

AMMONITES MÉDITERRANÉENNES DU TITHONIQUE INFÉRIEUR DE L'ARDÈCHE (SUD-EST DE LA FRANCE) : ANALYSE DES AFFLUX TÉTHYSIENS

par

FABRIZIO CECCA *

RÉSUMÉ

Sur la base de récoltes effectuées banc par banc dans quelques affleurements du Tithonique inférieur de la région du Pouzin (Ardèche), il a été possible de reconnaître la répartition discontinue de diverses espèces d'ammonites méditerranéennes. Au moins sept épisodes principaux d'expansion faunique téthysienne ont été reconnus en Ardèche au cours des zones à Semiforme et à Fallauxi. Les spectres fauniques, analysés banc par banc, changent souvent d'un épisode d'afflux à l'autre : ils ont permis d'évaluer l'importance de facteurs tels que le faciès, la profondeur et le transport *post-mortem* en ce qui concerne la sélection des éléments méditerranéens et la composition des peuplements. Le transport *post-mortem* des coquilles n'est pas à l'origine des afflux téthysiens ni surtout des épisodes caractérisés par la prépondérance d'une seule des espèces méditerranéennes. Le faciès et la profondeur ont contrôlé la composition des peuplements mais l'installation des espèces arrivantes semble avoir été déterminée par le jeu d'un ensemble de facteurs écologiques locaux. La grande fréquence des turbidites témoigne d'une instabilité du milieu qui a provoqué des effets de « stress », modifiant ainsi les spectres fauniques. Les afflux téthysiens n'étaient généralement pas suivis par la différenciation de nouvelles espèces.

ABSTRACT

Bed - by - bed sampling carried out in some Lower Tithonian outcrops near the village of Le Pouzin (Ardèche) evidenced the punctuated pattern in the occurrences of strictly mediterranean ammonite species. They are in fact found solely at certain « horizons ». From the margins of the Tethys these forms were able to spread more or less extensively onto the shelf areas bordering the Jurassic Southern Europe in the Semiforme and Fallauxi zones. At least seven major of such tethyan spreads have been detected in Ardèche in these two zones. The composition of the assemblages making up each of these spreads varies as a result of several causes. The study of individual faunal assemblages as well as the recognition of their changes through time allow an estimate of the bias introduced by each of the following factors : facies, water depth and post-mortem drift. The post-mortem drift of the shells is not itself a cause for tethyan spreads, markedly for those numerically dominated by one immigrant species. Facies and depth ruled over the composition of the assemblages but settling of mediterranean species seems to have been the result of the interplay with several local ecologic factors. The widespread turbidites reflect environmental instability which caused environmental stress modifying the composition of the faunas. The tethyan spreads were not generally followed by birth of new species.

MOTS-CLÉS : PALÉOBIOGÉOGRAPHIE, PALÉOÉCOLOGIE, AMMONITES, JURASSIQUE, TITHONIQUE, ARDÈCHE (FRANCE).

KEY-WORDS : PALAEOBIOGEOGRAPHY, PALAEOECOLOGY, AMMONITES, JURASSIC, TITHONIAN, ARDÈCHE (FRANCE).

* Servizio Geologico d'Italia, Largo S. Susanna 13, I - 00187 Roma (Italie).

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund einer Sammlung Schicht für Schicht in einigen Aufschlüssen des Untertithon in der Nähe von Le Pouzin (Ardèche) konnte man in einigen Horizonten eine ungleichmässige vertikale Verbreitung verschiedener typisch mediterranen Ammoniten erkennen. Von den Rändern der Tethys breiteten sich diese Formen im Laufe der Semiforme und Fallauxi Zonen auf die südeuropäische epikontinentalen Meere aus, mit hier einem mehr oder weniger ausgedehnten Areal. In diesen Zonen wurden in Ardèche mindestens 7 wichtige tethydischen Ausbreitungen der Fauna erkannt. Die Faunenspektren, Schicht für Schicht untersucht, ändern sich von einer Zufluss-Episode zu der anderen: deswegen haben diese Spektren die Bewertung der Wichtigkeit von Faktoren wie Fazies, Tiefe und post-mortaler Transport in der Selektion der

mediterranen Arten und in der Zusammensetzung der Assoziationen ermöglicht. Post-mortaler Transport der Gehäuse ist nicht die Ursache der tethydischen Zuflüssen, vor allen nicht jener Episoden die von der zahlenmässigen Überlegenheit einer einzigen der mediterranen Arten charakterisiert sind. Fazies und Tiefe haben die Zusammensetzung der Assoziationen bedingt, aber die Ansiedlung der mediterranen Arten scheint von einer Reihe ökologischer Faktoren bestimmt worden zu sein. Die grosse Häufigkeit der Turbiditen spiegelt eine Instabilität der Umwelt wieder, die lokale Stresseffekte verursacht hat und so die Faunenspektren verändert hat. Den tethydischen Zuflüssen folgten im allgemeinen keine Differenzierung neuer Arten.

