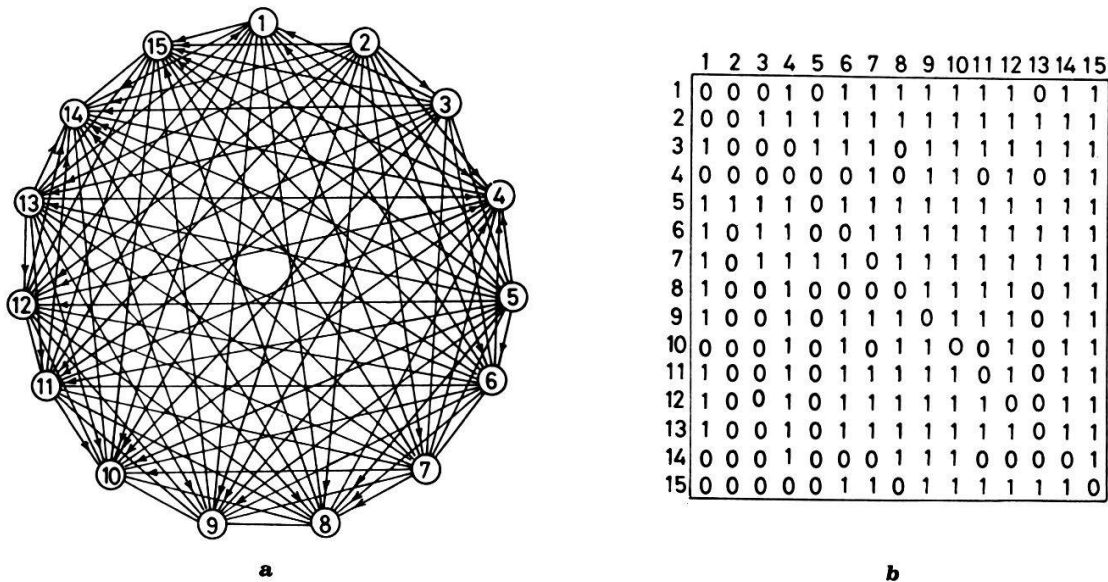


Fig. 8.

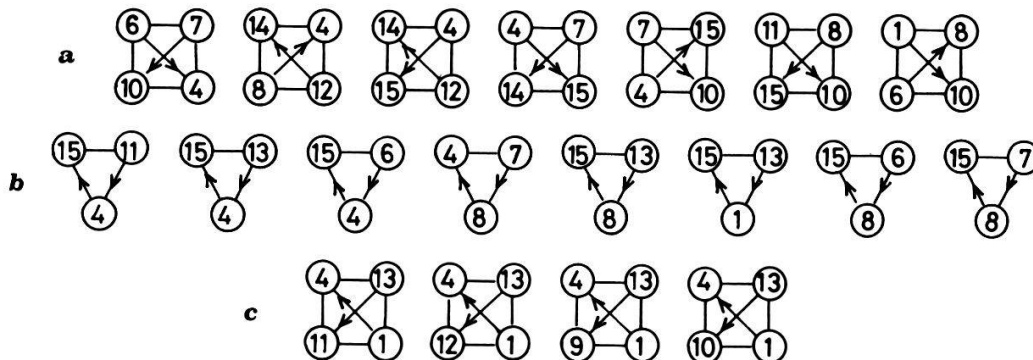
a) Graphe G'' b) Matrice A'' , associée à G'' 

Fig. 9.

a) Z_4 de première génération b) S_3 de première génération c) Z_4 de deuxième génération

