

Caractères différentiels des faunes d'ammonites du Toarcien des bordures de la Téthys. Signification paléogéographique

par RENÉ MOUTERDE*** et SERGE ELMI*****

Mots-clés. – Ammonites, Peuplement, Milieu, Paléobiogéographie, Téthys, Europe occidentale, Moyen-Orient, Voies de communication.

Résumé. – La distribution des faunes d'ammonites toarciennes étudiées dans le cadre du programme Téthys fait apparaître des différences significatives entre les taxons, tant sous l'aspect qualitatif que quantitatif.

Ainsi les Phylloceratinae, absents ou rares en Europe occidentale sont présents en nombre limité au Maroc et en Andalousie; ils abondent au contraire en Grèce. Chez les Lytoceratinae, la différence apparaît plutôt qualitative: les espèces diffèrent selon les régions, mais leur abondance varie avec les niveaux. Parmi les Ammonitinae, certains genres (*Hildaites*, *Hildoceras*, *Pseudogrammoceras*) ou du moins certaines de leurs espèces sont ubiquistes ou presque, mais leur abondance ou l'expression de leur variabilité spécifique diffère d'une région à l'autre. Chez d'autres genres (*Harpoceras*, *Nodicoeloceras*, *Peronoceras*, *Porpoceras*...) les espèces ne sont pas les mêmes en Europe occidentale et dans la Téthys. Les Mercaticeratinae sont surtout développés en Téthys; c'est dans ce domaine que Hammatoceratinae et Phymatoceratinae sont apparus d'abord et sont plus abondants et diversifiés. En revanche, les *Haugia*, *Grammoceras*, *Esericeras*, *Phlyseogrammoceras* sont NW européens. Certains taxons (*Dumortieria*) sont d'avantage liés aux conditions de milieu et peuvent présenter des répartitions dissociées; d'autres (*Whitbyceras*, Bouleceratinae...) sont cantonnés dans des zones plus restreintes.

L'ensemble des données, rassemblées sur un tableau, permet d'opposer un domaine européen allant de l'Angleterre au Caucase à un domaine téthysien comprenant un secteur atlantique, une bordure nord-gondwanienne, une Méditerranée moyenne et une Méditerranée orientale. Entre ces domaines s'étendent des zones de transition (SE de la France, Ibérique) et s'organisent des voies d'échange (portugaise, intra-alpine, nord apenninque...). Les communications entre les domaines sont plus réduites au milieu du Toarcien où des indices différents sont nécessaires pour désigner les zones.

Distinctive characteristics of the Toarcian ammonite faunas along the Tethysian border. Its palaeogeographical significance

Key-words. – Ammonites, Population, Environment, Palaeobiogeography, Tethys, Western Europa, Middle East, Communication ways.

Abstract. – The distribution of the Toarcian ammonites faunas, studied within the Tethys program, reveals significant differences among the taxons, both in their qualitative and quantitative aspects.

Thus the Phylloceratinae, absent or rare in western Europe, are present in limited number in Morocco and Andalusia; whereas they abound in Greece. With the Lytoceratinae, the difference appears to be more in the quality: the species are different according to the regions but their abundance changes with the levels. Among the Ammonitinae, certain genera (*Hildaites*, *Hildoceras*, *Pseudogrammoceras*) or at least some of their species are ubiquitous or almost ubiquitous, but their abundance or their specific variability changes from one region to another. The species of many other genera (*Harpoceras*, *Nodicoeloceras*, *Peronoceras*, *Porpoceras*...) are different in western Europe and in the Tethys. The Mercaticeratinae are mainly developed in the Tethys; it is in this area that the Hammatoceratinae and Phymatoceratinae first appeared and are more abundant and diversified. On the contrary, the *Haugia*, *Grammoceras*, *Esericeras*, *Phlyseogrammoceras* are known only from northwestern Europe. Some taxa (*Dumortieria*...) are more linked to local environment conditions and their distribution can be dissociated; some others (*Whitbyceras*, Bouleceratinae...) are restricted to more limited zones.

All the data, is presented in a table, which opposes a European area from England to the Caucasus, with the Tethysian one, including an Atlantic sector (Portugal, western Morocco), a North-Gondwanian border (eastern Morocco, Rif, Kabyl, Betics), a Medium Mediterranean area (Apennines, southern Alps) and an eastern Mediterranean area. There are transitional zones between these areas (southeastern France, Iberic Ranges) and some communication seaways can be observed (Portuguese, Intra-Alpine, North-Apenninic). As the communications are more restricted during the Middle Toarcian, different index fossils must be used in Northwest Europe and in the Tethys (Variabilis or Gradata zone, Pseudoradiosa or Meneghinii zone).

Cet essai d'étude qualitative et quantitative de la répartition des faunes d'ammonites sur les différentes bordures de la Téthys, y compris en Europe occidentale, repose sur les récoltes effectuées au cours du déroulement du pro-

gramme Téthys (bassin de Paris, Portugal, chaînes ibériques et bétiques d'Espagne, Maroc, Grèce...), sur nos observations antérieures et sur des données bibliographiques, notamment pour l'Europe occidentale [Gabilly, 1976 (Poitou, stratotype); Howarth, 1973, 1978; Fischer, 1984], le Sud-Est de la France [Elmi et Rulleau, 1990 (Lyonnais); Elmi, 1967 (Ardèche); Guex, 1972, 1975 (Causses); Cubaynes et Fauré, 1981; Cubaynes, 1986 (Quercy)], le Portugal [Mouterde, 1967], l'Espagne [Goy *et al.*, 1987], le Maroc [Guex, 1973; Dubar et Mouterde, 1978; Alméras et Elmi, 1982; Benschili, 1989], l'Algérie [Elmi *et al.*, 1974; Alméras et Elmi, 1982; Ameur, 1988], l'Italie [Gallitelli-Wendt,

* Programme Téthys + URA 11 : Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, associé au CNRS, Univ. Claude Bernard, Lyon.

** Centre International d'Etude du Lias, Université Catholique, 25 rue du Plat, 69288 Lyon cedex 02.

*** Centre des Sciences de la Terre, Univ. Claude Bernard, 43 Bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex.

Manuscrit déposé le 13 mars 1991, accepté le 3 juin 1991.

1969; Elmi, 1981 (Valdorbja); Venturi, 1985; Cresta *et al.*, 1989), la Grèce [Kotteck, 1966], la Turquie [Gutnic *et al.*, 1979], la Hongrie [Geczy, 1984a, 1984b], la Bulgarie [Sapunov, 1968, 1971], le Nord Tyrol [R. Fischer, 1966], l'Iran [Seyed-Emami, 1967, 1971].

Il a paru plus clair et plus méthodique de mener l'inventaire régional dans le cadre des familles et des genres en y incluant quelques remarques paléocéologiques. Il sera ensuite facile de mettre en évidence l'originalité des faunes de chaque région.

En conclusion, nous envisagerons le problème des voies d'échange et des fluctuations de l'importance des différences régionales au cours du temps.

I. – CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS DES FAUNES

On prendra comme base la classification de Donovan *et al.* [1981] en la modifiant pour intégrer des données nouvelles et mieux tenir compte de l'originalité des formes téthysiennes.

Phylloceratina

Il est banal de dire que les Phylloceratidae sont rares en Europe occidentale, au point que bien des auteurs s'en désintéressent et ne les mentionnent même pas lorsqu'ils sont présents en petit nombre. Toutefois, *Phylloceras heterophyllum* (SOW.) est cité en Angleterre et en France.

Dans les zones de transition, comme le Sud-Est, ils sont plus variés et plus fréquents. *P. supraliasicum* POMP. et de rares *Calliphylloceras nilssoni* (HEBERT), formes d'affinité plus téthysienne sont connus dans la région lyonnaise (La Verpillère) et en Ardèche. *C. nilssoni* est connu aussi dans le Poitou, [Gillard, 1939]. Des formes très voisines, *P. thevenini* MON. et *C. aveyronnensis* (MON.), sont assez nombreuses dans les Causses [Monestier, 1930]. Dumortier [1874] figure aussi une forme ornée de bourrelets imitant une costulation : *Parstchiceras atlas*. Les Phylloceratidae sont rares aussi au Portugal et dans les chaînes ibériques; ils semblent un peu plus abondants dans les Bétiques.

En Afrique du Nord, on peut vérifier que leur répartition dépend des conditions locales (milieu, relief sous-marin...); ils sont abondants dans les faciès de mer ouverte, absents sur les hauts-fonds et les plates-formes néritiques (plateau de Dwyra au Moyen Atlas plissé, horst de Rhar Roubane en Algérie occidentale...).

Quelques exemples permettront d'illustrer cette influence du milieu et de la physiographie. A Issouka (Moyen Atlas), les Phylloceratidae sont rares alors que l'environnement est celui d'un ombilic relativement profond; cette pauvreté s'explique par un isolement géographique. Au Djbel Nador (Algérie occidentale), leur importance relative est influencée par l'évolution dynamique : au début du Toarcien (zone à Polymorphum et base de la zone à Serpentinus), ils sont absents alors que la région constitue un ombilic isolé comme le confirme la composition des faunes de foraminifères et de brachiopodes; ensuite ils deviennent abondants (jusqu'à 30%) à la fin de la zone à Serpentinus en raison d'un décroissement du bassin; l'importance relative des Phylloceratidae diminue dans la zone à Bifrons (moins de 5%); ils disparaissent ensuite presque complètement alors

que la sédimentation montre une phase de comblement. Enfin dans les gouttières très subsidentes (Djebel Er Rhéa) placées entre les hautes plaines oranaises (plate-forme carbonatée et sebkha) et l'Atlas saharien (bassin), les *Phylloceras* dominant très largement (50 à 80%) les peuplements de la zone à Bifrons.

