

Zeitschrift: Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Herausgeber: Société Vaudoise des Sciences Naturelles
Band: 80 (1990-1991)
Heft: 3

Artikel: Les foraminifères imperforés des plates-formes carbonatées jurassiques : état des connaissances et perspectives d'avenir
Autor: Septfontaine, Michel / Arnaud-Vanneau, Annie / Bassoullet, Jean-Paul
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-279562>

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: 12.01.2026

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

BULLETIN N° 312 des Laboratoires de Géologie, Minéralogie, Géophysique
et du Musée géologique de l'Université de Lausanne

Les foraminifères imperforés des plates-formes carbonatées jurassiques: état des connaissances et perspectives d'avenir

PAR

MICHEL SEPTFONTAINE¹, ANNIE ARNAUD-VANNEAU²,
JEAN-PAUL BASSOULLET³, YVAN GUSIC⁴, MIGUEL RAMALHO⁵
et Ivo VELIC⁴

Résumé.—SEPTFONTAINE M., ARNAUD-VANNEAU A., BASSOULLET J.-P., GUSIC Y., RAMALHO M., VELIC I., 1991. Les foraminifères imperforés des plates-formes carbonatées jurassiques: état des connaissances et perspectives d'avenir. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 80.3: 255-277.

Le point des connaissances sur les Foraminifères complexes imperforés (Lituolacea) des milieux de plates-formes carbonatées peu profondes («bahamiennes») au Jurassique est présenté:

-*Nomenclature morphologique*: afin d'unifier la terminologie un nombre restreint de termes descriptifs a été retenu en tenant compte à la fois de l'aspect structural et fonctionnel.

-*Revue critique de quelques genres*: on présente un inventaire de quelques problèmes taxonomiques concernant les genres *Gutnicella*, *Satorina*, *Limognella* et *Kilianina*. Des solutions sont proposées.

¹Musée géologique, UNIL-BFSH 2, CH-1015 Lausanne.

²Institut Dolomieu, Rue Maurice Gignoux, F-38831 Grenoble.

³Laboratoire de Géologie structurale, Université de Poitiers, 40 avenue du Recteur Pineau, F-86022 Poitiers.

⁴Geoloski Zavod, Sachsova 2, pp. 213, YU-41000 Zagreb.

⁵Serviços Geolog. de Portugal, Rua da Academia das Ciencias 19, 2 Lisboa-2, Portugal.

-*Essai de biozonation à l'échelle de la Téthys*: une succession de 6 zones «discrètes» (basée sur la répartition des genres) est présentée du Lias moyen au Portlandien. Ces zones se succèdent dans le même ordre du Maroc à l'Oman, sur les deux marges de la Téthys. La calibration avec l'échelle des étages est discutée.

-*Phylogénie et classification*: une approche des problèmes phylogénétiques est proposée en tenant compte non seulement de la morphologie mais aussi de la répartition spatio-temporelle des taxons-genres, du développement ontogénétique, de la paléoécologie et des homéomorphies. Sur cette base une taxonomie évolutive est présentée et discutée.

-*Influence de l'eustatisme sur les peuplements de Foraminifères*: cette relation ne peut pas être démontrée dans l'état actuel des connaissances. Cependant ce nouveau domaine d'étude est encore assez mal documenté.

-*Paléobiogéographie*: le problème des migrations de microfaunes entre les différentes plates-formes carbonatées est abordé, ainsi que la notion de provincialisme qui est en fait directement liée au pouvoir de résolution biostratigraphique.

mots clefs: Foraminifères (Lituolacea), carbonates, plates-formes, Jurassique, Tethys, biostratigraphie, taxonomie, paléobiogéographie.

Abstract.—SEPTFONTAINE M., ARNAUD-VANNEAU A., BASSOULLET J.-P., GUSIC Y., RAMALHO M., VELIC I., 1991. Larger imperforate Foraminifera of Jurassic shallow water carbonate platforms: state of knowledge and futur prospects. *Bull. Soc. vaud. Sc. nat.* 80.3: 255-277.

A review of recent advances and problems about larger complex Foraminifera (Lituolacea) of shallow carbonate platforms is presented. This is the result of discussions on the subject during a workshop held in Lausanne in October 1989:

-*Morphological nomenclature*: a limited number of descriptive terms have been retained and defined. These terms are related to the structural and functional aspects of the shell morphology.

-*Critical review of some genera*: morphological and taxonomical problems are discussed, concerning the genera *Gutnicella*, *Satorina*, *Limognella* and *Kilianina*. Some solutions are proposed.

-*Tentative biozonation in the tethysian realm*: a succession of 6 biozones based on genera is proposed from the middle liassic to the Portlandian. The vertical succession of zones is constant from Morocco to Oman, on both margins of the Tethys. The possibilities of calibration with the chronostratigraphic scale (stages) are discussed.

-*Phylogeny and classification*: an approach of the phylogenetical relations between the taxons of Lituolids is presented, including spatial and temporal distributions, ontogenetic development, paleoecology and evidences of homeomorphy. An evolutionary taxonomy is proposed and discussed.

-*Eustatic influences on the stratigraphic distribution of populations*: there is no direct evidence for causal relations between eustatism and evolution of foraminiferal populations through time. However this is a new field of investigations that needs to be more documented in the future.

-*Paleobiogeography*: problems of migrations and provincialism between isolated carbonate platforms are discussed. Endemism is a relative concept, depending on the resolution power of the biostratigraphic scale available.

Key-words: Foraminifera, carbonates, platform, Jurrasique, Tethys, biostratigraphy, taxonomy.

1. INTRODUCTION

Les réflexions ci-dessous sont le résultat de la réunion d'un groupe de travail, les 9, 10 et 11 octobre 1989 à Lausanne, dans le but de faire le point des connaissances sur les grands Foraminifères imperforés (Lituolidés) des milieux carbonatés peu profonds et restreints de type «bahamien» du Jurassique. Les dépôts carbonatés des plates-formes ouvertes (faciès à Crinoïdes et pélitiques du Jura ou des nappes helvétiques, etc.), qui ne contiennent pas de grands Lituolidés complexes, n'ont pas été pris en considération. Il s'agissait aussi de réunir les spécialistes européens travaillant sur ces microfossiles afin de définir un plan de travail commun.

Actuellement les plates-formes carbonatées, restreintes ou ouvertes, péri-téthysiennes mésozoïques sont l'objet d'un regain d'intérêt de la part des géologues et des sédimentologues qui reconsidèrent les dépôts carbonatés sous l'angle de la sismostratigraphie ou stratigraphie séquentielle (VAIL *et al.* 1987). La mise en évidence, sur ces plates-formes, de cycles astronomiques (cycles émersifs) à très haute résolution (quelques dizaines de milliers d'années) pourrait être aussi un outil de corrélation stratigraphique intéressant au moins régionalement (STRASSER 1988).

Toutefois ces approches physiques ne présenteraient que peu d'intérêt sans un cadre biostratigraphique aussi précis que possible. Comment identifier et corréler des discontinuités ou des événements sédimentaires (liés aux mouvements eustatiques) qui sont par définition répétitifs donc identiques au cours des temps géologiques? Ce problème est rendu particulièrement délicat sur les plates-formes carbonatées restreintes («bahamiennes») du fait des variations latérales rapides des faciès et surtout des érosions.

Les grands Foraminifères imperforés et les Algues dasycladales restent les acteurs principaux et indispensables pour établir un cadre biostratigraphique dans les carbonates des milieux restreints et peu profonds du Mésozoïque. Malheureusement le pouvoir de résolution biostratigraphique fourni par ces deux groupes de microorganismes reste assez grossier au Jurassique:

- régionalement on peut espérer subdiviser les séries géologiques, dans le meilleur des cas, au demi-étage près.

- à plus grande échelle on ne peut espérer aller au-delà de la subdivision en époques ou peut-être de la subdivision en fractions d'époque (Dogger inf. ou sup. par exemple).

Peut-on améliorer le pouvoir de résolution biostratigraphique? Quelles sont les possibilités de calibrage (sur les zones d'Ammonites ou de Calpionelles) des zones de Foraminifères? Ces zones sont-elles synchrones à l'échelle de la Téthys? Enfin quels sont les facteurs qui régissent les migrations et la répartition dans le temps des assemblages de microfossiles? Autant de questions qui ont été débattues. Le présent rapport tente d'apporter quelques éléments de réponse à ces différents problèmes

On a également essayé de définir quelques voies futures de recherches concernant les Foraminifères et les Algues dasycladales, dans le cadre plus général de l'évolution sédimentaire des plates-formes carbonatées péri-téthysiennes.