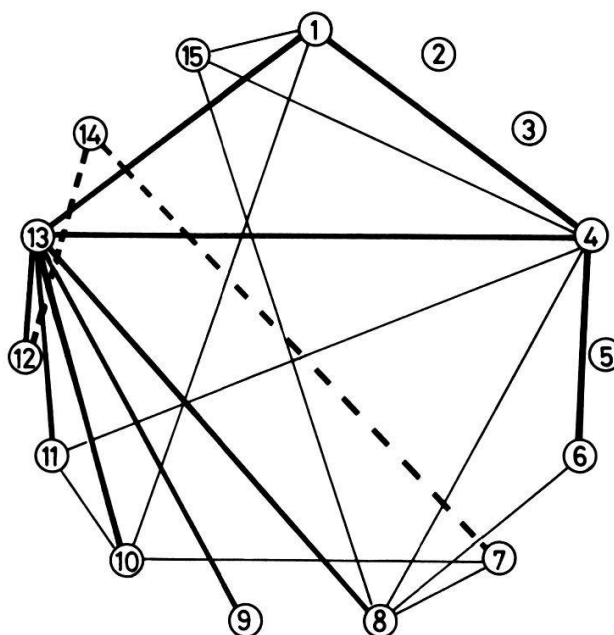


Fig.10. Sous-graphe de G'' modifié montrant uniquement les arêtes virtuelles déduites de l'interprétation des Z_4 et des S_3 illustrés dans la figure 9. Discussion: cf. texte.

CONCLUSIONS

I. Associations virtuelles et remaniements

On pense avoir démontré concrètement que les procédures abstraites décrites par GUEx (1980) sont efficaces pour détecter des remaniements et des associations virtuelles:

a) la seule faune remaniée (éch. 5, profil I, fig. 1) reportée par DROBNE dans ses profils stratigraphiques est immédiatement détectable selon nos critères.

b) 42 % des associations virtuelles déduites des données de base publiées par DROBNE correspondent à des associations réelles observées en dehors du territoire qu'elle a étudié.

c) 90 % de ces associations virtuelles sont confirmées si l'on réunit les déductions empiriques de DROBNE et les observations de HOTTINGER (1960).

d) le 10 % restant (= 2 couples) ne peut pas être confronté aux données de la littérature classique, mais il ne semble pas déraisonnable de supposer que sa réalité sera confirmée un jour.

Ces conclusions sont encourageantes pour la raison suivante: il y a lieu de penser que les investigations de terrain conduites par DROBNE ont été extensives et que les résultats publiés par elle ne pourront guère être améliorés par des investigations nouvelles en Yougoslavie.

Or la présente analyse montre que sur la base de résultats biostratigraphiques et taxonomiques précis, on peut facilement augmenter de plus de 30 % (= 21 couples virtuels contre 46 couples observés ou virtuels triviaux

dans l'ensemble d'espèces considéré ici) le volume des informations relatives aux associations entre les espèces. Dans l'exemple étudié, ces conclusions ne modifient bien entendu pas les déductions paléontologiques et phylogénétiques de DROBNE. Mais dans un contexte plus général, il semble raisonnable de penser qu'une telle augmentation potentielle du volume d'informations biostratigraphiques pourrait avoir des implications intéressantes en paléontologie.

II. Corrélation et remarques générales

Si la présente étude ne modifie en rien les conclusions biochronologiques de DROBNE (*op. cit.*), elle permet en revanche d'apporter deux améliorations à notre modèle théorique:

1. GUEx (1979) a introduit le terme de *biochronozone* pour caractériser les intervalles biochronologiques qui correspondent aux associations unitaires identifiables de manière reproductible (= qui satisfont le principe de reproductibilité – GUEx, 1978-a). L'exemple étudié ici montre que cette condition est nécessaire mais pas suffisante. La clique K₃ (solution II) caractérisée par *A. laxa* (espèce 13) est identifiable de manière reproductible sur l'ensemble du territoire étudié par DROBNE.