Dans les faciès ammonitico-rosso marneux, ils sont généralement abondants mais leur répartition est irrégulière. Ainsi, en Italie leur pourcentage atteint environ 25% dans l'ombilic de Valdorbja; il diminue sur les pentes bordant le bassin (Burano) et devient très faible sur les haut-fonds (Monte Nerone)

En Hongrie, ils ont une importance dominante et leur pourcentage augmente de la zone à Bifrons (40%) jusqu'à la zone à Opalinum (75%) [Geczy, 1984].

En Grèce, dans la zone Ionienne, ils sont dominants dans certains bancs (50 à 75%), peu nombreux ou absents dans d'autres. Ils sont en général plus fréquents dans la partie inférieure de la zone à Bifrons que dans sa partie supérieure ou dans la zone à Gradata (récoltes de M. Champion, ENS, Ulm).

En Turquie (Taurides), ils représentent souvent la moitié de la faune d'ammonoidés.

Les variations de la fréquence des Phylloceratidae sont notables le long de la partie méridionale de la bordure de l'Eurasie : ils n'atteignent pas 1% des effectifs en Iran central [Seyed-Emami, 1971] et dans l'Elbourz alors qu'ils sont bien représentés dans le Caucase; dans les Pontides, on retrouve *P. heterophyllum* confirmant les relations avec l'Europe moyenne.

Les *Phylloceras*, de forme assez globuleuse à ombilic punctiforme et à cloison découpée, sont considérés comme des formes d'eau profonde et de bassin ouvert, mais leurs coquilles flottées, plus ou moins usées, souvent réduites à des phragmocônes peuvent se retrouver dans des environnements de plates-formes carbonatées proches des zones profondes.

Lytoceratina

Les Lytoceratidae – bien que plus fréquents en Europe – ont une répartition analogue à celle des Phylloceratidae et les espèces diffèrent avec les régions.

En Europe occidentale on rencontre – parfois très abondants mais seulement à certains niveaux – *Lytoceras cornucopiae* (Y. et B.), *L. sublineatum* (OPPEL), *L. jurensis* (ZIETEN), *L. wrighti* (BUCK.), *L. torulosum* (SCHUB.), formes inconnues dans la Téthys. Ils sont associés à *Alocolytoceras germaini* (d'ORB.).

Dans les régions de transition, (Lyonnais, Ardèche, Causses), leur fréquence augmente vers le Sud. *A. rugiferum* (POMP.) est présent en Beaujolais et l'on voit apparaître dans les Causses des espèces à affinités plus téthysiennes : *L. sepositum* MEN., *L. humilissimilis* PRINZ., *A. dorcadis* MEN., *A. angustum* MON., *A. trautscholdi* OPPEL. Ils restent rares au Portugal.

Vers l'est, leur répartition montre toujours une grande irrégularité; ainsi ils existent dans le Caucase alors qu'ils sont absents en Elbourz et Iran central

Au Maroc, on récolte, *Lytoceras vaccki* GECZY, *Alocolytoceras dorcadis* (MEN.), *A. sepositum* (MEN.), formes té-

thysiennes caractéristiques. En Algérie, les *Lytoceras* sont relativement rares sauf dans les ombilics et les gouttières où leur proportion est notable dans certains bancs et faible dans les autres. Un excellent exemple est fourni par le «banc à *Lytoceras*» de la coupe de Benia (Dj. Nador de Tiaret; sous-zone à Sublevisoni) dans lequel les *Lytoceras* sont prédominants alors qu'ils sont rares dans les bancs encaissants, sans que des changements sédimentologiques soient sensibles. Une telle modification des équilibres paléobiogéographiques tient peut-être aux conditions écologiques instables qui régnaient alors dans l'ombilic du Nador.

En Italie, et en Grèce, ils sont plus abondants, au moins à certains niveaux où ils peuvent dominer.

Notons qu'en général, les *Lytoceratidae* sont associés à des formes platycônes comme les *Pseudogrammoceras*, les *Hildoceras* et les *Harpoceras*.

Harpoceratinae

Les *Paltarpites*, descendants des *Protogrammoceras* du Domérien, sont plus abondants dans les régions téthysiennes qu'en domaine européen où leur présence semble strictement limitée à la sous-zone à Paltus.

Les *Lioceratoides* persistent assez souvent en Téthys (Afrique du Nord, Bétique, Italie) à la base du Toarcien; ils sont présents aussi, mais plus timidement, dans les zones de transition comme le Portugal ou les Ibériques.

Certains genres ou sous-genres tels que *Harpoceratoides*, *Ovatoceras*, semblent plus fréquents en Europe que dans la Téthys; le premier est cependant bien connu au Maroc (*H. maghrebensis* GUÉX) et en Algérie alors que *Whitbyceras* est cantonné uniquement en Grande Bretagne.

Chez les *Harpoceras* les différences apparaissent au niveau, soit des espèces (*H. falcifer* (SOW.), *H. subplanatum* (OPPEL) en Europe – *H. mediterraneum* PINNA et formes voisines en Téthys) [cf. Gabilly, 1974], soit de leur variabilité et de leur fréquence. La malléabilité juvénile si remarquable des *Harpoceras* se traduit de façon nettement différente en Afrique du Nord et en Europe. Le genre *Tafertia*, défini au Maroc [Guéx, 1973] semble inconnu en Europe moyenne; il a été retrouvé en Algérie, en Ombrie [Italie; Venturi, 1981], dans les Bétiques et les Ibériques.

Les *Pseudolioceras*, assez fréquents en Europe occidentale, sont généralement absents ou très rares en Téthys, mais on note leur présence en Hongrie et en Bulgarie. En revanche, les *Osperlioceras* et les *Vacekia* (*Nadorites*) [Elmi et Caloo, 1985 pour le groupe de *Cotteswoldia costulata*] sont beaucoup mieux représentés dans les domaines téthysien (Maroc, Italie) ou atlantique (Portugal) et dans les zones de transition (Causses).

L'espèce *Polyplectus discoïdes* (ZIET.) (z. à Variabilis et Toarcien supérieur) est la seule du genre qui soit connue en Europe occidentale, alors qu'en domaine téthysien et au Portugal des formes variées sont présentes dès le Toarcien inférieur: *P. pluricosatus* HAAS, *P. apenninicus* HAAS.

Hildoceratinae

Les *Hildaites* semblent largement répandus au Toarcien inférieur dans les différents domaines; ils sont un peu plus précoces toutefois au Maroc [Guéx, 1973], dans les Bétiques

[Goy *et al.*, 1987] et au Portugal où *H. striatus* GUÉX est associé à *Orthodactylites semicelatus* (SIMPSON). Il faut noter qu'en Téthys (Maghreb, Apennin, Alpes méridionales), les formes de petite dimension (*H. striatus*) sont plus fréquentes qu'en Europe. La cause en est probablement à chercher dans les confinements biologiques provoqués par le cloisonnement tectonique [Almêras et Elmi, 1982].

Plus encore, les *Hildoceras* se présentent comme un genre ubiquiste [Gabilly, 1974] au Toarcien moyen dans toutes les régions considérées ici autour de l'actuelle Méditerranée. Ils sont dominants en Europe moyenne (parfois supplantés par des *Dactylioceras s.s.* et des *Peronoceras* en Angleterre), au Portugal, dans les Ibériques et les Bétiques.

En Afrique du Nord, il y a également dominance des *Hildoceras* limitée parfois par une compétition (jusqu'à 50/50) avec les *Harpoceras* du groupe de *H. mediterraneum* (PINNA) sous le contrôle des conditions locales de milieu. En Italie, ils dominent encore généralement les *Harpoceras* (Valdorbia, 75%). Il en est de même en Hongrie où ils représentent 80% des Ammonitinae, soit 40% des Ammonoidae. En Grèce, les *Hildoceras* sont peu fréquents, ce qui pose des problèmes pour les corrélations. Il en est de même en Turquie.

La variabilité de la taille, s'ajoutant à un dimorphisme qui s'affirme, dépend largement de la paléoécologie.

Mercaticeratinae

Les Mercaticeratinae [Guéx, 1974; Gabilly, 1976] constituent une sous-famille essentiellement téthysienne.

Les *Mercaticeras s.s.* absents d'Europe moyenne, très rares dans les zones de transition, sont connus au Portugal, plus fréquents dans les Ibériques et les Bétiques; bien représentés au Maroc, ils sont abondants en Italie, en Grèce et en Turquie où ils présentent une large variabilité. Ils sont relayés en domaine téthysien ainsi que dans les Ibériques dès la base de la zone à Variabilis (= Gradata) par les *Pseudomercaticeras* à côtes divisées ou jumelées.

