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: 29.11.2025** 

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 intéressant 1

PAR

### JEAN GUEX<sup>2</sup>

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 Fatji hrib (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.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>Travail 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.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup>Institut 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 évolutionnaires 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) A. moussoulensis	6) A. pisiformis	11) A. dedolia		
2) A. aramaea	7) A. pasticillata	12) A. subpyreneica		
3) A. solida	8) A. leupoldi	13) A. laxa		
4) A. globosa	9) A. montanarii	14) A. guidonis		
5) A. avellana	10) A. aragonensis	15) A. decipiens		

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 Guex 1978-b (in Davaud & Guex, 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-

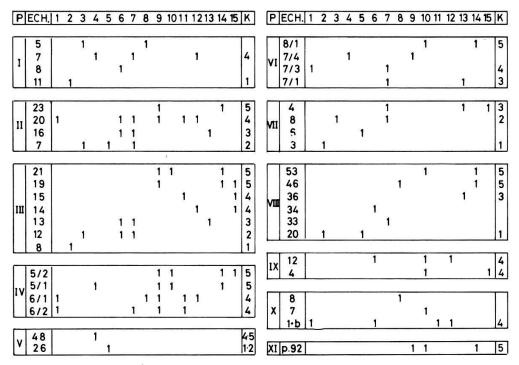


Fig. 1. Données biostratigraphiques de base (DROBNE, 1977)

pronis stratigraphiques:	
I: Fatji hrib (DROBNE, p. 87)	VII: Kozina-Socerb (DROBNE, p. 95)
II: Dane près Divaca (DROBNE, p. 89)	VIII: Golez (DROBNE, p. 97)
III: Veliko Gradisce (DROBNE, p. 90)	IX: Zbernica (DROBNE, p. 103)
IV: Ritomece près Gradisce (DROBNE, p. 91)	X: Dane-Istrie (DROBNE, p. 104)
V: Podgorje (DROBNE, p. 101)	XI: Jelsane (échantillon isolé: DROBNE,
VI: Podgrad-Hrusica (DROBNE, p. 92)	p. 92)
che échantillons correspondant aux niveaux de DR	ORNE

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).

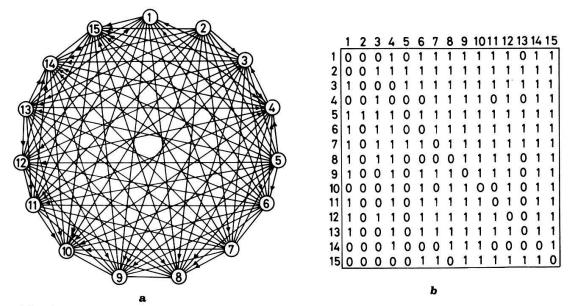


Fig. 2.

- 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<sub>ij</sub> 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  $\mathbb{Z}_4$  et des circuits semi-orientés  $\mathbb{S}_3$ ) 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).

Ces cycles et circuits semi-orientés sont détruits par adjonction d'arêtes dans G selon le principe décrit in Guex 1980, p. 119, 120. En répétant l'opération on trouve encore 2 Z<sub>4</sub> de deuxième génération (après introduction dans G des arêtes virtuelles trouvées au cours de la première manipulation): fig. 3-c.

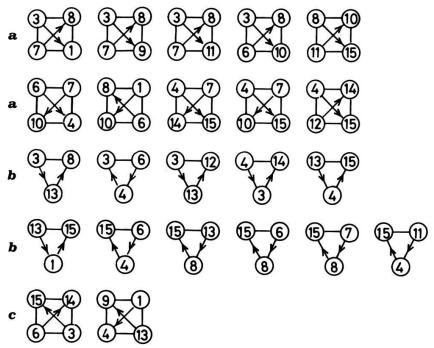
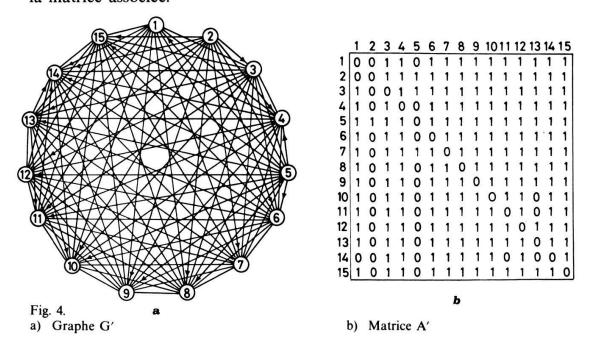


Fig. 3. a)  $Z_4$  de première génération b)  $S_3$  de première génération c)  $Z_4$  de deuxième génération

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.



# 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<sub>1</sub> à K<sub>5</sub>. 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).