2. NOMENCLATURE MORPHOLOGIQUE DES GRANDS LITUOLIDÉS

Nous avons retenu un nombre restreint de termes servant à décrire le test des Foraminifères, en particulier leur microstructure interne. Dans la mesure du possible nous avons suivi la terminologie des éléments structuraux de HOTTINGER (1988) proposée pour les Foraminifères du Crétacé. Cependant une terminologie purement fonctionnelle, comme le propose cet auteur, ne nous paraît pas rendre compte suffisamment des différences morphologiques observables en particulier dans les microstructures internes de la zone marginale des loges. C'est pourquoi, pour être complet, la nomenclature proposée ici tiendra compte de ces deux aspects: morphologie et fonction. Les éléments structuraux décrits ci-dessous ont déjà été figurés et discutés en détail par SEPTFONTAINE (1981, p. 173, fig. 2).

On distinguera ainsi en partant de la forme générale du test complet pour arriver aux structures de détail d'une loge:

1. *L'arrangement des loges ou architecture*: c'est la disposition géométrique régulière des loges au cours de l'ontogenèse (fig. 1). On distinguera deux grands types fondamentaux: planispiralé et trochospiralé, génétiquement fixés dans leurs lignées phylétiques respectives (voir ci-dessous § 5).

2. *La paroi des loges et sa texture*: c'est la disposition géométrique des microcristaux, ainsi que leurs caractéristiques minéralogiques et chimiques.

Elle comprend également la kériothèque (40 μ) de certains Lituolidés (Valvulinidés, Pfenderinidés, etc.), qui ne montre pas de différence fondamentale avec celle des Fusulines. Ce type d'analogie de microtexture (ou de microstructure, voir plus bas) dans des groupes taxonomiques très différents est commun chez les Foraminifères. Un tectum (6 μ) est aussi présent chez les Valvulinidés et Pfenderinidés et recouvre la face externe de la kériothèque. La texture alvéolaire (*Everticyclammina*) est interprétée par nous comme une kériothèque grossière (les tubules ont un diamètre environ 4 fois plus grand). Enfin chez certains genres ne possédant pas de kériothèque (*Kilianina*, *Orbitammina*, *Alzonella*, etc.), la paroi montre une texture microgranulaire homogène. Parfois on note la présence d'une couche grossièrement agglutinante (quartz?) soulignant le côté externe de la paroi.

3. *L'intérieur de la loge et ses structures*: c'est la présence d'éléments «squelettiques» qui divisent de manière répétitive la cavité de la loge.

D'après la nomenclature fonctionnelle proposée par DOUVILLE (1906), REICHEL (1930) et reprise par HOTTINGER (1967), on distinguera:

–*L'exosquelette*, terme général qui comprend toutes les structures généralement radiaires subdivisant la marge de la loge, et qui sont en relation avec le protoplasme statique. Les éléments morphologiques sont des «poutres» et des «poutrelles» en position respectivement verticale et horizontale par rapport au plancher de la loge. Les «alcôves» ainsi définies devaient abriter des algues microscopiques symbiotiques (LEE 1974, p. 251).

–*L'endosquelette* qui comprend les structures occupant la zone centrale de

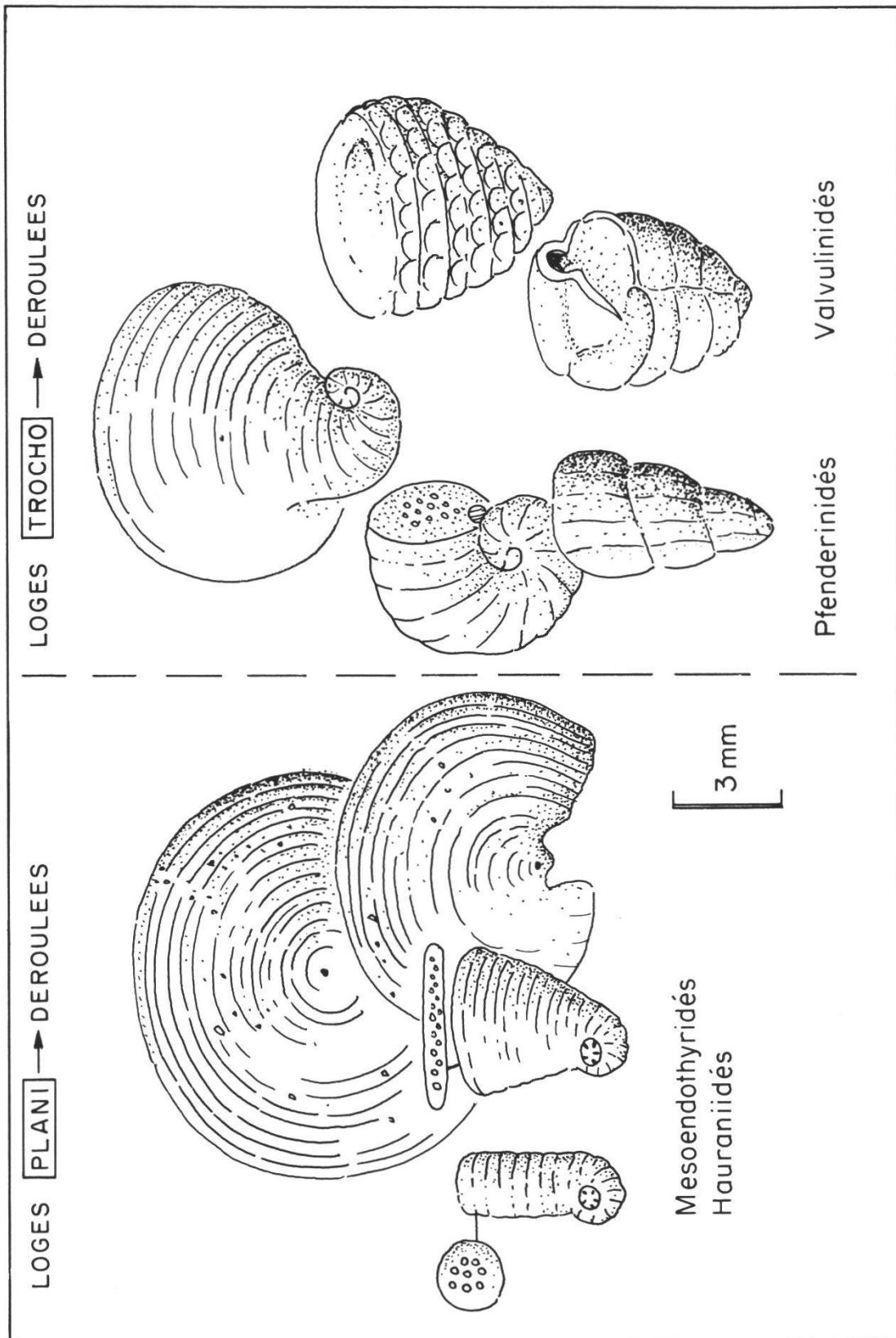


Figure 1.—Morphologie externe des grands Foraminifères imperforés à ouverture multiple, montrant l'arrangement des loges. On reconnaît les deux grands types d'architecture de la coquille: planispiralé d'une part (les formes discoïdes correspondent à une adaptation épiphyte) et trochospiralé d'autre part (vivant dans le sédiment boueux). Voir discussion, paragraphe 5.

la loge et qui sont parallèles aux axes définis par des lignes passant par les ouvertures successives.

Ces structures sont en relation avec le flux dynamique du protoplasme dans la zone centrale du test (WINTER 1907).

Cependant cette distinction en deux groupes de structures d'après la position topographique à l'intérieur de la loge (marge et centre), bien qu'exprimant une réalité fonctionnelle, n'est pas suffisante pour couvrir la variabilité morphologique des éléments constitutifs. En particulier, dans l'exosquelette, les termes de «poutre» et «poutrelle» trop vagues et mal adaptés aux microstructures essentiellement planaires (il s'agit en réalité de lames et de cloisons divisant la zone marginale) devraient être abandonnés.

En fait, en ce qui concerne l'exosquelette (en marge de la loge), on retiendra deux types de microstructures décrites ci-dessous bien tranchées morphologiquement et appartenant à des phylums différents (SEPTFONTAINE 1981 fig. 2, et 1988).

—*Le réseau hypodermique* composé de lames verticales et de lamelles horizontales irrégulières (BASSOULET *et al.* 1976). On notera que cette microstructure pourrait être considérée comme appartenant encore à la paroi (interprétation de SEPTFONTAINE 1981) ou déjà à la marge de la loge, du fait que les lames verticales peuvent joindre les éléments de l'endosquelette dans la zone centrale. Cette deuxième interprétation est retenue ici (cas des genres *Haurania* et *Kurnubia*, par exemple).

—*Les cloisons verticales radiaires* plus régulières et plus épaisses que les lames du réseau hypodermique; elles ne sont jamais associées à des subdivisions horizontales, du moins chez les formes du Jurassique. Par contre les cloisons verticales peuvent être associées à une kérothèque présente uniquement dans la paroi (Mesoendothyridés au sens de SEPTFONTAINE 1988).