Les *Pseudomercaticeras* (*Crassiceras*) posent un intéressant problème de répartition. Le genre et le sous-genre sont connus dans la Téthys périméditerranéenne et sur la bordure sud du domaine NW européen. Ainsi *P. (C.) bayani* (DUM.) a été défini dans la région lyonnaise et il fût mainte fois cité en Afrique du Nord et en Italie où l'espèce fût utilisée comme indice de remplacement en l'absence des *Haugia* NW européennes. Or la forme lyonnaise semble bien circonscrite à la bordure sud européenne; on ne la retrouve pas plus au sud où les formes connues se distinguent toujours par une plus forte involution, comme c'est le cas chez *P. (C.) gradatum* (MERLA). A l'inverse, ces espèces franchement téthysiennes ne se retrouvent pas dans le sud de la France alors que leur existence au Portugal (et dans les Ibériques) illustre bien les influences téthysiennes dans ces régions où se retrouve aussi *Merlites alticarinatus* (MERLA).

Grammoceratinae

La répartition de cette sous-famille est extrêmement sensible aux facteurs paléogéographiques.

Le groupe central est celui du genre ubiquiste *Pseudogrammoceras* dont les espèces diffèrent cependant selon les domaines [Gabilly, 1976; Rulleau, 1989]; par exemple, *P. muelleri* BUCK., *P. bingmanni* DENCK., *P. doerntense* DENCK. dans les Ibériques et *P. andalousiense* RIVAS, *P. mediterraneum* RIVAS dans les Bétiques, ou encore *P. pseudosubregale* GUEX en Poitou et *P. subregale* PINNA en Italie et en Afrique du Nord. Seule l'espèce *P. fallaciosum* (BAYLE) semble être vraiment cosmopolite.

Les *Podagrosites*, avec leur région ventrale bisulquée sont eux aussi largement répandus; les espèces se succèdent au cours du temps de façon discontinue, ce qui laisse supposer des processus d'évolution itérative.

Les *Grammoceras*, les *Esericeras* et les *Phlyseogrammoceras* ne sont guère fréquents que dans le domaine euro-caucasien, de l'Europe occidentale à l'Iran; ils sont plus rares dans les zones de transition, absents du Portugal et des régions téthysiennes. Ils sont toutefois présents, en nombre limité, en Hongrie et en Bulgarie.

Les *Pseudolillia*, définies en Europe du NW, pénètrent davantage les zones de transition, voire même le Portugal, l'Espagne et l'Afrique du Nord ainsi que la Hongrie, la Bulgarie mais toujours en petit nombre.

En fin de son évolution, le groupe montre ainsi une répartition variée: certains genres sont cantonnés dans l'Europe moyenne et leur aire de répartition se restreint (*Hudlestonia*). La dispersion des *Gruneria* se fait en sens inverse puisqu'elles gagnent le secteur atlantique (Portugal, Maroc) et une partie de la Téthys.

Phymatoceratinae

Dans cette sous famille, on observe aussi des différences morphologiques, spécifiques ou génériques assez nettes entre les formes des différentes régions.

En domaine téthysien, les *Phymatoceras* (au sens de Gabilly [1976] et des auteurs italiens postérieurs à Merla [1933]) sont des espèces tricarénées qui débutent dès la base de la zone à Bifrons avec *P. elegans* (MERLA), forme à large ombilic et à costulation d'abord assez fine; ils évoluent aux cours des zones à Bifrons et à Gradata vers des formes plus involutes, à costulation plus forte, et à tubercules généralement plus marqués et s'écartant un peu du bord ombilical. Les espèces les plus récentes sont rangées par les auteurs italiens dans le sous-genre *Chartronia* (*sensu* MERLA non BUCKMAN).

En Europe le bord externe des *Phymatoceras* est simplement tabulé ou épaulé; le genre se poursuit dans la zone à Variabilis par les *Denckmannia* (*sensu* Gabilly) à ornementation plus forte et nettement tuberculée. Ce genre ainsi conçu semble absent ou très rare dans le domaine téthysien car les formes appelées *Denckmannia* par MERLA [1933] sont en réalité des *Phymatoceras sensu* Gabilly. Les *Chartronia* au sens original de Buckman sont uniquement européennes [cf. Gabilly, 1976 p. 47].

Sont de même typiquement européens les genres *Haugia*, *Haugiella*, *Brodieia*; on les rencontre aussi vers le sud dans les zones de transition jusque dans les Ibériques. Ils sont signalés en petit nombre en Hongrie, ce qui est important pour les corrélations, mais ils manquent au Portugal, au Maroc, en Italie, en Grèce et en Turquie.

Hammatoceratinae

L'apparition de cette sous famille doit être considérée comme la dernière grande phase d'innovation microévolutive chez les *Ammonitina s.s.*: elle est marquée par le développement d'une nouvelle architecture de la ligne de suture que l'on retrouvera dans tous les grands groupes postérieurs: l'acquisition du lobe suspensif.

Bien que leur origine précise reste encore débattue les *Hammatoceratinae* doivent être considérés comme un ensemble téthysien annoncé dès le Toarcien inférieur en Italie par les *Rarinodia* [Venturi, 1981] de la zone à Serpentinus de l'Apennin central; ils se poursuivent probablement au cours de la zone à Bifrons dans les Traras en Oranie (inédit).

Les vrais *Hammatoceras* deviennent abondants après la zone à Bifrons en Italie, au Maghreb et au Portugal. Quelques formes sont signalées dans les régions intermédiaires comme les chaînes Ibériques et le Poitou. Mais ces incursions en domaine NW européen restent sporadiques pendant les zones à Variabilis et à Thouarsense; ainsi *H. bonarellii* PAR. & VIALE (forme utilisée comme indice en Afrique du Nord et au Portugal) existe en de très rares exemplaires avec les *Esericeras* dans la région lyonnaise [Rulleau, 1989]. Dans la zone à Insigne, la distribution des *Hammatoceras* devient cosmopolite bien que les variabilités ou les abondances diffèrent. *H. insigne* (ZIETEN), indice NW européen, est rare ou absent en domaine téthysien, alors que *H. speciosum* JAN. est plus largement réparti.

Pendant la zone à Pseudoradosa, les *Hammatoceras* se raréfient à nouveau en Europe du NW alors qu'en Téthys abonde *H. meneghinii* BON. (= *Planammatoceras auct.*). Ce n'est qu'à la fin du Toarcien, qu'apparaissent des formes à costulation et section diversifiées («*Parammatoceras*» *brancoi* PRINZ, «*Csernyeiceras*» *sp. nov.* du Portugal) qui amorcent l'explosion cosmopolite du groupe pendant l'Aalénien.

Le genre *Erycites*, de même, est bien plus précoce en domaine téthysien (*Praerycites* VENTURI, 1981 du Toarcien moyen) qu'en Europe du NW où il n'est connu qu'à la fin du Toarcien, dans la zone à Aalensis des Ibériques, du Lyonnais et probablement de la Lorraine. Dans les associations fauniques du Tyrol, les *Erycites* sont fréquents et précoces alors que les *Hammatoceras* semblent beaucoup plus rares.

Dumortieriinae

Avec les *Dumortieria* commence la lignée des Graphocératidas qui se poursuivra jusqu'aux *Hyperlioceras* de la base du Bajocien, mais dont l'origine est encore mal connue. Ces *Dumortieria*, avec leurs côtes rigides, leur flanc plat et leur ombilic assez ouvert, sont abondantes dans le domaine NW européen où elles forment l'essentiel de la faune de la zone à Pseudoradosa; on les retrouve abondantes vers le sud dans le secteur de transition jusqu'aux Ibériques, mais elles sont très rares ou épisodiques au Portugal.

Au Maroc et en Algérie, on constate que les espèces européennes existent sur les plates-formes ouvertes et sur les hauts-fonds (Bou Dahar, Dwyra; Nador de Tiaret en fin de comblement...) alors que, dans les bassins plus profonds,

on ne trouve que les formes à côtes espacées considérées comme d'affinité téthysienne.

Le synchronisme de l'apparition des *Dumortieria* dans les domaines téthysien (avec *D. meneghinii* ZITTEL) et NW européen (avec *D. levesquei* d'ORB.) n'est pas encore prouvé. Seyed-Emami et Nabavi [1985] signalent la coexistence de *D. aequicostata* avec *Hammatoceras insigne* dans l'Elbourz.

Les *Paradumortieria* (ELMI et CALOO, 1985 pour le groupe de «*Cotteswoldia*» *distans* BUCK.) ont une répartition quasi cosmopolite mais liée à certains environnements.

Les *Catulloceras*, placés parfois dans le même genre que les *Dumortieria*, se distinguent par des flancs plus arrondis, des côtes moins rigides et une carène basse qui en s'enfonçant dans un sillon externe conduira aux *Tmetoceras* par l'intermédiaire de *T. perroudi* (DUM.) de la zone à Aalensis. Ces *Catulloceras* sont abondants et variés dans la Téthys, ils pénètrent en petit nombre, sans doute avec un certain retard, dans le NW de l'Europe; ils sont plus nombreux dans les secteurs de transition comme le Bas-Beaujolais.

Les *Pleydellia* se présentent comme des formes largement ubiquistes, mais dans le détail on peut mettre en évidence un cachet local dans certaines régions, notamment dans le domaine téthysien; il semble que certaines espèces aient une répartition géographique limitée: *P. buckmani* MAUBEUGE, *P. spathi* MAUBEUGE pourraient manquer localement.

Dactyloceratidae

Dès l'extrême base du Toarcien, les *Eodactylites* téthysiens décrits par Fucini [1935] en Sicile (*E. simplex*, *E. polymorphum*, *E. pseudocommune*, *E. mirabile*), bien connus dans les Apennins, les Bétiques et au Maroc [Termier, 1936, sous des noms différents] ont gagné le Portugal et les Ibériques; de très rares exemplaires ont même atteint l'Angleterre (Yorkshire: 1 ex.) et l'Allemagne (Bade-Wurtemberg: 1 ex.); dans le Klettgau, un exemplaire est associé à *Pleuroceras spinatum* (BRUG.) [Schlatter, 1982; R. Fischer, 1984].