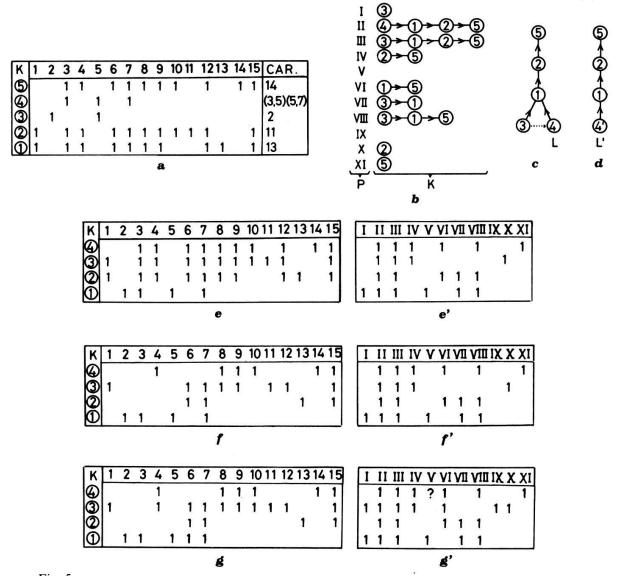


Fig. 5.

- a) Matrice d'incidence non ordonnée K<sub>i</sub>-espèces.
   CAR.: ensemble des espèces/paires d'espèces caractéristiques de chacune des K<sub>i</sub>
- b) P: profils I à XIK: K<sub>i</sub> identifiables dans ces profils
- c) Graphe G<sub>k</sub>. L: plus longue chaîne de K<sub>i</sub> (= 4 à 5) dans G<sub>k</sub>.
   La flèche pointillée indique que K<sub>3</sub> va être unie à K<sub>4</sub>
- d) Graphe G<sub>k</sub> modifié. L': chaîne de K<sub>i</sub> ordonnées
- e) Matrice M

- e') Matrice d'incidence profils-K<sub>i</sub> identifiables
- f) Matrice M'
- f') Matrice d'incidence profils-K<sub>i</sub> identifiables (identique à la figure 5-f')
- g) Matrice M"
- g') Matrice d'incidence profils-K<sub>i</sub> 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.  $G_{UEX}$  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<sub>2</sub>. L'insertion de cette association dans K<sub>1</sub> n'induit pas de discontinuités dans la distribution des espèces 6 et 3 inférée par la matrice M': on les ajoute donc à K<sub>1</sub>.
- 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<sub>3</sub> 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<sub>3</sub> 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<sub>4</sub> 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<sub>1</sub> à K<sub>13</sub>. 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<sub>13</sub> n'est pas caractérisée (elle ne sera donc identifiable nulle part). Cette clique peut être unie à K<sub>9</sub> selon le critère établi in Guex 1980, p. 124: formule de réintégration des cliques maximales dont les relations d'adjacence sont indéterminées: K<sub>9</sub> est rebaptisée K<sub>9</sub>.

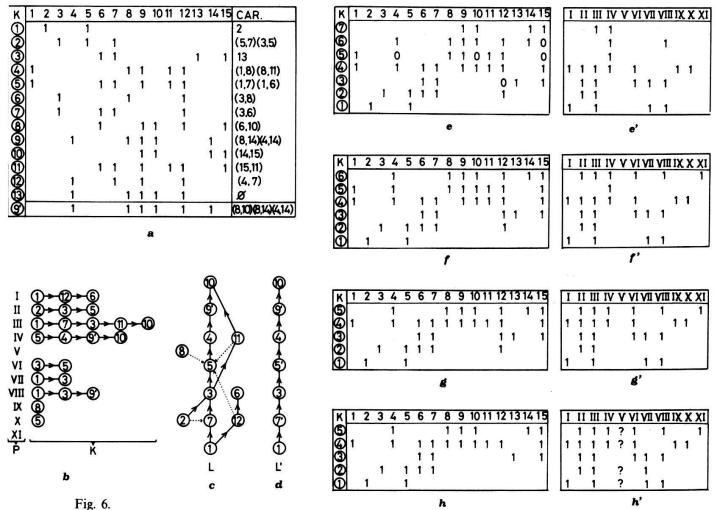
# b) Identification des $K_i$ dans les profils et construction du graphe $G_k$

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  $G_1$ , 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<sub>2</sub> à K<sub>7</sub>, K<sub>11</sub> et K<sub>12</sub> à K<sub>5</sub> et K<sub>8</sub> à K<sub>11</sub> U K<sub>12</sub> U K<sub>5</sub>. Selon cette technique K<sub>6</sub> 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  $K_7$ .



- a) Matrice d'incidence non ordonnée K<sub>i</sub>-espèces. CAR.: ensemble des espèces/paires d'espèces caractéristiques des K<sub>i</sub>
- b) P: Profils I à XI
  - K: K<sub>i</sub> identifiables dans les profils
- c) 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
- d) G<sub>k</sub> modifié. L': chaîne de K<sub>i</sub> ordonnée
- e) Matrice M
- e') Matrice d'incidence profils-K<sub>i</sub> identifiables dans ces profils
- f) Matrice M'
- f') Matrice d'incidence profils-K; identifiables (modifiée)
- g) Matrice M"
- g') Matrice d'incidence profils-K; identifiables (modifiée)
- h) Matrice M"
- h') Matrice d'incidence profils-K<sub>i</sub> identifiables (modifiée et finale): les intervalles stratigraphiques correspondant à ces K<sub>i</sub> 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 O 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<sub>5</sub> 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<sub>4</sub> 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<sub>1</sub> sont rebaptisées K<sub>1</sub> à K<sub>5</sub> (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<sub>2</sub>, K<sub>3</sub> et K<sub>5</sub>.