Ces deux types de microstructures peuvent se répéter de manière itérative dans des phylums d'âges différents: ainsi le réseau hypodermique peut se développer aussi bien chez un groupe planispiralé (Hauraniidés) du Dogger que trochospiralé (Kurnubiinés) du Malm.

Cette nomenclature purement descriptive se justifie d'autant plus que les éléments considérés permettent de définir des genres dont la valeur biostratigraphique est évidente (*Orbitopsella* - *Alzonella* - *Timidonella*, etc.).

Quant à l'endosquelette au centre de la loge, il est composé de microstructures joignant les septa successifs: il s'agit de piliers subcylindriques à lamelliformes (*Anchispirocyclina*, *Pfenderina*) ou demi-coniques (*Paravulvulina*, *Parurgonina*), soit un cône coupé en deux parties symétriques par un plan passant par l'axe de révolution. Ces éléments sont respectivement associés à un système de stolons radiaires et entrecroisés joignant les pores successifs des ouvertures dans les septa.

Les microstructures endosquelettiques ne sont pas encore très bien connues et une révision de leur morphologie serait souhaitable, en particulier chez les *Pfenderinidés*.

Dans les grandes lignes la nomenclature proposée ci-dessus est applicable aux grands Foraminifères crétacés isomorphes des formes jurassiques (*Pseudochoffatella*, isomorphe d'*Alzonella*; *Chrysalidina*, isomorphe de

Parurgonina, etc...) et à ceux du Paléocène (*Saudia*, isomorphe de *Timidonella*...). Les relations phylétiques entre les genres jurassiques et crétacés restent cependant obscures.

3. REVUE CRITIQUE DE QUELQUES TAXONS-GENRES

Plutôt que de tenter de trouver une solution à des problèmes taxonomiques épineux et complexes, le groupe de travail a fait un inventaire succinct des questions taxonomiques résolues ainsi que des problèmes qui subsistent dans ce domaine.

A. Il a été montré (SEPTFONTAINE 1988 p. 234) que le genre *Lituosepta* CATI, au Lias, était sans relation phylétique directe avec le genre *Labyrinthina* WEYNSCHENK du Malm et qu'il s'agissait là d'un bel exemple d'évolution itérative chez les Mesoendothyridés. De plus l'étude d'un abondant matériel du Malm de Sardaigne et du Lias marocain a montré que ces deux genres pouvaient aisément être distingués d'après le nombre de tours de la spire initiale.

Par contre les relations phylogénétiques et taxonomiques entre les genres *Lituosepta*, *Planisepta* et *Paleomayncina* sont encore peu claires. Il est possible que les deux derniers genres, parfois étroitement associés au cours du Domérien, appartiennent au même taxon (genre ou espèce?). Enfin des sections de *Paleomayncina* à loges adultes falciformes représentent probablement un genre nouveau, plus évolué (stade d) ou e) de SEPTFONTAINE (1988, fig. 1). Il reste cependant à identifier l'embryon, micro ou macrosphérique, avant de proposer un nouveau genre.

B. Au Dogger le cas de *Gutnicella cayeuxi* (LUCAS), espèce très polymorphe, paraît assez compliqué. Toutefois il semble acquis que ce taxon puisse être subdivisé en deux morphotypes correspondant à deux genres distincts :

- un morphotype à stade initial planispiralé bien développé, suivi d'un stade adulte cylindro/conique. Des individus micro et macrosphériques ont été observés.

- un morphotype à stade initial trochospiralé (?) très peu développé suivi d'un stade adulte conique très évasé (orbitoliniforme). Là aussi on a observé un dimorphisme au niveau du proloculus.

Une révision de ces formes s'impose donc.

Au cours du Bathonien on assiste à une véritable explosion morphologique des Pfenderinidés (Paleopfenderininae, SEPTFONTAINE 1988). Certains problèmes taxonomiques sont encore en suspens, en particulier la validité du genre *Satorina* FOURCADE et CHOROWICZ qui est probablement un synonyme de *Conicopfenderina mesojurassica* (MAYNC). Cependant il est curieux que cette dernière espèce (connue sur la marge nord de la Téthys) n'ait jamais livré d'individus microsphériques à test réniforme / discoïde assez fréquemment observés dans les populations de *Satorina*, dans le domaine sud-téthysien. D'autre part il est intéressant de noter que le genre

Zekritia décrit par HENSON (1948, pl. XI, fig. 7) est probablement un isomorphe crétacé de la forme microsphérique réniforme de *Satorina*.

Enfin nous avons observé avec le Dr. Velic des morphotypes de *Satorina* qui montrent une ondulation du plancher des loges (dans la zone marginale) tout à fait caractéristique de la microstructure «en gouttière» du genre *Kilianina*. Si une relation phylétique entre ces deux genres devait se confirmer, il faudrait alors placer le genre *Kilianina* dans les Pfenderinidés, ce qui modifierait l'interprétation de SEPTFONTAINE (1988, fig. 5). Ce matériel du Dogger de Yougoslavie est actuellement à l'étude.

Une grande confusion taxonomique règne également dans le groupe des Hauraniidés (Amijiellinés) entre les genres *Alzonella* BERNIER et NEUMANN, 1970, *Spiraloconulus* (= *Spiroconulus* ALLEMANN et SCHROEDER, 1972) et *Limognella* PELISSIE et PEYBERNES, 1982.

De toute évidence ces trois genres montrent la même structure interne (réseau hypodermique dans la zone marginale et zone centrale libre; même ouverture en crible) et une répartition stratigraphique presque identique dans le Dogger supérieur. Cependant le type *Spiraloconulus* apparaît déjà dans le Dogger inférieur. La comparaison des nombreuses figures publiées par ces auteurs est édifiante: la seule différence réside dans la grosseur du matériel agglutiné par le Foraminifère. Quant à la variation morphologique externe du test (loges cylindriques ou falciformes), elle peut facilement, dans une population provenant d'un même niveau stratigraphique, être imputable au polymorphisme du cycle de reproduction bien connu chez les grands Lituolidés. On ne peut lui attribuer une valeur taxonomique dans ce cas.

Dans l'attente d'une future révision de ces trois genres, on peut raisonnablement considérer qu'ils appartiennent à une même biosérie évolutive qui du genre *Spiraloconulus* (*S. perconigi* ALLEMANN et SCHROEDER) aboutit au genre *Alzonella* BERNIER et NEUMANN selon la séquence évolutive virtuelle proposée par SEPTFONTAINE (1988, fig.1).

Quant à l'espèce *Spiraloconulus giganteus* CHERCHI et SCHROEDER, 1983 et à *Limognella dufaurei* PELISSIE et PEYBERNES, 1982, nous les interprétons comme deux espèces synonymes (*dufaurei* ayant la priorité) à placer dans le genre *Alzonella* (espèce-type: *A. cuvillieri*, BERNIER et NEUMANN, 1970). L'espèce *A. dufaurei* diffère de *A. cuvillieri* par une paroi très fine et un agglutinat (oolithes, Foraminifères, pellets) grossier.

C. Au Malm le statut taxonomique du genre *Everticyclammina* REDMOND, 1964 est à revoir. Ce genre est probablement un synonyme de *Feurtillia* MAYNC, 1958, comme l'avait déjà proposé BANNER (1970). Le critère de distinction proposé par HOTTINGER (1967) sur la base de différences mineures de l'exosquelette, est considéré comme insuffisant pour définir des taxons-genres.

Il est évident que ce tour d'horizon de quelques problèmes taxonomiques concernant les grands Lituolidés imperforés n'est pas exhaustif, mais il a pour but de signaler quelques problèmes principaux à résoudre qui permettront de clarifier la nomenclature dans le but d'établir une biostratigraphie fiable. Quelques solutions parfois provisoires ont été proposées; elles devront être testées dans l'avenir.

4. ESSAI DE BIOZONATION À L'ÉCHELLE DE LA Téthys JURASSIQUE

Au Jurassique les plates-formes carbonatées «bahamiennes» qui jalonnent les deux marges N et S de la Téthys se répartissent de manière très sporadique et dans la plupart des cas n'ont jamais été en connexion directe (plate-forme bourguignonne, Briançonnais, domaine provenço-sarde, plate-forme apulienne, Dinarides, etc.). De ce fait la répartition stratigraphique relative des espèces de Lituolidés peut être très variable d'une plate-forme à l'autre, suivant le jeu des migrations (voir plus bas, thème paléobiogéographie). Les tableaux des répartitions biostratigraphiques locales présentés par certains participants illustraient bien cette particularité (Dinarides, Préalpes, Sardaigne, Portugal). Il est donc illusoire d'essayer d'établir une biostratigraphie fine pour l'ensemble du domaine téthysien, à l'échelle de l'étage.