Les *Orthodactylites* leur succèdent pendant le reste de la zone à Tenuicostatum. Certaines formes sont limitées à l'Angleterre et à quelques points de l'Europe du NW (Bourgogne, Luxembourg...): *O. tenuicostatus* (Y. et B.), *O. crosbeyi* (SIMPSON); d'autres sont largement cosmopolites comme *O. semicelatus* (SIMP.) qui peut constituer localement des populations monospécifiques en Europe occidentale, au Portugal et au Maroc. Le genre persiste largement au début de la zone à Serpentinus [*O. marioni* (LISS.), *O. semiannulatus* HOW.]; dans les Bétiques, il n'existe que dans cette dernière zone. Ces *Orthodactylites* sont encore bien représentés en Algérie, ils deviennent rares en Italie et peuvent manquer en Grèce.

Les *Nodicoeloceras* [au sens de Guex, 1973 et de Wiedenmayer, 1980] sont généralement considérés comme caractéristiques de la zone à Serpentinus du Toarcien inférieur. Cependant, ils sont déjà présents dès la zone à Tenuicostatum où des formes rapportées aux *Orthodactylites* (tel *O. clevelandicus* HOW.) présentent des tours internes cadicônes du type *Nodicoeloceras* [Tintant, 1977]. L'*Ammonites crosbeyi* SIMPSON qui leur est associée était

rangée aussi dans les *Nodicoeloceras* par Buckman [1926] qui méconnaissait son âge. En Europe occidentale, les représentants de ce genre restent peu nombreux dans l'ensemble du Toarcien inférieur: *N. crassescens* (SIMP.), *N. crassoides* (SIMP.), *N. acanthus* (d'ORB) et peut être certaines formes rangées dans «*Ammonites*» *desplacei* d'ORB.. Ils sont fréquents au contraire plus au sud et peuvent constituer 25 à 40% de la faune de certains bancs au Portugal, dans les chaînes Ibériques et en domaine téthysien. Les espèces y sont différentes: *N. choffati* (RENZ), *N. mediterraneum* (RENZ) au Portugal et au Maroc, accompagnées en Italie par *N. angelonii* (RAM.), *N. baconicum* (GECZY)...; on retrouve certaines de ces espèces en Grèce. *N. angelonii* et *N. merlai* RIVAS sont citées en Andalousie.

Dans le Toarcien moyen (zones à Bifrons et à Variabilis-Gradata), la ségrégation biogéographique devient encore plus marquée, elle se manifeste jusqu'au niveau des genres comme l'ont argumenté récemment Elmi et Benschili [1987]: *Zugodactylites*, *Peronoceras*, *Porpoceras* du groupe *verticosum-acanthopsis*, *Mucrodactylites*, *Catacoeloceras* du groupe de *C. dumortieri* (de BRUN) et *C. crassum* (PHIL.) peuplent l'Europe occidentale alors qu'en Téthys régnent les *Collina*, *Collinites* et les *Porpoceras* du groupe *eucosmus* (RAM).

Bouleiceratinae

Les formes à cloison simplifiée sont généralement regroupées dans la sous-famille des *Bouleiceratinae* qui peut paraître artificielle mais dont J. Guex [1973] a défendu le monophylétisme. Leur répartition stratigraphique et géographique amène à distinguer trois ensembles.

1) Les *Bouleiceras* (base de la zone à Serpentinus) et les *Nedja*, vrais migrants de la province arabo-malgache bien adaptés à des eaux peu profondes, ont gagné en nombre limité le Maroc occidental et la péninsule ibérique en passant par les plates-formes épicontinentales du bord sud de la Téthys sans que les relais tunisiens et algériens soient encore connus.

2) Les *Leukadiella* de la zone à Bifrons semblent appartenir à un stock grec qui «migre» le long de l'Italie pour atteindre l'Algérie (fig. 1:2).

3) Les *Frechiella*, *Paroniceras* et *Oxyparoniceras*, abondants et variés dans la partie orientale de la Téthys (Hongrie comprise), s'étendent largement sur l'Europe du NW pendant de courtes périodes: les *Frechiella* jusqu'en Angleterre pendant la sous-zone à Sublevisoni, les *Paroniceras* jusque dans le bassin de Paris pendant les zones à Thouarsense et à Insigne. Leur forme est plus globuleuse que celle des deux premiers ensembles et leur lien avec les eaux peu profondes moins évident.

Les *Oxyparoniceras* à section ogivale, semblent, par contre, n'avoir atteint que les secteurs de transition (Lyonnais, Causses...) pendant la zone à Insigne et la fin de la zone à Thouarsense.

Pour permettre une vue rapide de la répartition géographique des genres ou des groupes d'espèces les plus caractéristiques un double tableau est présenté (tabl. I).

Les colonnes correspondent aux différentes régions qui ont été regroupées et disposées en tenant compte à la fois de leur situation et des affinités des faunes. A gauche est

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R
Iran Central																		
Caucase, Crimée, Elbourz, Pontides, Domaine cimmerien																		
Europe Centrale, Bulgarie																		
Nordtirol (Kammerker)																		
Grande-Bretagne, Bassin de Paris, Jura, Allemagne																		
Centre-Ouest et Sud-Ouest de la France																		
Sud-Est de la France + Lyonnais																		
Causse																		
Pyrénées + Ibériques																		
Portugal																		
Maroc atlantique																		
Béitiques																		
Bordure néritique des bassins marocains																		
Bordure nord-gondwanienne (Maroc oriental, Algérie, Tunisie, Sicile)																		
Apennins, Alpes méridionales																		
Hongrie																		
Grèce																		
Taurides																		
HARPOCERATINAE																		
Paltarpites																		
Lioceratoides																		
Tiitoniceras																		
Eleganticerias																		
Whitbyceras																		
Harporceras s.s. + Harporceratoides																		
H. falceifer-subplanatum																		
H. mediterraneum-maghrebense																		
Taferria																		
Pseudolloceras																		
Pseudopolyplectus gr. bicarinatus																		
Osperiloceras																		
Nadorites																		
Polyplectus gr. pluricostatus																		
P. discoides																		
HILDOCERATINAE																		
Hildaites																		
Orthidaites																		
Hildoceras																		
MERCATICERATINAE																		
Mercaticeras																		
Renziceras																		
Merlaites																		
Pseudomercaticeras s.s.																		
Crassiceras gr. gradatum																		
Cr. gr. bayani																		
GRAMMOCERATINAE																		
Grammoceras																		
Pseudogrammoceras gr. bingmanni																		
Ps. gr. fallaciosum																		
Ps. gr. subregale																		
Esericeras																		
Polyseogrammoceras																		
Podagrosites																		
PHYMATOCERATINAE																		
Hudlestonia																		
Pseudoullia																		
Gruneria																		
Haugia																		
Brodieia																		
Haugiella																		
Chartronia - Denckmannia																		
Phymatoceras "épaules"																		
Ph. "tricarénés"																		
HAMMATOCERATINAE																		
Rarenodia																		
Hammatoceras "primitifs"																		
H. gr. bonarelli																		
H. gr. speciosum-insigne																		
H. gr. meneghini																		
Onychoceras																		
"Parammatoceras" (gr. brancoi)																		
Pseudammatoceras																		
Erycites																		
Praerycites																		
DUMORTIERIINAE																		
Catulloceras																		
Dumortieria gr. meneghini																		
Dum. gr. pseudoradiosa																		
Pleydellia s.l.																		
Pl. flamandi																		
Walkericeras																		
Paradumortieria																		
DACTYLOCERATINAE																		
Eodactylites																		
Orthodactylites																		
Nodicoeloceras gr. crassoides																		
Dactylloceras s.s.																		
Zugodactylites																		
Peronoceras gr. fibulatum																		
Porpoceras gr. acanthopsis																		
Mucrodactylites																		
Catacoeloceras																		
Nodicoeloceras gr. choffati																		
Porpoceras gr. euosmus																		
Collina s.s. + Collinites																		
BOULEICERATINAE																		
Bouleiceras																		
Leukadiella																		
Frechiella																		
Paroniceras																		
Oxyparoniceras																		
Nedjia																		

TABLEAU CRITIQUE DE LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES AMMONITINA TOARCIENS (DE L'IRAN À L'ATLANTIQUE)

CRITICAL TABLE OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE TOARCIAN AMMONITINA (FROM IRAN TO ATLANTIC)
 D : dominant/dominant; d : espèce différente/distinct species; G : uniquement en Grande-Bretagne/only in Great-Britain; L : lacune de connaissance ou d'enregistrement/lack of knowledge or registration; M : présence due au milieu/existence due to the environment; R : rare/rare; X : présence/présence; ? : espèce citée dans travaux anciens, détermination à confirmer/species quoted in former publications, name to be confirmed

placé le domaine européen en commençant par la région euro-caucasienne; à droite, le domaine téthysien avec ses secteurs disposés d'ouest en est.

Les absences locales de certains taxons (L) sont dues parfois aux lacunes de sédimentation ou aux conditions de faciès.