I — INTRODUCTION

La présence d'éléments méditerranéens dans le Tithonique des régions situées sur la marge nord de la Téthys, comme l'Ardèche ou la Souabe-Franconie, est connue depuis les travaux de Toucas (1890) et Schneid (1915).

Barthel (1962, 1964), a reconnu pour la première fois la répartition stratigraphique discontinue, en « horizons » de ces formes méditerranéennes dans le gisement classique de Neuburg (Tethydian faunal peak in Barthel & Geyssant 1973 et in Barthel 1975).

Le terme d'afflux téthysien, indique l'expansion de l'aire géographique habituelle de certaines espèces appartenant à des lignées évoluant dans les régions typiquement méditerranéennes (Alpes méridionales,

Apennins, Sicile, Espagne méridionale etc...), qui à partir des marges de la Téthys s'étendent à plusieurs reprises sur le domaine épicontinental. Leurs répartitions verticales sont ici nécessairement différentes de celles constatées dans ces régions.

Bien qu'évoqué par Barthel dès 1962, ce problème n'a jamais fait l'objet d'une étude détaillée.

Durant les recherches effectuées en Ardèche pendant les années 1983-1986 dans le cadre d'une Thèse de Doctorat (Cecca 1986b), ayant pour sujet la révision du Tithonique ardéchois dans la région du stratotype de l'Ardésien, j'ai récolté banc par banc des faunes abondantes qui m'ont permis d'étudier de façon détaillée les afflux téthysiens dans cette région.

II — CADRE STRATIGRAPHIQUE

Les faunes étudiées proviennent essentiellement de couches affleurant près du village du Pouzin, où j'ai levé plusieurs coupes dont celle de la carrière des Anges. Celle-ci est bien connue dans la littérature car elle représente la coupe de référence de l'Ardésien (Toucas 1890 ; Enay 1980b).

Une partie moins importante du matériel étudié provient des localités suivantes : Broyon, Saint-Laurent-Sous-Coiron, Vogüé et Chauzon (fig. 1). La plupart de ces localités sont connues depuis la monographie de Toucas (1890) et les travaux de Le Hégarat (1973) et de Le Hégarat & Remane (1968, 1973).

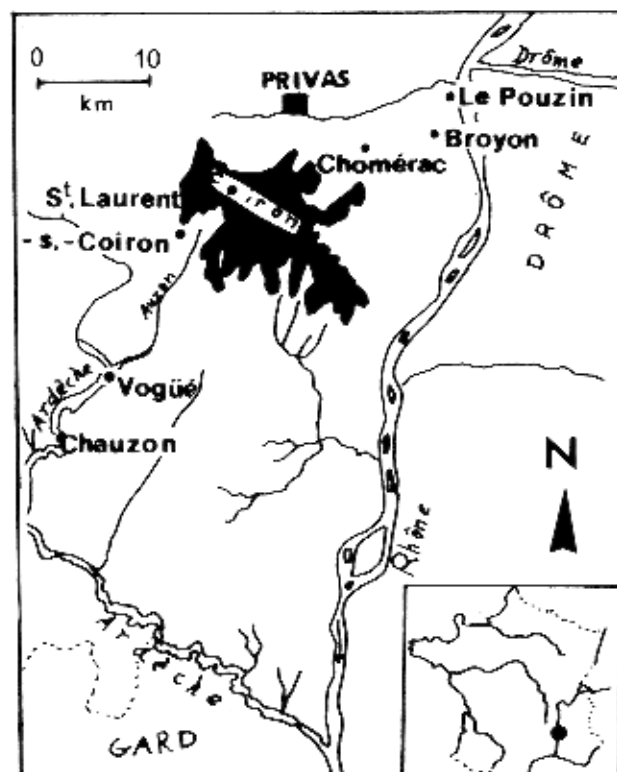


Fig. 1 — Localisation des affleurements étudiés en Ardèche.
Location of the studied outcrops.