Par contre, il est possible de mettre en évidence une succession d'événements évolutifs irréversibles, qui se succèdent toujours dans le même ordre, dans tout le domaine téthysien peu profond (fig. 2):

1. Apparition des Orbitopsellinae au cours du Sinémurien; ce groupe persistera jusqu'au Carixien supérieur-Domérien inférieur? Ce sont les premiers Foraminifères complexes du Mésozoïque.
2. Apparition de la première pseudocyclammine jurassique au cours du Domérien moyen: *P. liasica* HOTTINGER emend. SEPTFONTAINE 1984.
3. Développement des premiers Hauraniidae à loges falciformes (*Timidonella*) et des premiers foraminifères orbitolinomorphes (*Gutnicella*) dans le Dogger inférieur.
4. Diversification des Pfenderinidae au cours du Bathonien et apparition d'Hauraniidae complexes (*Orbitammia*, *Alzonella*).
5. Apparition des Labyrinthininae et des Parurgonininae, ainsi que du genre *Alveosepta* au cours de l'Oxfordien.
6. Apparition du genre *Anchispirocyclina* au Malm supérieur.

Cette succession d'événements évolutifs permet d'établir une séquence d'assemblages de Foraminifères définissant les 6 zones principales de la fig. 2. Ces zones représentent les éléments d'une échelle biochronologique discrète (GUÉX 1987, p. 2), qui possède un degré de fiabilité et des propriétés plus générales que les échelles biostratigraphiques de type continu, basées sur des zones d'extensions partielles, classiquement établies, à valeur régionale. En effet les zones d'assemblages et d'extensions proposées ici sont isolées les unes des autres par des intervalles de séparation. Dans l'état actuel des connaissances, les limites de ces zones ne montrent jamais de chevauchements dans toutes les régions péri-méditerranéennes étudiées, jusque dans les provinces orientales (Iran, Oman). Cette échelle peut donc être reconnue comme un bon instrument de corrélation (malheureusement un peu grossier) à l'échelle de la Téthys jurassique. Toutefois on ne peut affirmer que les limites des zones soient partout synchrones: il faut tenir compte du temps de migration des microfaunes le long des marges téthysiennes. Dans les

milieux carbonatés peu profonds, ce facteur n'est malheureusement pas encore connu; il pourrait remettre en cause la qualité des corrélations à longue distance.

La calibration des zones de Foraminifères avec les zones d'Ammonites ou de Calpionelles est difficile à établir. Certaines plates-formes carbonatées sont très défavorables de ce point de vue: la sédimentation carbonatée, en milieu peu profond, subsiste parfois pendant des périodes de temps énormes (plus de 100 Ma.) couvrant une grande partie du Mésozoïque, sans influence de mer ouverte du type marnes à Ammonites, calcaires à Crinoïdes, etc. (Yougoslavie, Italie, Turquie, Oman, etc.). Par contre d'autres domaines (Bassin de Paris, Jura, Briançonnais préalpin, Maroc), tectoniquement plus actifs, ont montré des variations paléobathymétriques marquées permettant aux organismes pélagiques d'envahir sporadiquement les plates-formes carbonatées. Cette alternance de faciès carbonatés peu profonds avec des faciès pélagiques contenant des Ammonites a permis localement d'étalonner la succession de zones discrètes proposées sur la fig. 2. Les références utilisées sont les suivantes (les numéros renvoient à la fig. 2).



Figure 2.—Echelle biochronologique téthysienne. Les assemblages définis à droite de la figure (en grisé) représentent des zones discrètes (basées en majorité sur des genres), toujours isolées par des intervalles de séparation.

Définition des zones (d'après la nomenclature de HEDBERG 1979, p. 67 et sq.):

- 1 - zone d'extension des Orbitopsellinae,
 sous-zone de lignage (phylozone) à *Lituosepta*,
 sous-zone de lignage (phylozone) à *Orbitopsella*,
 sous-zone d'extension locale à *Pseudopfenderina* (au Maroc).
- 2 - zone d'extension à *Pseudocyclammia liasica*.
- 3 - zone d'association à *Timidonella* et *Gutnicella*.
- 4 - zone d'association à *Paleopfenderina*, *Alzonella*, etc.,
 sous-zone d'extension locale à *Orbitammia* (marge N.-européenne).
- 5 - zone d'association à *Alveosepta*, *Labyrinthina*, etc.
- 6 - zone d'extension à *Anchispirocyclina*,
 sous-zone d'extension à *Protopenneroplis trochangulata* (10).

La colonne Div. (diversité) indique le nombre de taxons genres (Lituolidés, Miliolidés, Trocholines, Foraminifères à paroi double, etc. des plates-formes carbonatées «bahamiennes») par étage. Un maximum de diversité (33) est atteint au Bathonien.

Les numéros avec un astérisque font référence aux découvertes d'Ammonites et de Calpionelles (voir le texte).

Biochronological scale of Foraminifera for the tethysian realm. Assemblages at the right of the figure (in gray) represent discret zones (based mainly on genera) which never overlap.

The column Div. (diversity) gives the number of genera (Lituolids, Miliolids, Trocholinids, Foraminiferids with double wall, of «bahamian» shallow carbonate platforms) by stage. Note a maximum of diversity (33) during the Bathonian.

Numbers with an asterisk refer to Ammonites and Calpionellids (see the text).

- 1 et 2 d'après des Ammonites trouvées au Maroc et déterminées par M. R. Du Dresnay (SEPTFONTAINE 1984 a, fig. 4).
3. selon une communication orale de M. A. MILHI, géologue au Ministère des Mines à Rabat: le niveau à *Timidonella* dans le Haut Atlas se situe entre deux niveaux à Ammonites respectivement de l'Aalénien moyen (*Planammatoceras gr. spinosum*) et du Bajocien inférieur (*Otoites sauzei*). Les déterminations sont de M. S. Elmi (Lyon).
- 4, 5 et 6 dans le domaine du bassin sub-briançonnais des Préalpes (SEPTFONTAINE 1984 b, p. 39) le genre *Archaeosepta* est resédimenté en turbidites, avec *Orbitamina*, dans des niveaux du Bathonien datés par Ammonites; ces deux genres sont absents des turbidites calloviennes. Le genre *Orbitamina* se situe classiquement dans le Bathonien supérieur du Bassin de Paris dans la zone à *Clydoniceras discus* (MAYNC 1961).
7. d'après une communication orale de M. J. THIERRY (Dijon) le genre *Praekurnubia* a été observé dans le Callovien (z. à macrocephalites) de Bourgogne.
8. Les genres *Alveosepta*, *Labyrinthina* et *Parurgonina* ont été situés stratigraphiquement par PASCAL (1973) dans l'Oxfordien sup.-Kimmeridgien inf. de la région de Dijon.
9. d'après la monographie de RAMALHO (1971) la zone à *Alveosepta/Labyrinthina* se situe immédiatement sous la limite Kimmeridgien/Portlandien (niveau à *Lithacoceras siliceus*) au cap d'Espichel (Portugal). les premières *Anchispirocyclina* apparaissent au-dessus de cette limite.
10. La première apparition de *Protopeneroplis trochangulata* SEPTFONTAINE (cette espèce est un synonyme de *Hoeglundina* (?) *ultragranulata* GORBATCHIK, 1971), Foraminifère index des marges carbonatées du domaine téthysien (connu depuis la Méditerranée occidentale jusqu'au Pakistan), à la limite Jurassique/Crétacé, a pu être récemment datée du Tithonique moyen par des Calpionelles dans les Préalpes suisses (HEINZ et ISENSCHMID 1988).

Enfin il faut noter que le sommet de la biozone à *Anchispirocyclina lusitanica* (RAMALHO 1985, p. 42) se situe au passage Jurassique-Crétacé d'après les Calpionelles (DURAND-DELGA et REY 1982). Dans la région de Lisbonne, *A. lusitanica* est associée à des Charophytes et Ostracodes du Berriasien inférieur (REY *et al.* 1968).

L'échelle biochronologique proposée pourrait être légèrement améliorée en combinant les extensions stratigraphiques des Foraminifères avec celles des Algues calcaires (dasycladacées), en particulier au Jurassique moyen et supérieur. Cette opération fera l'objet d'un prochain thème de discussion du groupe de travail, qui devra s'élargir en accueillant des spécialistes des Algues calcaires.