L'intervalle qui lui correspond est situé partout à la base de la zone à *Moussoulensis* en Yougoslavie, sauf dans le profil VII où l'échantillon 4 est probablement d'âge *Moussoulensis* supérieur. Or l'espèce *A. laxa* montre une durée d'existence relative nettement plus grande lorsqu'on considère son extension biochronologique dans les Pyrénées (HOTTINGER, 1960). Une implication de cela est la suivante: pour qu'une association unitaire corresponde à une biochronozone, elle doit non seulement satisfaire le principe de reproductibilité; elle doit impérativement satisfaire celui de stabilité (GUEx, 1979, p. 180, point 3). Cette condition est implicite dans GUEx 1979 (*loc. cit.*) sans être soulignée avec une insistance suffisante. Ces conditions étant bien définies, il est alors facile de constater qu'une séquence de biochronozones reproductibles et stables (les zones d'ammonites d'Oppel par exemple) correspond à une séquence d'intervalles dont l'ordre est linéaire (au sens de la Théorie des ensembles): c'est donc bien une séquence chronologique.

2. GUEx (1980, p. 113) considère les termes d'association unitaire et de clique maximale comme équivalents. D'un point de vue formel, cela est sans conséquences. D'un point de vue conceptuel, c'est inexact: l'association unitaire (dans le sens où elle est utilisée par l'auteur dans ses travaux antérieurs) admet des coexistences virtuelles: c'est donc une clique maximale qui contient à la fois des arêtes réelles (correspondant à des coexistences observées) et des arêtes virtuelles (déduites). Or une telle clique maximale ne possède pas la propriété de HELLY (définition + théorème: cf. BERGE 1970, p. 359) alors qu'une clique maximale *sensu stricto* (sans arêtes

virtuelles) possède cette propriété. Cette question est ici d'importance secondaire: on la discutera plus en détail dans un travail de synthèse en cours de préparation.

ANNOTATIONS

1. Circuits semi-orientés S_3 et S_4

La formule de détection des circuits semi-orientés S_3 et S_4 publiée par GUÉX, 1980, p. 120, peut être appliquée à des cliques non maximales. Or il est clair que tous les couples d'espèces observés (ou virtuels triviaux: cf. annotation 3) ($a_{ij} = a_{ji} = 1$ dans la matrice A), de même que chaque espèce isolée, sont des cliques. Dans la présente note on commence donc par détruire ces circuits avant de calculer les cliques maximales.

Il est d'autre part évident qu'un graphe entièrement orienté ne contient pas de S_4 ; dans le problème étudié, la majeure partie des relations stratigraphiques entre les espèces sont connues: les S_4 ne sont donc pas détectées ici (il n'y en a d'ailleurs pas).

2. Espèces et paires simpliciales

La procédure d'identification des K_i dans les profils stratigraphiques peut être effectuée en appliquant la formule publiée par GUÉX, 1980, p. 122. Une procédure alternative est de chercher directement les espèces/couples d'espèces caractéristiques de chaque K_i :

L'ensemble des espèces simpliciales de la matrice M (fig. 5-a) est trivial. Pour trouver l'ensemble des paires simpliciales, il suffit de retirer les espèces simpliciales de M puis de multiplier la transposée de cette matrice réduite par elle-même: on obtient une matrice $P = M^T M = (x_{ij})$ (espèce sur espèce) dans laquelle les entrées $x_{ij} = x_{ji} = 1$ correspondent aux paires simpliciales.

3. Couple virtuel trivial

Si, dans un profil stratigraphique donné, on observe une espèce x au-dessous d'une espèce y et qu'une relation stratigraphique inverse est observée dans un autre profil stratigraphique (y au-dessous de x) il est évident que x et y ont virtuellement coexisté: dans un tel cas on parle d'association virtuelle *triviale*.

La procédure d'introduction des données biostratigraphiques de base dans la matrice A (associée au graphe biostratigraphique) ne permet pas de faire une distinction directe entre les associations réelles (couples d'espèces observées ensemble dans une localité au moins) et les associations virtuelles triviales: dans l'un et l'autre cas on aura $a_{ij} = a_{ji} = 1$ dans A .

Il est d'autre part banal de noter que, dans un profil stratigraphique isolé, les espèces montrent en général une distribution verticale apparemment discontinue: on ne les trouve pas dans tous les niveaux intermédiaires entre celui où elles apparaissent localement et celui où elles disparaissent localement. On est donc obligé, en première analyse, de considérer qu'elles sont virtuellement présentes dans tous ces niveaux intermédiaires.