II. — ORIGINALITÉ DES PEUPELEMENTS DANS LES DIFFÉRENTES RÉGIONS

L'inventaire et le tableau qui précèdent montrent clairement que pendant le Toarcien, les limites entre les différents domaines fauniques sont moins tranchées qu' auparavant [Cariou *et al.*, 1985]. L'effritement des plates-formes carbonatées à la fin du Carixien, puis une tendance transgressive générale, permettent les échanges entre Europe moyenne et Téthys. Des régions de transition vont ainsi apparaître jouant un rôle de « filtre » selon l'expression de Geczy [1984]. L'Europe moyenne forme une plate-forme épicontinentale où l'invasion de populations d'ammonites (Hildocerataceae notamment) provenant du domaine téthysien remplace les influences boréales du Carixien-Domérien (période du domaine euro-boréal de Dommergues [1987]), mais les différences persistent car de nouvelles faunes originales vont caractériser la Téthys.

Les échanges sont donc relativement faciles pendant le Toarcien au moins à certains moments. Les zones d'influences téthysienne et européenne se recouvrent partiellement et leurs limites seront mobiles au cours du temps (fig. 1:1). Les gradients exprimant ces influences s'organisent différemment selon les régions. Dans le domaine de l'Europe moyenne, l'importance des éléments téthysiens augmente du nord vers le sud (par exemple, la distribution des genres de Grammooceratinae) alors que sur les franges sud et nord-est de la Téthys, le gradient se fera d'ouest en est (p. ex. augmentation des *Mercaticeras*).

Il n'en subsiste pas moins une nette opposition entre faunes européenne et téthysienne. L'homogénéisation qui tend à se réaliser à certains moments du Toarcien reste incomplète. Si les différences ne s'expriment plus au niveau des super-familles ou des familles, comme au Lias moyen, elles restent bien marquées au niveau des espèces, des genres, voire des sous-familles. En outre, les variabilités intraspécifiques n'ont pas la même expression selon les régions.

L'analyse des données qualitatives et des indications quantitatives disponibles permet d'opposer deux domaines divisés en de nombreux secteurs (fig. 1:1).

III. — DOMAINE EUROPÉEN

Au cours du temps, les éléments caractéristiques des faunes européennes se succèdent de la façon suivante : pendant le Toarcien inférieur, *Nodicoeloceras* gr. *crassoides* (SIMP.), *Tiloniceras*, *Elegantoceras*; pendant le Toarcien moyen, *Dactyloceras* s.s., *Zugodactylites*, *Peronoceras* gr. *fibulatum* (PHIL.), *Porpoceras* gr. *acanthopsis* (d'ORB.), *Catacoeloceras crassum* (PHIL.), *Phymatoceras* gr. *narbonense* (BUCK.) (zone à Bifrons); puis *Mucrodactylites*, *Catacoeloceras* gr. *dumortieri* (de BRUN), *Brodieia*, *Haugia*, *Hau-*

giella, (zone à Variabilis); pendant le Toarcien supérieur, *Esericeras*, *Grammoceras*, *Phlyseogrammoceras*, *Hudlestonia*; les *Pseudolioceras* sont aussi très caractéristiques des peuplements européens pendant le Toarcien moyen et supérieur.

Le classique secteur d'Europe moyenne (ou du NW) s'étend sur l'Angleterre, l'Allemagne extra-alpine, le bassin de Paris avec le Poitou. Les *Phylloceras* y sont presque totalement absents alors que les *Lytoceras*, représentés seulement en abondance à quelques niveaux, appartiennent à des espèces différentes de celles du domaine téthysien. L'essentiel de la faune comprend les genres ubiquistes, *Harpoceras*, *Hildoceras*, *Pseudogrammoceras*, *Dumortieria*, *Pleydellia* entre autres. Les Dactyloceratidae, à l'exception de ceux de la base, ont un cachet local. A partir de la zone à Variabilis se différencient des éléments plus originaux qu'on ne retrouve pas en Téthys.

Vers l'est, on passe au secteur euro-caucasien [Sapunov, 1971] qui englobe principalement la Bulgarie, la Crimée, le Caucase, l'Elbourz auxquels il faut probablement adjoindre les Pontides et le plateau central iranien. Ce sont les blocs moésiens et cimmériens des reconstitutions paléostratigraphiques. Les faunes ont une composition méso-européenne; il manque toutefois certains taxons spécialisés (*Esericeras*, *Phlyseogrammoceras*, *Hudlestonia* et même les *Hammatoceras* en Bulgarie). Les éléments téthysiens les plus typiques (*Crassiceras*, *Collina*) sont aussi absents ainsi que les formes « grecques » de la Méditerranée orientale (*Leukadiella*, *Frechiella*, *Paroniceras*, *Oxyparoniceras*). Les genres arabo-malgaches manquent également. Ces caractéristiques laissent supposer qu'il n'existait pas de communications entre la Paléotéthys en voie de disparition au nord du bloc cimmérien et la Néotéthys au sud.

Vers le sud-ouest de l'Europe, on observe des secteurs de transition presque équivalents à la province « subméditerranéenne » reconnue pendant le Callovien [Cariou, 1973] à l'exception toutefois du Poitou. Ils comprennent le Sud-Est de la France à partir de la région lyonnaise, l'Ardèche, les Causses, les bordures pyrénéennes, les Corbières et les Chaînes ibériques. La faune comporte les formes normales à l'Europe moyenne auxquelles s'ajoutent des ammonites que l'on connaît aussi sur les franges de la Téthys : *Pseudomercaticeras* (*Crassiceras*) *bayani* (DUM.), *Gruneria gruneri* (DUM.), *Pseudolillia murvillensis* (MAUB.). Dans les Causses, l'abondance des *Phylloceras* et l'explosion des *Oesperlioceras* sont les indices de la forte influence téthysienne, probablement exacerbée par le jeu alternant de cloisonnement-décloisonnement d'un bassin où sont favorisés les phénomènes d'endémisme [Mattei, 1961]. Dans les Chaînes ibériques, les éléments téthysiens sont encore plus nombreux, mais la présence des *Haugia*, *Esericeras*, *Grammoceras*, *Phlyseogrammoceras* marque l'appartenance au domaine européen alors que les *Bouleiceras* et *Neidjia* arabo-malgaches parviennent à s'infiltrer en contournant la méséta ibérique (fig. 1-2).

Vers l'est, ces secteurs de transition sont bien représentés par la faune de Kammerker [Nord Tyrol – R. Fischer, 1966] qui contient une association presque équilibrée de faunes européenne et téthysienne; la présence de *Mercaticeras*, entre autres, milite en faveur de communication directe entre cette région et la Téthys italienne.