Enfin il est clair que, au niveau régional, il est possible d'établir une biozonation beaucoup plus précise (parfois à l'échelle de l'étage) en utilisant les extensions stratigraphiques locales sous forme de zones d'intervalle ou d'extension des taxons-genres (HEDBERG 1979). Les zones de lignage peuvent aussi parfois être utiles. Déjà de bons résultats ont été obtenus dans le domaine briançonnais préalpin et au Maroc (SEPTFONTAINE 1984 a et b) ainsi

qu'en Sardaigne (travail non publié) et dans les Pyrénées (PEYBERNES 1976). Des travaux en cours en Yougoslavie avec des collègues du Service géologique de Zagreb (I. Velic et Y. Gusic) sont aussi prometteurs de ce point de vue.

5. PHYLOGÉNIE ET CLASSIFICATION DES GRANDS LITUOLIDÉS DES PLATES-FORMES CARBONATÉES

L'établissement d'un arbre phylogénétique est une entreprise très subjective. Pour éviter de proposer une construction purement spéculative, il convient d'adopter une certaine méthode (l'apport de l'intuition restant cependant important) qui consiste à procéder en deux étapes :

1. Décrire les caractères (en principe au niveau générique), en adoptant une nomenclature uniforme. A ce stade les caractères homologues ou analogues ne sont pas différenciés. On pourra cependant accorder déjà un certain poids à des caractères comme la paroi ou le mode d'enroulement (planispiralé versus trochospiralé):

En effet, le caractère de l'enroulement (trochospiralé ou planispiralé) est classiquement considéré comme possédant une valeur taxonomique supérieure, par exemple chez les Mollusques ou les Foraminifères. D'autres caractères moins stables dans les populations (ornementation, type d'ouverture, etc.) se situent à un niveau hiérarchique inférieur de la taxonomie.

Ainsi, la majorité des Gastéropodes montre une coquille trochospiralée sans aucune tendance à la symétrie bilatérale. Seul le sous-ordre des Bellerophontina (formes primitives du Cambrien inférieur au Trias inférieur) est planispiralé, sans indication de passage au mode trochospiralé. Chez les Céphalopodes, le mode d'enroulement dominant est la planispire. Toutefois, on peut trouver un autre type d'enroulement, mais alors uniquement trochospiralé, chez certaines familles hétéromorphes comme les Turrilitidés. D'autres familles d'hétéromorphes (Nostocératidés, Diplomocératidés) montrent parfois une tendance au retour à la symétrie bilatérale, *mais au cours de leur évolution* (ARKELL, KUMMEL et WRIGHT 1957, p. L. 222-224) et non pas dans une même population contemporaine spécifique. Chez les Foraminifères, le mode d'enroulement est aussi un caractère que l'on peut considérer comme stable à l'intérieur d'une population spécifique (provenant d'un même niveau stratigraphique), d'un genre ou même d'une famille (voir par exemple la définition des familles de Globigerinacea chez LOEBLICH et TAPPAN 1964, dont certaines sont élevées au rang de superfamilles par ces mêmes auteurs en 1968). Cette stabilité du mode d'enroulement chez des groupes très divers suggère que ce caractère est bien un plan de construction («*Bauplan*») dépendant de l'histoire phylétique du groupe considéré, donc de contraintes génétiques internes.

Un premier groupement des types morphologiques voisins (comprenant les homéomorphes) peut être proposé. C'est l'approche cladiste.

2. Trier les groupes monophylétiques sur la base d'arguments extérieurs à la morphologie du Foraminifère (principes 1 à 6 de SEPTFONTAINE 1988):
 - répartition spatiale (paléoécologie et paléobiogéographie).
 - répartition temporelle (stratigraphie; mise en évidence des homéomorphes).

–l'évolution comparée avec les grands Foraminifères tertiaires, qui aboutit à un modèle d'évolution standard pour un type morphologique donné (p. ex. les Foraminifères planispiralés).

–l'étude des hétérochronies du développement ontogénétique, en particulier l'accélération et la palinogénèse; la récapitulation ontogénétique est un principe qui, au moins chez les Foraminifères, peut donner de bons résultats pour reconstituer une lignée phylétique.

Cette démarche, quoique encore très intuitive, a le mérite d'une certaine souplesse comparée aux méthodes «automatiques» trop systématiques des cladistes. Elle aboutit à une proposition de nouvelle classification «naturelle» (phylogénétique) comparée aux systèmes «artificiels» (basés sur de simples analogies morphologiques) proposés par LOEBLICH et TAPPAN (1964 et 1988); voir à ce sujet l'introduction de SEPTFONTAINE (1988, p. 230).

Dans l'état actuel des connaissances les participants du *workshop* considèrent que la classification évolutive proposée par SEPTFONTAINE (1988) et rappelée ci-dessous est une hypothèse de travail cohérente, qui a l'avantage de tenir compte du maximum de données (provenant du milieu, de la stratigraphie et de la morphologie) concernant ce groupe de microfossiles. Cette classification étant bien sûr incomplète (il manque les grands Foraminifères des plates-formes carbonatées du Crétacé) et parfois spéculative, il conviendra donc de la compléter et de la modifier dans l'avenir en fonction de nouvelles découvertes.

Superfamille Lituolacea de BLAINVILLE, 1825

Remarques: dans la définition de SEPTFONTAINE (1988) cette superfamille ne groupe que les Foraminifères microgranulaires - agglutinants complexes des milieux restreints (lagons) carbonatés peu profonds. Cependant certains genres crétacés tel *Choffatella* ont exceptionnellement déjà colonisé les milieux de mer ouverte (MAGNIEZ-JANNIN 1989). La superfamille Lituolacea est donc prise ici dans un sens très restreint puisqu'elle ne comprend pas les nombreux genres de Foraminifères agglutinants à structure interne simple liés aux milieux de mer ouverte (milieu marin franc) et aux sédiments détritiques argilo-gréseux. La définition morphologique de la superfamille est donnée par SEPTFONTAINE (1988, p. 241).

Sur la base du mode d'enroulement on distingue deux groupes de familles (fig. 1):

1. Les Mesoendothyridae, les Hauraniidae et les Everticyclamminidae à enroulement planispiralé.
2. Les Pfenderinidae et les Valvulinidae à enroulement trochospiralé.

Famille Mesoendothyridae VOLOSHINOVA, 1958

Répartition stratigraphique: Lias inf. à Crétacé.

Remarques: cette famille groupe tous les Foraminifères complexes issus du tronc commun représenté par les variants du genre *Mesoendothyra*, et possèdent tous une kérothèque dans la paroi. C'est un phylum très homogène

et relativement facile à identifier. Il comprend les sous-familles suivantes: Mesoendothyridae, Planiseptinae, Orbitopsellinae et Labyrinthininae. Dans le Crétacé de nombreux genres (*Charentia*, *Melathrokerion*, *Scandonea*, *Debarina*, etc...) sont vraisemblablement liés phylogénétiquement aux Mesoendothyridae.

Famille Hauraniidae SEPTFONTAINE, 1988

Répartition stratigraphique: Lias inf.–Malm à Crétacé?

Remarques: cette famille hétérogène pose encore des problèmes, en particulier au niveau des genres *Orbitammina* et *Gutnicella* dont la relation phylétique avec le genre *Haurania* est loin d'être démontrée (voir discussion chez SEPTFONTAINE 1988, p. 235).

La plupart des Hauraniidae possèdent un réseau hypodermique en marge de la loge, ainsi qu'une zone centrale libre (Amijiellinae) ou occupée par des piliers (Hauraniinae). Les Pseudocyclammines du Jurassique et du Crétacé sont peut-être issues du genre *Haurania* à la suite du ralentissement du développement ontogénétique (hétérochronie de type néoténie ou progenèse).

Famille Pfenderinidae SMOUT et SUGDEN, 1962

Répartition stratigraphique: Lias inf.–Crétacé inf.

Remarques: Ce groupe de Foraminifères trochospiraux est rattaché au genre *Siphovalvulina*; des types morphologiques de passage entre *Siphovalvulina* et *Pseudopfenderina* ont été observés à plusieurs reprises dans le Lias moyen d'Afrique du Nord (SEPTFONTAINE 1981 et 1984 a). Par contre cette relation phylétique est moins évidente au Dogger (*Paleopfenderina*) et au Crétacé inférieur (*Pfenderina*). Dans l'état actuel des connaissances l'évolution des Pfenderinidés paraît se dérouler selon un mode itératif, avec une radiation adaptative particulièrement marquée au cours du Bathonien. Dans cet étage on note l'apparition brutale (migrations) de types bien différenciés: *Chablaisia*, *Satorina*, *Steinekella*, etc. D'autre part il paraît possible que le genre *Kilianina*, placé précédemment dans les Valvulinidés, soit issu du genre *Satorina* suite à une modification du septum (septum plan chez *Satorina* devenant ondulé chez *Kilianina*, voir plus haut). On notera encore qu'à deux reprises (chez les Kurnubiinae et chez *Steinekella*) un réseau hypodermique se développe dans la zone marginale des loges.