4. Homéomorphies

Il est clair que des homéomorphies non reconnues peuvent induire des discontinuités dans la distribution biochronologique apparente des groupes chez lesquels il existe des convergences évolutives: si deux espèces x et x' sont biologiquement distinctes mais morphologiquement indistinguables et qu'elles ont vécu à des époques différentes, l'identification de x' à x implique une discontinuité apparente dans la distribution de x . Les procédures de recherche des discontinuités décrites ici peuvent naturellement aboutir à la détection d'homéomorphies hétérochrones.

5. Composantes connexes et catastrophes

La monographie de DROBNE concerne en réalité les alvéolines ilderdiennes, cuisiennes et lutétiennes. La raison pour laquelle seules les relations entre les alvéolines ilderdiennes ont été prises en considération est la suivante: le graphe des relations entre la totalité des espèces étudiées par DROBNE a deux composantes connexes, ce qui n'est pas banal: seule la «composante ilderdienne» a donc été utilisée pour le modèle.

Cela nous amène à faire une remarque qui concerne les discontinuités phylogénétiques majeures, non pas chez les alvéolines, mais chez les ammonites:

Disons tout d'abord que l'un des buts de l'étude d'une lignée évolutive est de décrire la variation temporelle de l'état de chacun des caractères morphologiques ou d'évaluer la variation temporelle de l'état morphologique global des éléments appartenant à cette lignée (p. ex. des espèces). On peut par conséquent qualifier de «primitif» ou d'«évolué» l'état de ces caractères (ou l'état morphologique global d'un élément d'une lignée) sans manquer de précision, dès le moment où une hiérarchisation claire de l'état des caractères morphologiques en fonction du temps (= degré de développement évolutif) a été établie et démontrée (une telle démonstration étant bien entendu subordonnée à une analyse biochronologique rigoureuse).

Un état «évolué» chez un groupe d'une lignée évolutive donnée peut donc correspondre à un état «primitif» chez un autre groupe d'une autre lignée.

Il est intéressant de noter en passant que le degré (état) de développement évolutif du tracé sutural de certaines ammonites peut aisément être décrit en termes de dimensions fractionnaires (application de la Théorie de MANDELBROT, 1975): le tracé sutural d'une *Goniatite*, par exemple, a une dimension fractale voisine de 1 alors que celui d'un *Phylloceras* a une dimension fractale qui tend vers 1,6 etc.

D'autre part, dans de nombreux cas de lignées évolutives établies chez les ammonites, on sait que les groupes réellement nouveaux montrent, à leurs débuts, des caractères néoténiques par rapport au groupe dont ils dérivent. D'une manière simplifiée on peut souvent caractériser l'état «pri-

mitif» d'un groupe nouveau par le fait qu'il est de petite taille et plutôt évolutive alors que l'état «évolué» de ce même groupe est plutôt involutive et de taille plus grande.

Trois modes évolutionnaires peuvent schématiquement être reconnus chez les ammonites:

1) un mode gradualiste dans lequel on assiste à une transformation temporelle progressive d'un état évolutive (primitif) vers un état involutive (évolué); (fig. 11, chemin I);

2) un mode gradualiste dans lequel l'apparition des caractères nouveaux s'opère de manière protérogénétique (fig. 11, chemin II);

3) un mode «catastrophique» dans lequel la transformation d'un groupe ancestral en un groupe nouveau s'opère de manière brutale et néoténique (fig. 11, chemin III). Ces trois modes de changements d'état morphologique (*variable d'état* de THOM, 1972) peuvent être mis en relation avec le temps, d'une part, et avec les variations du milieu, d'autre part (*variables de contrôle* de THOM, 1972).

Les relations entre ces variables peuvent être décrites sur la surface de la catastrophe de la fronce de THOM. Cette modélisation est illustrée dans la figure 11 (d'après GUEx & MASSON, en préparation).