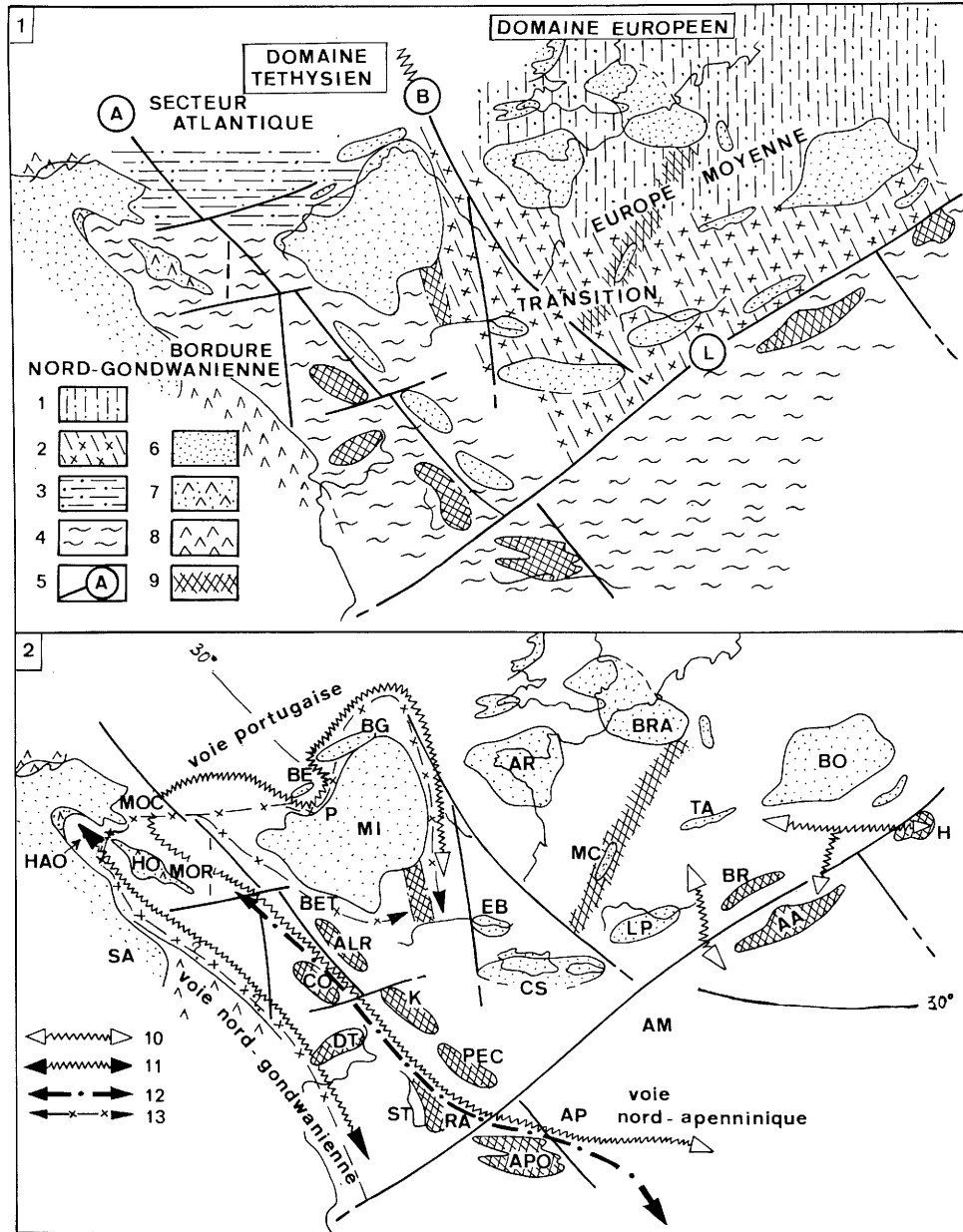


FIG. 1. — Carte de distribution des faunes d'Ammonoïdes autour de la Méditerranée occidentale et en Europe occidentale pendant le Toarcien : 1 = répartition des grands domaines paléobiogéographiques; 2 = voies de communication
 Légende des figurés : 1 : secteur de l'Europe du NW; 2 : secteur de transition; 3 : secteur atlantique; 4 : secteur de la Téthys occidentale; 5 : principaux linéaments structuraux (A = Alboran, B = Biscaye, L = Ligurie); 6 : domaine émergé ou littoral; 7 : domaine marin limité avec évaporites occasionnelles; 8 : sebkhas; 9 : zones peu profondes et plates-formes peu subsidentes; 10 et 11 : voies d'échange Téthys-Europe; 12 : voie d'incursion des faunes « grecques »; 13 : voie d'incursion des faunes arabo-malgaches.
 — Paléolatitudes d'après Dercourt *et al.* [1985]

FIG. 1. — Map of distribution of the Ammonoidea faunas around the occidental Tethys and in occidental Europe during the Toarcian : 1 = repartition of the paleobiogeographical realms; 2 = communication ways
 1 : western European area; 2 : transitional area; 3 : Atlantic area; 4 : occidental Tethys area; 5 : main structural lineaments; 6 : littoral or emerged area; 7 : marine area with occasional evaporites; 8 : sebkhas; 9 : resistant zone; 10 and 11. Tethys-European exchange ways; 12 : incursion way of « Greek » faunas; 13 : incursion way of Arabic-Malagasy faunas.
 — Paleolatitudes from Dercourt *et al.* [1985]

AA = Austroalpin; ALR = Alboran et Rif; AM = Alpes méridionales; AP = Apennin (le détail des hauts-fonds n'a pas été porté); APO = Apulie et plate-forme carbonatée des Abruzzes; AR = Massif armoricain; BE = Berlingue; BET = Bétiques; BG = bancs de Galice; BO = Massif bohémien; BRA = Brabant; BR = Briançonnais; CO = Massif constantinois (Aïn Mlila); CS = Corso-Sarde; DT = axe Nord-Sud (Tunisie); EB = massif de l'Ebre; H = Hongrie; HAO = Haut Atlas occidental; HP = Hautes Plaines oranaises; K = Kabylie; LP = golfe du Lion + Provence; MI = Meseta Ibérique; MC = Massif central français; MOC = Maroc occidental; MOR = Maroc oriental; P = Portugal; PEC = Péloritains et Calabre; RA = Raguse; SA = Continent saharien; ST = Streptanosa.

IV. – DOMAINE TÉTHYSIEN

Les ammonites caractéristiques de ce domaine sont : *Lioceratoides* (survivants du Domérien), *Taffertia*, *Osperlioceras*, *Vacekia* (*Nadorites*), *Polyplectus* gr. *pluricostatus*, *Hildaites* gr. *striatus/undicosta*, *Mercaticeras*, *Pseudomercaticeras*, *Crassiceras* gr. *gradatum*, *Merlaites*, *Pseudogrammoceras* gr. *subregale*, *Phymatoceras* tricaréné, *Hammatoceratidae* précoces, les espèces spéciales de *Dumortieria* (*D. meneghinii*, BON.), de *Catullocceras* et de *Pleydellia* (*P. flamandi*, ELMÍ et CALOO), les *Collina*, *Collinites*, *Porpoceras* gr. *euocosmus*.

Les caractères négatifs sont principalement l'absence de *Grammoceratinae* européens, des *Zugodactylites* et des *Mucrodactylites*... Une différenciation spécifique affecte en outre les genres *Harpoceras* et *Nodicoeloceras*. Les *Hildoceras* qui sont dominants présentent une variabilité intraspécifique différente de celle observée en Europe et qui est notamment contrôlée par les environnements.

Il faut individualiser à l'ouest un secteur atlantique (Portugal et Maroc occidental). Le Portugal, encore fortement marqué par la proximité de l'Europe moyenne, possède une faune largement dominée par les formes téthysiennes. Il se différencie des Ibériques par l'originalité de certains taxons (*Nodicoeloceras* gr. *choffati*, *Pseudomercaticeras*, *Osperlioceras*, *Nadorites*) et par des absences remarquables (*Haugia*, *Grammoceras*, *Phlyseogrammoceras*, *Esericeras*). Les *Dumortieria*, extrêmement rares, sont remplacées par les *Catullocceras*. Enfin, il faut noter la précocité des *Polyplectus* qui apparaissent dès le Toarcien inférieur.

Ces caractéristiques rappellent celles du Maroc occidental (rides sud-rifaines, Moyen-Atlas) où les influences méso-européennes sont encore sensibles dans une faune dont le cachet téthysien est très marqué. Les espèces méso-européennes de *Dumortieria*, mais aussi de *Pleydellia* existent dans les faciès de plates-formes ou de seuils des bordures du Moyen-Atlas (Tizi Issoultène; Benshili [1989]), faits qui se retrouvent au SE dans les zones néritiques du Haut-Atlas oriental (Jbel Bou-Dahar).

Vers l'est, le secteur atlantique est relayé par la partie occidentale de la Téthys ou « bordure nord-gondwanienne » qui comprend le Maroc oriental, le Rif, les Kabylies et les Chaînes bétiques. Les *Phylloceratina* et les *Lytoceratina* peuvent devenir localement dominants dans certains environnements où ils sont représentés par des espèces différentes de celles de l'Europe occidentale.

Le secteur de la Méditerranée moyenne ou Téthys italienne recouvre les Apennins ainsi que les Alpes méridionales et orientales. Les *Hildoceras* y sont encore largement dominants au Toarcien moyen mais les *Mercaticeras* et *Phymatoceras* tricarénéens prennent une nette importance. Les *Frechiella* peuvent dominer les peuplements de certains niveaux dans des environnements d'ombilic comme à Valdorbja.

Vers l'est, la faune hongroise doit son originalité à l'incursion d'éléments méso-européens au sein d'un peuplement téthysien. Des échanges directs avec l'Europe moyenne sont très vraisemblables comme le montre la présence des *Haugia*, *Grammoceras* et *Phlyseogrammoceras* inconnus au Portugal et dans le reste de la Téthys. Tous ces faits indiquent une position marginale des différents

bassins de la Hongrie par rapport au reste de la Téthys [Geczy, 1990].

Le secteur de la Méditerranée orientale s'étend en Yougoslavie, en Grèce et dans les Taurides de Turquie. Les *Hildoceras* y sont encore présents mais peu nombreux; en revanche les *Mercaticeras*, *Phymatoceras* et *Merlaites* deviennent dominants. Le cachet local est donné par la variété et l'extension des *Paroniceras*, *Oxyparoniceras* et *Frechiella*, mais surtout par les *Leukadiella*, et les *Renziceras* dont de rares représentants atteignent le Maghreb en longeant le nord du bloc apulien [Elmí et al., 1974].

V. – CONCLUSIONS : LES VOIES D'ÉCHANGE ET L'ÉVOLUTION AU COURS DU TEMPS

L'ensemble de ces données, bien que provenant de sources assez variées et ne présentant pas toutes le même degré de précision et de certitude, nous donne cependant une assez bonne image de la répartition géographique des faunes. Elle est illustrée par deux cartes (fig. 1.1 et 1.2) en paléogéographie mobiliste tenant compte des reconstitutions anciennes [Dercourt et al., 1985], de nos observations [Alméras et al., 1988] et des travaux actuellement en cours dans le cadre du programme Téthys. On peut ainsi mettre en évidence des voies d'échange privilégiées qui ne suffisent cependant pas à expliquer tous les particularismes.

Ainsi certains taxons présentent une répartition dissociée, commandée surtout par la morphologie topographique, par l'environnement et éventuellement par la nature des sédiments. Ces facteurs contrôlent les caractères écologiques et biologiques des biômes et traduisent l'influence du milieu tant sur l'évolution que sur l'adaptation des formes.

En conséquence, dans les petits bassins cloisonnés (« ombilics »), isolés des principales voies d'échange, peuvent se différencier des formes très spécialisées (faunes naines et miniaturisées de Valdorbja, Nador, Beni Snassen) [Elmí et Benshili, 1987]. Par ailleurs, certains groupes ont une répartition apparemment ubiquistes alors qu'elle est en fait très discontinue car elle est sous la dépendance du milieu néritique. C'est le cas des *Paradumortieria*, des *Dumortieria* gr. *moorei*, de *Pleydellia mactra*. Les *Hildaites* du gr. *striatus/undicosta*, les *Lioceratoides* (survivants du Domérien) semblent cantonnés dans les bassins profonds.