Famille Valvulinidae BERTHELIN, 1880

Répartition stratigraphique: Lias (?)–Dogger–Actuel

Remarques: Cette famille qui comprend les Valvulininae (*Valvulina*, *Paravalvulina*), les Parurgonininae (*Parurgonina* et peut-être certaines Kilianines?) au Jurassique et les Chrysalidininae (*Praechrysalidina*,

Chrysalidina, *Accordiella*) au Crétacé forme un groupe phylétique homogène. On notera que ces différents genres montrent tous la présence d'une kériothèque dans la paroi. Les Valvulinidae évolués possèdent également un système de stolons entrecroisés dans la zone centrale des loges.

Famille Everticyclamminidae SEPTFONTAINE, 1988

Répartition stratigraphique: Lias inf.–Crétacé (Aptien).

Remarques: Cette famille se distingue aisément des autres taxons de Lituolidés des plates-formes carbonatées par la présence d'une ouverture terminale unique, en fente irrégulière, chez ses trois représentants: *Everticyclammina*, *Rectocyclammina* et *Feurtillia*. La paroi montre une texture de type alvéolaire.

La classification proposée ci-dessus devrait servir de modèle à une taxonomie évolutive plus élaborée incluant en particulier les Foraminifères complexes du Crétacé.

A ce stade on peut quand même risquer quelques réflexions quant aux modalités de l'évolution des grands Foraminifères complexes:

- Chez les formes planispiralées la séquence évolutive virtuelle proposée par SEPTFONTAINE (1988, fig.1) paraît s'appliquer dans presque tous les cas, à l'exception du genre *Anchispirocyclina* dont l'ancêtre (à test adulte cylindrique) n'est pas encore connu. Le passage à des formes à test réniforme/discoïde représente une augmentation évidente du volume de la coquille, donc une possibilité accrue de stockage des algues symbiotiques. L'évolution tend donc ici vers un accroissement du potentiel d'échanges nutritifs au cours du temps. Il s'agit peut-être d'un exemple de coévolution.
- Du fait des possibilités de variations morphologiques limitées chez les Foraminifères l'évolution apparaît dans tous les cas typiquement itérative (quelques exemples sont soulignés, SEPTFONTAINE 1981, fig. 8 et 9).
- L'apparition subite de taxons nouveaux sur certaines plates-formes carbonatées (*Chablaisia* en Briançonnais; *Timidonella* en Sardaigne, etc.) suggère un mode d'évolution ponctué. Cette hypothèse est renforcée par les premiers résultats d'une étude sur les variations du diamètre des Orbitopselles au cours du temps dans plusieurs coupes exceptionnellement riches du Moyen-Atlas marocain: l'augmentation du diamètre s'effectue clairement par «à coups» successifs, suivis d'une période de stabilité (SEPTFONTAINE travail non publié).

De manière plus générale la plupart des Lituolidés montrent une stabilité morphologique sur de longues durées. Nous n'avons pas observé de différences significatives entre les *Chablaisia* du Dogger des Préalpes et celles de l'Oxfordien de Yougoslavie par exemple.

L'évolution des grands Lituolidés est un sujet passionnant et bien des problèmes restent encore à résoudre, en liaison avec les variations du niveau marin et les vitesses des migrations sur les marges de la Téthys mésozoïque. C'est un futur sujet d'étude, qui sera esquissé dans le thème suivant.

6. INFLUENCE DES VARIATIONS EUSTATIQUES RELATIVES SUR L'ÉVOLUTION ET LA RÉPARTITION DES LITUOLIDÉS DANS LES LAGONS

Dans l'état actuel, aucune étude de détail n'a été engagée dans les sédiments carbonatés jurassiques pour tenter de mettre en évidence une quelconque relation de cause à effet entre les variations du niveau marin (transgressions, régressions) et l'apparition de populations nouvelles de Foraminifères. Cette approche a été tentée par ARNAUD-VANNEAU (1986) pour les Foraminifères benthiques du Crétacé inférieur du sud de la France. Une relation entre le renouvellement des associations microfauniques et les périodes de submersion des plates-formes peut être globalement établie. Cependant les Foraminifères benthiques du Crétacé inf. considérés sont beaucoup plus ubiquistes que ceux des lagons jurassiques qu'on ne trouve pratiquement jamais dans les milieux circalittoraux. Le cas des Foraminifères complexes, vivant uniquement dans les milieux restreints de plate-forme interne au Jurassique, doit donc être étudié à part.

Malgré le manque d'études sur les relations entre l'évolution des assemblages de microfaunes dans le temps et les variations climatiques eustatiques au Jurassique, nous essayerons d'avancer quelques considérations générales concernant les modèles de spéciation proposés par divers auteurs (HALLAM 1978, GOULD et ELDREDGE 1977, MAHÉ et DEVILLERS 1981) et appliqués aux Lituolidés du Jurassique. Selon le principe de la spéciation allopatrique (MAYR 1974), l'apparition d'une espèce nouvelle ne s'effectue qu'à partir d'une population pionnière isolée génétiquement de l'espèce souche par un obstacle à la reproduction (généralement un obstacle topographique). Dans le cas des lagons peu profonds des bordures de la Téthys jurassique la situation d'isolement d'une population sera idéalement créée lors d'une baisse de niveau marin qui se traduira par un morcellement, en plans d'eau isolés, des domaines de vie des espèces (MAHE et DEVILLERS 1981, p. 487). Ainsi les périodes de régressions marines coïncideront avec l'apparition d'espèces nouvelles, qui ne feront véritablement «apparition» dans les sédiments que pendant la période transgressive suivante. Cette dernière correspondra à un intervalle de stase morphologique pour les espèces nouvelles qui ont supporté la période de crise de l'environnement (sélection d'espèces auct.).

On peut essayer de tester ce modèle pour les grands Lituolidés dans le cadre de l'évolution sédimentaire cyclique des plates-formes carbonatées :

1. A l'échelle du cycle émerusif métrique (SEPTFONTAINE 1985) assimilé au PAC de GOODWIN et ANDERSON (1985) d'origine astronomique (cycle de précession ?) ou non (comblements successifs dans un cadre de remontée eustatique constante et progressive) l'influence de la variation périodique du niveau marin sur l'apparition de types morphologiques nouveaux est de toute évidence nulle. En effet de nombreuses coupes, étudiées au banc par banc en particulier dans le Lias du Haut-Atlas et le Jurassique des Dinarides, montrent clairement qu'après chaque épisode de retrait des eaux, la même microfaune, au niveau spécifique, réapparaît dans la boue

subtidale de la base du cycle suivant (stase morphologique des espèces). L'explication logique serait que le temps disponible (quelques milliers d'années?) lors de la phase régressive à la fin du cycle serait beaucoup trop court pour permettre l'apparition de formes nouvelles.

A plus grande échelle, l'étude de l'apparition et de la disparition des Mesoendothyridae au cours du Lias moyen (Maroc, Dinarides, Oman) montre que ce groupe de Foraminifères complexes (*Lituosepta*, *Orbitopsella*, *Paleomayncina* et *Planisepta*) apparaît puis disparaît indépendamment de toute variation de faciès. Le milieu reste constant (répétition de cycles émergifs en milieu de lagon) depuis le Sinémurien jusqu'au Domérien au moins. En particulier l'extinction de ces différents genres s'échelonne dans le temps au cours du Domérien bien avant la crise du Toarcien (submersion et disparition des plates-formes carbonatées «bahamiennes» sur presque tout le domaine téthysien, sauf l'Oman).

2. Il serait tentant d'essayer de relier la succession d'apparitions (et les disparitions) des principales sous-familles de Lituolidés (*Orbitopsellinae*, au Lias moyen; *Paleopfenderininae* et certains *Hauraniidae* au Dogger) avec les cycles eustatiques de 3^e ordre de VAIL *et al.* (1977). Cependant dans certaines grandes plates-formes carbonatées comme les Dinarides nous n'avons pour l'instant pas trouvé trace de ces événements eustatiques, en particulier des périodes de bas niveau marin (comme l'épisode régressif du Bathonien supérieur reconnu dans le Bassin de Paris, le Jura et le Briançonnais marqué parfois par une discontinuité sédimentaire évidente). De toute manière cet événement ne s'accompagne d'aucune innovation particulière dans la microfaune de Pfenderinidés du Dogger supérieur dans les divers domaines. En première approche il paraît donc bien difficile de corréliser l'apparition de taxons nouveaux avec des événements régressifs dont l'enregistrement est très irrégulier d'une plate-forme carbonatée à l'autre.

La seule certitude, qui est une évidence, c'est que les Lituolidés peuvent disparaître parfois brutalement à la suite de l'ennoisement (limite Callovien-Oxfordien dans le Briançonnais) ou de l'émergence généralisée d'une plate-forme carbonatée. Ce fait localisé n'a aucun impact sur l'évolution des populations; il provoque seulement des extinctions locales.