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<sub>1</sub> dans les profils II, V et VIII: la prise en considération de A. primavaea implique l'existence d'une clique maximale K<sub>0</sub>, située au-dessous de K<sub>1</sub> et caractérisée intégralement par cette espèce.
- 2) A. daniensis: partout restreinte à l'intervalle correspondant à K<sub>2</sub> dans les profils II, III et VIII. A. daniensis caractérise donc aussi K<sub>2</sub>.
- 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<sub>6</sub>, située au-dessus de K<sub>5</sub>. K<sub>6</sub> est caractérisée par A. fornasinii et elle contient les espèces 9, 10 et 14. De ce fait K<sub>5</sub> 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.

a		b	(	2	
ILERDIEN = 7 10		PRIMAVAEA	1	K	0
	INF	CUCUMIFORMIS	2	K	1
		ELLIPSOIDALIS	3	K	2
	MOY	MOUSSOULENSIS	4	K	3
			5	K	4
		CORBARICA	6	K	5
	SUP	TREMPINA	7	K	6

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<sub>i</sub> 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  $\mathbb{Z}_4$  et les circuits semi-orientés  $\mathbb{S}_3$ , interprétables en termes de coexistences virtuelles éventuellement intéressantes d'un point de vue paléontologique: une première manipulation fait apparaître 7  $\mathbb{Z}_4$  et 8  $\mathbb{S}_3$  de première génération (fig. 9-a et 9-b) et une deuxième manipulation fait apparaître 4  $\mathbb{Z}_4$  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.

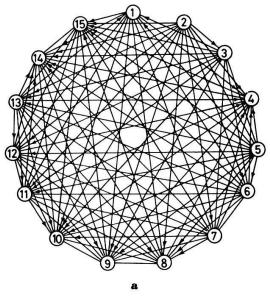


Fig. 8.
a) Graphe G"

b) Matrice A", associée à G"

b

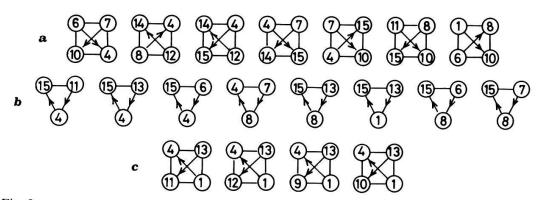


Fig. 9. a)  $\mathbb{Z}_4$  de première génération b)  $\mathbb{S}_3$  de première génération c)  $\mathbb{Z}_4$  de deuxième génération

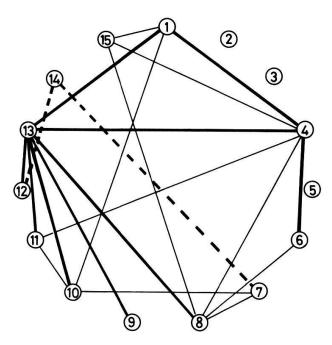


Fig.10. Sous-graphe de G'' modifié montrant uniquement les arêtes virtuelles déduites de l'interprétation des Z<sub>4</sub> et des S<sub>3</sub> illustrés dans la figure 9. Discussion: cf. texte.

#### 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 D<sub>ROBNE</sub> 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 K<sub>3</sub> (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<sub>3</sub> et S<sub>4</sub>

La formule de détection des circuits semi-orientés  $S_3$  et  $S_4$  publiée par  $G_{UEX}$ , 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<sub>4</sub>; dans le problème étudié, la majeure partie des relations stratigraphiques entre les espèces sont connues: les S<sub>4</sub> 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  $G_{UEX}$ , 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  $P = M^TM = (x_{ij})$  (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 audessous 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 ilerdiennes, cuisiennes et lutétiennes. La raison pour laquelle seules les relations entre les alvéolines ilerdiennes 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 ilerdienne» 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 évolute alors que l'état «évolué» de ce même groupe est plutôt involute 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 évolute (primitif) vers un état involute (évolué); (fig. 11, chemin I);
- 2) un mode gradualiste dans lequel l'apparition des caractères nouveaux s'opère de manière protérogénérique (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).

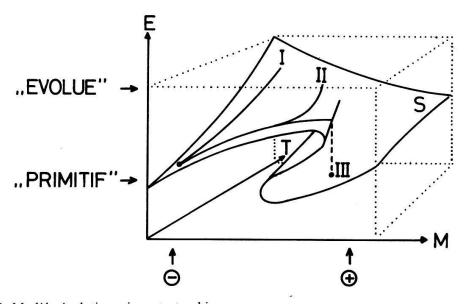


Fig. 11. Modèle évolutionnaire catastrophique.

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 morphogenèse. Benjamin, New York.

Manuscrit reçu le 2 mai 1981.