Dans l'ensemble la circulation des faunes s'effectue de la façon suivante. A l'intérieur des grands domaines les faunes se déplacent facilement d'est en ouest et vice versa aussi bien de l'Europe moyenne jusqu'au Caucase ou l'Iran que, dans la Téthys, du Maroc à la Turquie. Au sud, la voie que suit la faune arabo-malgache sur la bordure gondwanienne semble moins fréquentée. Entre les domaines on observe aussi des échanges plus ou moins faciles comme ceux de la voie portugaise qui est utilisée aussi bien dans le sens Nord-Sud par les faunes NW-européennes que dans le sens Sud-Nord par les faunes téthysiennes. Il existe aussi des voies intra-alpines à travers la ligne de hauts-fonds qui s'étendait de la Sardaigne au Briançonnais et au Tyrol; ainsi s'explique l'originalité des faunes du Nord-Tyrol, de la Hongrie...

Cependant l'importance de ces échanges et des particularités locales a varié au cours du Toarcien. Après un court moment de nette spécialisation avec les faunes téthysiennes

à *Eodactylites* de l'extrême base de l'étage, une assez grande uniformité règne au Toarcien inférieur avec les *Orthodactylites*, puis les *Hildaites*, assez ubiquistes. Une différenciation progressive se marque au cours de la zone à Serpentinus au niveau des espèces des genres *Harpoceras* et *Nodicoeloceras*. Elle s'accuse encore plus au cours de la zone à Bifrons avec la spécialisation des espèces ou des sous-genres de *Mercaticeras* et de *Phymatoceras* pour atteindre son maximum depuis la zone à Variabilis/Gradata jusqu'à la zone à Pseudoradosa/Meneghinii où le choix d'indices différents pour les zones des deux domaines souligne les oppositions de faunes. L'on retrouve une homogénéisation assez nette dans la zone à Aalensis avec le règne des *Pleydellia*; un indice unique est de nouveau pos-

sible. Cependant dans le détail, on perçoit des différences qualitatives ou quantitatives et certains morphotypes présentent un net cachet local ou régional.

Au total, on observe toujours une opposition nette entre les faunes des deux domaines et de leurs divers secteurs, mais l'importance de ces différences ne se situe pas aux mêmes niveaux, spécifiques, génériques ou de sous-famille selon les moments du Toarcien.

Remerciements. – Nous remercions très vivement les responsables du G.S. Tethys, en particulier J. Dercourt ainsi que E. Cariou, J. Guex et L. Rulleau pour leurs remarques constructives.

Références

- ALMÉRAS Y. & ELMi S. (1982) – Fluctuations des peuplements d'ammonites et de brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée Occidentale. In : Shallow Tethys Intern. Symp., Padova, 1982. – *Boll. Soc. Pal. It.*, **21**, 2-3, 19 p., fig. 1-4, pl. 1-3.
- ALMERAS Y., ELMi S., MOUTERDE R., RUGET Ch. & ROCHA R.B. (1988). – Evolution paléogéographique du Toarcien et influence sur les peuplements. – 2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisbonne, II, 687-698, 2 fig., 2 pl.
- AMEUR M. (1988) – Histoire d'une plate-forme carbonatée de la marge sud-téthysienne : l'autochtone des Traras (Algérie occidentale) du Trias supérieur jusqu'au Bathonien moyen. – Thèse Doctorat d'Etat, Lyon, 548 p., 188 fig., XXIV pl.
- BENSHILI K. (1989) – Lias-Dogger du Moyen-Atlas plissé (Maroc). Sédimentologie, biostratigraphie et évolution paléogéographique. – *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **106**, 285 p., 96 fig., 24 pl.
- BUCKMANN S.S. (1926) – Type Ammonites. – *Wheldon & Wesley, London*, VI, p. 42.
- CARIOU E. (1973) – Ammonites of the Callovian and Oxfordian. – *Atlas of Palaeobiogeography*, Elsevier, Amsterdam, 287-295, 2 pl., 3 fig.
- CARIOU E., CONTINI D., DOMMERGUES J.L., ENAY R., GEYSSANT J., MANGOLD Ch. & THIERRY J. (1985) – Biogéographie des ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), I, 679-697, 5 fig.
- CRESTA S., PALLINI G. & VENTURI F. (1989) – Associazioni ad ammoniti nella sezione giurassica di Valdorbia. – *Mem. Carta geol. Italia*, XXXIX, 89-94, fig. 37-38.
- CUBAYNES R. (1986) – Le Lias du Quercy méridional : étude lithologique, biostratigraphique, paléocécologique et sédimentologique. – *Strata* (2), **6**, 574 p., 201 fig., 36 pl.
- CUBAYNES R. & FAURE P. (1981) – Première analyse biostratigraphique du Lias supérieur du Sud du Quercy (bordure nord-est aquitaine). – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, II, 1031-1034, 2 text. fig.
- DERCOURT J. et al. (1985) – Présentation de 9 cartes paléogéographiques au 1/20 000 000e s'étendant de l'Atlantique au Pamir pour la période du Lias à l'Actuel. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, (8), I, 637-652, 1 fig., 10 cartes.
- DOMMERGUES J.L. (1987). – L'évolution chez les *Ammonitina* du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. – *Doc. Lab. Géol. Lyon*, 98, 297 p., 87 fig., 5 tabl., 12 pl.
- DONOVAN D.T., CALLOMON J.H. & HOWARTH M.K. (1981) – Classification of the Jurassic Ammonitina. The Ammonoidea – *System. Assoc. Spec.*, 13 – Academic Press London, 101-155, 5 fig.
- DUBAR G & MOUTERDE R. (1978) – L'Aalénien et le Toarcien terminal du Haut-Atlas. Esquisse paléogéographique. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), **XX**, 169-178, 1 fig.
- DUMORTIER E. (1874) – Etudes paléontologiques sur les dépôts jurassiques du bassin du Rhône. **IV** : le Lias Supérieur – Savy, Paris, 335 p., LXII pl.
- ELMi S. (1967) – Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. – *Docum. Lab. Fac. Sci. Lyon*, 19, 1-3, 845 p., 206 fig., 17 pl.
- ELMi S. (1981) – Sédimentation rythmique et organisation séquentielle dans les ammonitico-rosso et les faciès associés du Jurassique de la Méditerranée Occidentale. Interprétation des grumeaux et des nodules. – Rosso-ammonitico symposium Roma, (1980), 251-299, 14 fig., 5 pl.
- ELMi S., ATROPS F. & MANGOLD C. (1974) – Les zones d'ammonites du Domérien-Callovien de l'Algérie occidentale. – *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, **61**, 1-83, 5 pl., 17 texte-fig.
- ELMi S. & BENSHILI K. (1987) – Relations entre la structuration tectonique, la composition des peuplements et l'évolution; exemple du Toarcien du Moyen-Atlas méridional (Maroc). – *Bull. Soc. Paléont. It.*, **26**, 1-2, 47-62, 6 text-fig., 2 pl.
- ELMi S. & CALOO-FORTIER B. (1985) – Eléments essentiels des peuplements d'Ammonites du Toarcien terminal-Aalénien en Oranie (Algérie occidentale). – *Cah. Inst. Catholique Lyon*, **14**, 43-57, pl. I-II.
- ELMi S. & RULLEAU L. (1991) – Le Toarcien des carrières Lafarge (Bas-Beaujolais, France) : cadre biostratigraphique de référence pour la région lyonnaise. – *Geobios*, **24**, 3, 315-331.
- FISCHER R. (1966) – Die dactylioceratidae (Ammonoidea) der Kammerker (Nordtirol) und die Zonengliederung des alpinen Toarcien. – *Abhandl. bayerische Ak. Wiss., Math.-naturwiss. Kl.*, N. F., **126**, 83 p., 4 fig., 4 tabl., VI pl.
- FISCHER R. (1984) – Some problems of Toarcian biostratigraphy – In : O. MICHELSEN & A. ZEISS Eds., International Symposium on Jurassic stratigraphy, Erlangen, – *Geol. Surv. Denmark*, Copenhagen, **I**, 30-44, 3 text. fig.
- FUCINI A. (1935) – Fossili domeriani dei dintorni di Taormina. – *Palaeont. Italica, Mem. Paleont.*, **XXXV**, 85-100, pl. VIII-XI.
- GABILLY J. (1974) – Paléobiogéographie et taxinomie des Hildocerataceae (Ammonitina) du Toarcien. – *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **279**, D, 1245-1248, 1pl.