Les remarques ci-dessus montrent que l'approche de ce problème est nécessairement pluridisciplinaire. Dans le futur, l'étude sédimentologique détaillée des dépôts carbonatés péri-téthysiens permettra peut-être de mettre en évidence des discontinuités significatives du point de vue de l'eustatisme avec d'autres moyens d'investigation que l'étude des milieux par les structures sédimentaires et diagénétiques.

Enfin il convient d'être très critique dans l'évaluation des épisodes transgressifs sur les plates-formes «bahamiennes». Il est parfois difficile de distinguer des niveaux de tempêtes («washover sediments») plurimétriques, contenant des organismes de mer ouverte (Ammonites), avec de véritables incursions marines liées à une transgression. Dans les niveaux de tempêtes les Foraminifères peuvent être exceptionnellement très concentrés, en raison de la flottation des tests (niveaux à *Mayncina*, décrits par SEPTFONTAINE 1985).

7. RÉPARTITION PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE DES GRANDS LITUOLIDÉS SUR LES DEUX MARGES DE LA TÉTHYS. MIGRATIONS ET ENDÉMISME

Ces dernières années plusieurs travaux de compilation, fruit des recherches de micropaléontologues français, ont permis d'établir un tableau général de la répartition paléobiogéographique des Lituolidés mésozoïques, depuis l'Amérique centrale jusqu'au Pamir (PELISSIE *et al.* 1982, BASSOULLET *et al.* 1985, FOURCADE et MICHAUD 1987). Pour le Jurassique, quelques résultats importants de ces études ont été rappelés par l'un de nous (J.-P. Bassoullet) :

—Au cours du Jurassique la presque totalité des genres (en général monospécifiques) de Lituolidés, ainsi que les Foraminifères à paroi double (*Archaeosepta*, *Protopenneroplis*), sont cosmopolites. La diversité générique est donc sensiblement homogène sur l'ensemble des plates-formes carbonatées péri-téthysiennes depuis le Maroc jusqu'à l'Oman. Un exemple frappant est celui des premiers Mesoendothyridés (*Lituosepta*, *Orbitopsella*, *Paleomayncina*) et Hauraniidés qui colonisent toute la marge sud-téthysienne au Lias inf. à moyen.

—Un certain provincialisme se marque au Bathonien et ne concerne que deux genres: *Orbitammina* et *Paracoskinolina* reconnus sur la marge nord-téthysienne seulement. La province à *Satorina* (marge sud) est douteuse, du fait de la synonymie probable de ce genre avec *Conicopfenderina mesojurassica* (MAYNC).

—Le sens des migrations des peuplements a pu être reconnu dès l'Oxfordien (d'Est en Ouest) en particulier en direction des marges atlantiques. Cette tendance va s'accroître au cours du Crétacé.

—Les auteurs s'accordent pour admettre un mode de dispersion par dérive de radeaux d'algues, dans le cas des formes épiphytes du moins. Cette répartition est donc liée à l'existence de courants marins océaniques importants.

La répartition paléobiogéographique des Foraminifères complexes au cours du Bathonien sur les marges de la Téthys occidentale a été présentée par SEPTFONTAINE (poster, travail non publié). Ce travail de détail confirme l'homogénéité des peuplements de part et d'autre de la Téthys: sur 28 genres, 80 % sont cosmopolites alors que seulement 20 % seraient limités à la marge nord au Bathonien (*Orbitammina*, *Koskinobullina*, *Conicospirillina*, *Chablaisia*). Ces deux derniers genres coloniseront les deux marges de la Téthys dès la base du Malm.

Le caractère fragmentaire des plates-formes carbonatées «bahamiennes» est démontré, en particulier en France (PURSER 1979) et dans les Préalpes suisses. Ainsi contrairement à une idée trop généralement répandue (par exemple PELISSIE *et al.* 1982), les plates-formes carbonatées bahamiennes jurassiques sont très discontinues le long des marges nord et sud. Elles n'ont parfois jamais été en connexion (Bourgogne, Briançonnais, domaine provenço-sarde, etc...). En effet au Jurassique inférieur et moyen le Jura méridional et l'Helvétique montrent des faciès de plates-formes ouvertes représentés par des sables bioclastiques à Crinoïdes et Bryozoaires ou des

pélites gréseuses, représentant déjà un milieu probablement circalittoral défavorable aux Lituolidés complexes des lagons protégés.

Le problème du provincialisme dans ce contexte est en fait lié au pouvoir de résolution biostratigraphique. En effet, à l'échelle de l'époque, les peuplements apparaissent répartis de manière homogène sur l'ensemble des plates-formes carbonatées péri-téthysiennes. Dans les faits l'étude des répartitions stratigraphiques comparées de certains taxons choisis (*Valvulina lugeoni*, *Chablaisia*, *Paleopfenderina salernitana*, etc.) dans divers domaines : Sardaigne, Aquitaine, Briançonnais, Italie, Dinarides montre clairement que ces répartitions relatives peuvent être très différentes (parfois inversées) d'un domaine à l'autre, dans un faciès pratiquement constant. Cette observation suggère donc un provincialisme marqué de la plupart des grands Foraminifères complexes, dans un intervalle de temps qui échappe au pouvoir de résolution de notre horloge biostratigraphique (fig. 2). Il faut donc admettre que, dans une tranche de temps suffisamment courte (un étage ou une fraction d'étage) les peuplements des diverses plates-formes carbonatées péri-téthysiennes devaient être très incomplets. La colonisation d'une nouvelle plate-forme par un taxon étranger a dû se faire de manière très sporadique au cours du temps, ce qui cadre bien avec l'hypothèse du radeau d'algues et souligne l'isolement des lagons carbonatés.

Il est cependant paradoxal de constater, qu'après avoir été largement répandus le long des marges carbonatées de la Néotéthys, les taxons cosmopolites (*Orbitopsella*, *Timidonella*, *Pfenderina*, etc.) ne montrent aucune tendance visible à la spéciation. C'est pourtant un exemple d'isolement géographique parfait, qui devrait amener à la création de morphologies nouvelles, selon le modèle de la spéciation allopatrique. Il y a là probablement une réponse génétique à trouver à ce problème (limitation des possibilités de variation dans le pool génique?). L'étude de l'Actuel permettra peut-être de trouver une solution.

Enfin d'une manière plus générale il convient de distinguer plusieurs types de provincialisme, dans une optique temporelle:

1. Le provincialisme franchement endémique: le taxon reste confiné au domaine où il s'est développé sans jamais en dépasser les limites. C'est le cas des genres *Pseudopfenderina* au Maroc, *Orbitamina* sur la marge nord-téthysienne et *Biokovina* limité à la plaque apulienne (Italie, Dinarides).
2. Le provincialisme temporaire: après un certain temps (de l'ordre d'un étage), le taxon quitte son territoire d'origine pour migrer vers d'autres plates-formes carbonatées. C'est le cas du genre *Chablaisia* qui a dû traverser l'océan piémontais au cours du Dogger supérieur, à partir de sa province originelle: le domaine briançonnais.
3. Il faut aussi distinguer un pseudo-provincialisme lorsque le peuplement considéré est simplement lié à la ceinture de faciès qui lui est favorable: les Mesoendothyridés (*Orbitopsella*, etc.) ne sont répartis que le long de la marge sud-téthysienne parce que les faciès carbonatés «bahamiens» sont presque totalement absents de la marge nord (excepté dans les chaînes bétiques).

8. CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Après ce tour d'horizon des différents thèmes qui se rattachent à l'évolution dans le temps et dans l'espace des plates-formes carbonatées «bahamiennes» au Jurassique et de leur microfaune, on peut établir un bref bilan des connaissances et des problèmes en suspens :

1. L'étude taxonomique de ce groupe étant pratiquement achevée, il est peu probable que l'on trouve de nouveaux genres de Lituolidés jurassiques dans les années à venir. Certains problèmes limités concernant la taxonomie et la morphologie restent cependant à résoudre.
2. On pourrait envisager la mise au point d'un catalogue des grands Foraminifères du Jurassique, en insistant sur l'aspect paléobiogéographique. Toutefois un tel travail de longue haleine demanderait la participation plus large de nos collègues micropaléontologistes, en particulier en Italie.
3. La répartition stratigraphique relative des taxons est encore mal connue dans bien des plates-formes carbonatées. Chaque participant devrait élaborer une «*range chart*» précise résumant les connaissances sur les plates-formes carbonatées de son pays respectif (avec le statut taxonomique de chaque taxon mis à jour). Actuellement certaines provinces sont déjà bien connues de ce point de vue: Maroc, Sardaigne, Provence, Briançonnais et Dinarides. Un effort reste à fournir pour les plates-formes plus orientales.
4. L'interprétation phylogénétique est, par définition, toujours perfectible. Il reste donc beaucoup à faire dans ce domaine et en particulier au niveau des modèles de spéciation. L'approche paléobiogéographique est ici indispensable. La relation entre l'évolution séquentielle des sédiments et l'évolution des peuplements est un thème passionnant, mais qui demandera une meilleure documentation micropaléontologique et une connaissance précise de l'évolution sédimentaire des plates-formes carbonatées considérées.