Une étude plus détaillée de ces questions est actuellement en cours (GUEx & MASSON).

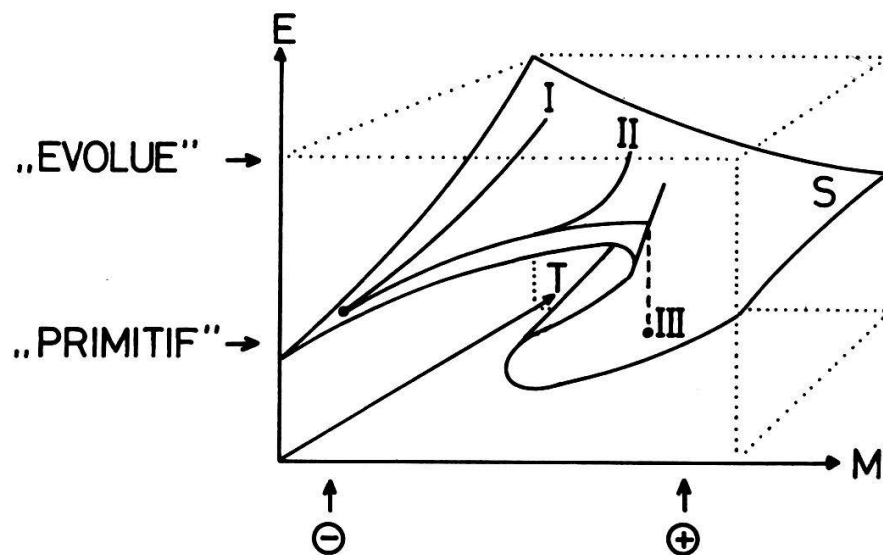


Fig. 11. Modèle évolutionnaire catastrophique.

S: surface de la «catastrophe de la fronce»

T: temps = variable de contrôle

M: milieu = variable de contrôle. Les signes «+» et «-» indiquent le caractère plus ou moins contraignant du milieu écologique

E: état morphologique (plus ou moins évolué: cf. texte) = variable d'état

Chemin I: variation graduelle de type «accroissement de taille» (= Loi de COPE), éventuellement palingénétique

Chemin II: variation graduelle de type protérogénétique

Chemin III: variation catastrophique dans laquelle le groupe nouveau est néoténique par rapport au groupe ancestral

BIBLIOGRAPHIE

- BERGE, C. – Graphes et hypergraphes. Dunod éd.
- DROBNE, K. 1977. – Alvéolines paléogènes de la Slovénie et de l'Istrie. *Mém. suisses Pal.* 99.
- GUEx, J. 1978 a. – Influence du confinement géographique des espèces fossiles sur l'élaboration d'échelles biochronologiques. *Bull. Lab Géol. Univ. Lausanne* 230, et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 74, 115-124.
- 1978 b. – La zonation du Paléocène supérieur et de l'Eocène inférieur et moyen de Californie à l'aide du nannoplancton. In DAVAUD & GUEx, Traitement analytique «manuel» et algorithmique de problèmes complexes de corrélations biochronologiques. *Ecl. Geol. Helv.* 71/3.
- 1979. – Terminologie et méthodes de la biostratigraphie moderne. *Bull. Lab. Géol. Univ. Lausanne*, 234 et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 74, 169-216.
- 1980. – Calcul, caractérisation et identification des associations unitaires en biochronologie. *Bull. Lab. Géol. Univ. Lausanne*, 249, et *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 75, 111-126.
- HOTTINGER, L. 1960. – Recherches sur les Alvéolines du Paléocène et de l'Eocène. *Mém. suisses Pal.*, 75, 76.
- MANDELBROT, B. 1975. – Les objets fractals: forme hasard et dimension. Flammarion éd.
- THOM, R. 1972. – Stabilité structurelle et morphogénèse. Benjamin, New York.

Manuscrit reçu le 2 mai 1981.