- GABILLY J. (1976) – Le Toarcien à Thouars et dans le Centre-Ouest de la France. – *Publ. Com. Fr. Strat.*, CNRS, Paris, **3**, 1-217, 52 fig., 18 tabl., 29 pl.
- GABILLY J. (1976) – Evolution et systématique des *Phymatoceratinae* et des *Grammocerotinae* (*Hildocerataceae*, *Ammonitina*) de la région de Thouars, stratotype du Toarcien. – *Mém. Soc. géol. Fr.*, N.S., LIV, 124, 196 p., 133 fig., XXXVI pl.
- GALLITELLI WENDT M.F. (1969) – Ammoniti e stratigrafia del Toarciano Umbro-Marchigiano (Apennino centrale). – *Boll. Soc. Paleont. It.*, **8**, 1, 11-62, 11 text.fig., 2 tabl., pl. 3-7.
- GECZY B. (1984a) – Jurassic ammonite provinces of Europe. – *Acta Geol. Hungarica*, **27**, 1-2, 67-71.
- GECZY B. (1984b) – Toarcian ammonite zones in the Gerecse Mountains, Hungary. In : O. MICHELSEN & A. ZEISS Eds., *International Symposium on Jurassic Stratigraphy*, Erlangen. – *Geol. Surv. Denmark*, Copenhagen, **1**, 217-226.
- GECZY B. (1984c) – Provincialism of Jurassic ammonites; examples from hungarian faunas. – *Acta Geol. Hungarica*, **27**, 3-4, 379-389, 6 fig.
- GECZY B. (1990) – La paléobiogéographie des ammonites du Toarcien. – *Cahiers Univ. Catho. Lyon, sér. Sci.*, **4**, 63-71.
- GILLARD P.A. (1939) – Observations stratigraphiques sur le Toarcien supérieur du détroit de Poitiers. – *Bull. Soc. géol. Fr.*, (5), IX, 559-609.
- GOY A., JIMENEZ A., MARTINEZ G. & RIVAS P. (1987) – Difficulties in correlating the Toarcian Ammonite succession of the Iberian and Betic Cordilleras. – 2nd Intern. Symp. Jurassic Stratigraphy, Lisbonne, 155-178, 4 fig.
- GOY A. & URETA S. (1988) – Ammonitina del Toarciense superior en la Sierra Norte de Mallorca (España). – *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Geol.)*, **84**, 19-38, 2 fig., 2 pl.
- GUÉX J. (1972) – Répartition biostratigraphique des ammonites du Toarcien moyen de la bordure sud des Causses (France) et révision des ammonites décrites et figurées par Monestier. (1931). – *Eclogae geol. Helv.*, **65/3**, 611-645, 2 text.fig., pl. I-XIII.
- GUÉX J. (1973) – Aperçu biostratigraphique sur le Toarcien inférieur du Moyen-Atlas marocain et discussion sur la zonation de ce sous-étage dans les séries méditerranéennes. – *Eclogae geol. Helv.*, Bâle, **66/3**, 493-523, 4 text. fig., 15 pl.
- GUÉX J. (1974) – Les Bouleiceratinae ARKELL (*Ammonita*, *Cephalopoda*) sous-famille mono- ou polyphylétique? – *Eclogae geol. Helv.*, **67/1**, 427-430, 2 text-fig.
- GUÉX J. (1975) – Description biostratigraphique du Toarcien supérieur de la bordure sud des Causses (France). – *Eclogae geol. Helv.*, Bâle, **68/1**, 97-129, 4 text.fig., 12 pl.
- GUTNIC M., MONOD O., POISSON A. & DUMONT J.-F. (1979) – Géologie des Taurides occidentales (Turquie). – *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, n.s., 58, 137, 1-112, 2 cartes h.t., 81 fig.
- HOWARTH M. K. (1973a) – Lower Jurassic (Pliensbachian and Toarcian) Ammonites – In : Atlas of Palaeobiogeography. – A. Hallam, New-York, 275-282, 3 fig., 1 pl.
- HOWARTH M. K. (1973b) – The stratigraphy and ammonite fauna of the Upper Liassic Grey Shales of the Yorkshire Coast. – *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, **24**, 4, 235-277, 6 fig., pl. 1-9.
- HOWARTH M. K. (1978) – The stratigraphy and ammonite fauna of the Upper Lias of Northamptonshire. – *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, *Geol.*, London, **29**, 3, 235-288, 5 text.fig., 2 tabl., pl. 1-9.
- KOTTEK A.V. (1966) – Die Ammonitenabfolge des griechischen Toarcium. – *Annal. géol. pays hellén.*, **17**, 157 p., 17 pl.
- MATTEI J. (1961) – Observations préliminaires à une étude du Lias des Causses. – *Mém. BRGM*, **4**, Colloque sur le Lias français. – C. R. Congrès Soc. savantes, Chambéry, 1960, 743-756.
- MERLA G. (1932) – Ammoniti giuresi dell' Appennino Centrale. I – *Hildoceratidae*. – *Palaeontogr. It.*, Pisa, **XXXIII**, 1-54, pl. I-VIII.
- MERLA G. (1933) – Ammoniti giuresi dell' Appennino Centrale. II – *Hammatoceratinae*. – *Palaeontogr. Italica*, **XXXIV**, 29 p., 5 fig., IV pl.
- MONESTIER J. (1930) – Observations nouvelles sur les ammonites liasiques du Moyen-Atlas marocain. – *Notes & Mém. Serv. Mines Maroc*, **8**, 3-36, pl. I-IV.
- MONESTIER J. (1931) – Ammonites rares ou peu connues et ammonites nouvelles du Toarcien moyen de l'Aveyron. – *Mém. Soc. Géol. Fr.*, VII, N.S., **15**, 79 p., 9 pl.
- MOUTERDE R. (1967) – Le Lias du Portugal. Vue d'ensemble et divisions stratigraphiques en zones. – *Com. Serv. Geol. Portugal*, **LII**, 209-225, 1 fig.
- MOUTERDE R. (1971) – Les formations mésozoïques de la Thakkhola in Recherches géologiques dans l'Himalaya du Népal, région de la Thakkhola. – CNRS, Paris, 119-175, fig. 47-60, pl. I-III.
- MOUTERDE R. (1971) – Une coupe du Lias à Obon aux confins des provinces de Teruel et de Saragosse. – *Cuad. Geol. Iberica*, **2**, 345-354.
- RULLEAU L. (1989) – Les *Grammocerotinae* (*Hildocerataceae*, *Ammonitina*) du Toarcien supérieur de la région lyonnaise. – Thèse Doct., Univ. Cl. Bernard Lyon I, 187 p., 32 pl.
- SAPUNOV I. G. (1968) – The ammonite zones of the Toarcian in Bulgaria. – *Bull. geol. Inst., Bulgarian Ac. Sci.*, **XVII**, 133-171, pl. I-III.
- SAPUNOV I. G. (1971a) – Notes on the geographical differentiation of the Lower Jurassic ammonite faunas. – *Mém. BRGM*, **75**, 263-270, 2 fig., 1 tabl.
- SAPUNOV I. G. (1971b) – The Bajocian ammonite genus *Bradfordia*, S. BUCKMAN, 1910, (*Oppeliidae*) in Bulgaria. – *Bulgarian Acad. Sci., Bull. geol. Inst., ser. Pal.*, **XX**, 73-89, pl. I-III.
- SCHLATTER R. (1982a) – *Riparioceras schoembergense* nom. nov. (*Ammonoidea*) aus dem mittleren Lotharingium von Schömberg (Baden-Württemberg). – *Jh. Ges. Nat. Württemberg*, Stuttgart, **137**, 73-85, 2 text. fig., 2 pl.
- SCHLATTER R. (1982b) – Zur Grenze Pliensbachian-Toarcian im Klettgau (Kanton Schaffhausen, Schweiz). – *Eclogae geol. Helv.*, **75/3**, 759-771, 1 text. fig., pl. 1.
- SEYED-EMAMI K. (1967) – Zur Ammoniten-Fauna und Stratigraphie der Badamu-Kalke bei Kerman, Iran (Jura, oberes untertoarcium bis mittleres Bajocium). – Inaugural dissertation, München, 180 p., 7 fig., 3 tab., 15 pl.
- SEYED-EMAMI K. (1971) – The Jurassic Badamu Formation in the Kerman Region, with remarks on the Jurassic Stratigraphy of Iran. In : Contributions to the paleontology and stratigraphy of Iran, Part I. – *Geol. Surv. Iran*, **19**, 5-79, 8 text. fig., pl. 1-15.
- SEYED-EMAMMI K. & NABAVI M.H. (1985) – *Dumortieria* and *Pleydellia* (*Ammonoidea*) from the Shemshak Formation (Late Triassic - Middle Jurassic) east of Shahmirzad (SE Alborz, Iran). – *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **170/2**, 243-272, 42 Abb.
- TERMIER H. (1936) – Etudes géologiques sur le Maroc central et le Moyen-Atlas septentrional, 5ème partie: Paléontologie. – *Notes et mém., Serv. Mines Carte géol.*, **33**, 1083-1421, pl. I-XXIII.
- TINTANT H. (1977) – Le polymorphisme intraspécifique en paléontologie (exemples pris chez les ammonites) – *Haliotis*, **6** (1976), 46-69, 2 fig., 2 pl.
- VENTURI F. (1981) – Le « Rosso Ammonitico » du Toarcien inférieur dans quelques localités de l'Apennin de Marche-Ombrie. Conséquences sur la stratigraphie et la taxonomie des *Ammonitina*. – In : FARINACCI A. & ELMI S., Rosso Ammonitico Symposium Proceedings. – Tecnoscienza, Roma, 581-602, 7 text. fig.
- VENTURI F. (1985) – Ammoniti liassici dell'Appennino centrale 2e édit., + Suppl. sugli Ammoniti del Dogger Inferiore – Auctore, Citta di Castello, 126 p., 143 + 9 fig., 2 pl.
- WIEDENMAYER F. (1980) – Die Ammoniten der mediterranen Provinz im Pliensbachian und unteren Toarcian aufgrund neuer Untersuchungen im Generoso-Becken (Lombardische Alpen). – *Mem. Soc. helvetique Sci. nat.*, **XCIII**, 261 p., 56 Abb., 4 Tabl., 34 pl.