9. BIBLIOGRAPHIE

- ARKELL W.J., KUMMEL B., WRIGHT C. W., 1987. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L: Mollusca 4, Cephalopoda Ammonoidea. Mesozoic Forms, Systematic descriptions. *Geol. Soc. Amer. Univ. Kansas Press*.
- ARNAUD-VANNEAU A., 1986. Variations dans la composition et dans la diversité des faunes de Foraminifères benthiques du Crétacé inférieur sur quelques plates-formes carbonatées téthysiennes de l'Europe et du Moyen-Orient. *Bull. Soc. géol. France* 8.2: 245-253.
- BANNER F.T., 1970. A synopsis of the Spirocyclinidae. *Rev. Espan. Micropaléont.* 2. 3: 243-290.
- BASSOULLET J.P., CHABRIER G. et FOURCADE E., 1976. Données complémentaires sur la morphologie, la structure interne et la position stratigraphique de *Timidonella sarda* (Foraminifère, Lituolidae). *Rev. Micropaléont.* 19.1: 3-18.

- BASSOULLET J.P., FOURCADE E. et PEYBERNES B., 1985. Paléobiogéographie des grands Foraminifères benthiques des marges néotéthysiennes au Jurassique et au Crétacé inférieur. *Bull. Soc. géol. France* 8.5: 699-713.
- DOUVILLE H., 1906. Evolution et enchaînement des foraminifères. *Bull. Soc. géol. France* 4.6: 588-602.
- DURAND-DELGA M. et REY J., 1982. Découverte de Calpionelles dans le Jurassique terminal et le Crétacé basal de l'Algarve (Portugal). *C. R. Acad. Sci. Paris* 295: 237-242.
- FOURCADE E. et MICHAUD F., 1987. L'ouverture de l'Atlantique et son influence sur les peuplements des grands foraminifères des plates-formes péri-océaniques au Mésozoïque. *Geodynamica Acta (Paris)* 1.4/5: 247-262.
- GOODWIN P.W. et ANDERSON E.J., 1985. Punctuated aggradational cycles: a general hypothesis of episodic stratigraphic accumulation. *J. Geol.* 93: 515-533.
- GOULD S.J. et ELDREDGE N., 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115-151.
- GUEx J., 1987. Corrélations biochronologiques et associations unitaires. Presses polytechniques romandes, Lausanne. 241 p.
- HALLAM A., 1978. How rare is phyletic gradualism and what is its evolutionary significance. Evidence from Jurassic bivalves. *Paleobiology* 4: 16-25.
- HEDBERG H., 1979. Guide stratigraphique international; classification, terminologie et règles de procédures. Doin édit., Paris. 233 p.
- HEINZ R.A. et ISENSCHMID C., 1988. Mikrofazielle und stratigraphische Untersuchungen im Massivkalk (Malm) der Préalpes médianes. *Eclogae geol. Helv.* 81. 1: 1-62.
- HENSON F.R.S., 1948. Larger imperforate foraminifera of South Western Asia. *Brit. Mus. nat. Hist. (London)*: 1-127.
- HOTTINGER L., 1967. Foraminifères imperforés du Mésozoïque marocain. *Notes Mém. Serv. géol. Maroc* 209: 1-168.
- HOTTINGER L., 1988. Terminologie morphologique des foraminifères crétacés. Document inédit.
- LEE J.J., 1974. Towards understanding the niche of foraminifera. In R.H. HEDLEY et C.G. ADAMS (ed.). *Foraminifera* vol. 1: 207-260.
- LOEBLICH A.R. et TAPPAN H., 1964. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part C: Protista 2 (vol. 1-2). Geol. soc. America, Univ. Kansas Press. 900 p.
- LOEBLICH A.R. et TAPPAN H., 1988. Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand et Reinhold comp. édit. New-York. 970 p.
- MAGNIEZ-JANNIN F., 1989. Une nouvelle espèce de Foraminifère (Cyclamminidae) de l'Hauterivien du Bassin de Paris: *Choffatella singularis* n. sp. *Rev. de Micropal.*, 32.1: 16-29.
- MAHÉ J. et DEVILLERS C., 1981. Stabilité de l'espèce et évolution: la théorie de l'équilibre intermittent («punctuated equilibrium»). *Geobios, Lyon*, 14. 4: 477-491.
- MAYR E., 1974. Populations, espèces et évolution. Herrmann édit., Paris. 496 p.
- PASCAL A., 1973. Stratigraphie du Jurassique supérieur de la région de Dijon (Oxfordien moyen - Portlandien). *Bull. B.R.G.M. (2)*, 1, 2: 99-112.
- PELISSIE T., PEYBERNES B. et REY J., 1982. Tectonique des plaques et paléobiogéographie des grands Foraminifères benthiques et des Algues calcaires du Dogger à l'Albien sur le pourtour de la Mésogée. *Bull. Soc. géol. France*, 7.5/6: 1069-1076.
- PEYBERNES B., 1976. Le Jurassique et le Crétacé inférieur des Pyrénées franco-espagnoles entre la Garonne et la Méditerranée. Thèse Univ. Toulouse. 459 p.

- PURSER B.H., 1979. Middle Jurassic sedimentation on the Burgundy platform. Symposium «Sédimentation du Jurassique W-européen». *A.S.F. publ. spéc. 1*, Paris: 75-84.
- RAMALHO M.M., 1971. Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur des environs de Lisbonne (Portugal). *Serv. geol. Portugal, Mem. 19 (ns)*: 1-212.
- RAMALHO M.M., 1985. Considérations sur la biostratigraphie du Jurassique supérieur de l'Algarve oriental (Portugal). *Com. Serv. Geol. Portugal*, 71/1: 41-50.
- REICHEL M., 1930. Sur la structure des Alvéolines. *Eclogae geol. Helv.* 24.2: 289-303.
- REY J., GRAMNAST L., CÉRTLI H.J. et RAMALHO M., 1968. Les couches de passage du Jurassique au Crétacé du nord du Tage (Portugal). *C. R. Somm. Soc. Geol. France* 5: 153-154.
- SEPTFONTAINE M., 1981. Les Foraminifères imperforés des milieux de plate-forme au Mésozoïque: détermination pratique, interprétation phylogénétique et utilisation biostratigraphique. *Rev. Micropaléont.* 23.3/4: 169-203.
- SEPTFONTAINE M., 1984. Biozonation (à l'aide des Foraminifères imperforés) de la plate-forme interne carbonatée liasique du Haut Atlas (Maroc). *Rev. Micropaléont.* 27.3: 209-229.
- SEPTFONTAINE M., 1984. Le Dogger des Préalpes médianes suisses et françaises. Stratigraphie, évolution paléogéographique et paléotectonique. *Mém. soc. helv. sci. nat.* 97.
- SEPTFONTAINE M., 1985. Milieux de dépôts et Foraminifères (Lituolidés) de la plate-forme carbonatée du Lias moyen au Maroc. *Rev. Micropaléont.* 28.4: 265-289.
- SEPTFONTAINE M., 1988. Vers une classification évolutive des Lituolidés (foraminifères) jurassiques en milieu de plate-forme carbonatée. *Rev. de Paléobiologie, vol. spéc. 2, Benthos* '86: 229-256.
- STRASSER A., 1988. Enregistrement sédimentaire de cycles astronomiques dans le Portlandien et Purbeckien du Salève (Haute-Savoie, France). *Arch. Sci. Genève* 41.1: 85-97.
- VAIL P.R., COLIN J.P., JAN DU CHÊNE R., KUCHLY J., MEDIAVILLA F., et TRIFILIEFF V., 1987. La stratigraphie séquentielle et son application aux corrélations chronostratigraphiques dans le Jurassique du Bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. France* 8.7: 1301-1321.
- VAIL P.R., MITCHUM M., et THOMPSON S., 1977. Seismic stratigraphy and global changes of sea level. Part 4: Global cycles of relative changes of sea level. In: seismic stratigraphy-application to hydrocarbon exploration. PAYTON C.A. (ed.). *Am. Assoc. Petroleum Geologists, Mem.* 26: 83-97.
- WINTER F.W., 1907. Zur Kenntnis der Thalamophoren. 1. Untersuchungen über *Peneroplis pertusus* (FORSKAL). *Arch. Protistenkunde (Berlin)* 10.1: 1-113.

Manuscrit reçu le 13 février 1991