Des articles récents (Cecca 1986a ; Enay & Cecca 1986) présentent des nouvelles données sur la faune d'ammonites du Tithonique ardéchois.

Quatre des sept coupes étudiées près du Pouzin offrent une même succession de bancs et leurs faunes sont réunies dans le profil synthétique appelé « Le Pouzin 1 », qui donne une image de la composition de la faune d'ammonites de l'Ardèche. Le profil « Le Pouzin 2 » est un complément pour les faunes de la zone à Semiforme, mal représentées dans les coupes qui constituent le profil précédent (fig. 2). La corrélation des deux coupes est réalisée par le début de la formation des Calcaires noduleux qui correspond au banc 8 du profil « Le Pouzin 2 » et au niveau 1 du profil « Le Pouzin 1 ». La base de la zone à Fallauxi a été tracée entre les bancs 2 et 3 du profil « Le Pouzin 1 », compte tenu de la présence et de la fréquence de formes typiques de *Richteria richteri* (OPPEL) dans le banc 3 (Cecca 1986a). En effet, *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL) se rencontre plus haut dans le banc 8.

1 - LA SÉRIE TITHONIQUE

La synthèse sur la lithostratigraphie du Tithonique ardéchois est présentée dans un autre article (Cecca *et alii* sous presse), toutefois il convient de résumer ici les aspects essentiels de la série du Tithonique inférieur.

Dans le secteur du Pouzin-Broyon, le Tithonique inférieur est constitué par deux unités lithologiques. De bas en haut :

- calcaires massifs avec rognons et nodules de silex (jusqu'à la base du niveau 1 du profil « Le Pouzin 1 » et jusqu'au niveau 7, inclus, du profil « Le Pouzin 2 », fig. 2) ;
- calcaires noduleux et pseudonoduleux (niveaux de 1 à 13 du profil « Le Pouzin 1 », fig. 2).

De nombreux niveaux bréchiques s'intercalent dans la série à partir du toit du terme a).

Depuis Toucas (1890) les calcaires massifs sont attribués à la zone à Hybonotum, mais Cecca (1986a) et Enay & Cecca (1986) ont démontré sur la base de la présence de formes typiques de *Haploceras* (*Volanites*) *verruciferum* (ZITTEL) que ces calcaires s'étendent jusque dans la zone à Semiforme qui inclut aussi la base des Calcaires noduleux (« Le Pouzin 1 », niveau 1) où *H. (V.) verruciferum* est encore présent.

Dans le secteur au Sud du plateau des Coirons, les Calcaires noduleux sont remplacés latéralement par des calcaires gris ou bleuté, tachetés, compacts, bien lités, qui surmontent les calcaires massifs ruiniformes.

2 - ZONATION UTILISÉE

Comme dans les articles récents sur le Tithonique de l'Ardèche, la zonation adoptée est celle établie par Enay & Geyssant (1975). La seule différence par rapport à ce schéma est la division de la zone à Fallauxi en deux sous-zones : de bas en haut, les sous-zones à Richteri et à Admirandum/Biruncinatum. Ces termes ont été créés par Oloriz (1978) mais avec rang de zones. Bien qu'une bipartition de la zone à Fallauxi ait été reconnue par Enay & Geyssant à la suite de collectes ultérieures effectuées en Espagne méridionale (Enay, renseignement oral), ainsi qu'en Italie (Cecca *et alii* 1985 ; Cecca & Santantonio 1986 ; Sarti 1985, 1986) et en Hongrie (Vigh 1984), il est préférable d'utiliser ces termes avec rang de sous-zones (Enay & Cecca 1986). Cette solution permet d'une part, de garder comme index de zone l'espèce *S. fallauxi* dont la vaste répartition géographique (Enay 1983) assure les corrélations entre des points très éloignés des régions méditerranéennes et d'autre part, de souligner la bipartition reconnue par Oloriz.

III — CONDITIONS DE RÉCOLTE ET LEUR INFLUENCE SUR LES VARIATIONS DU SPECTRE FAUNIQUE

La fig. 2 montre des variations importantes de la composition faunique entre les différents bancs des profils du Pouzin. En effet, il est permis de se demander si ces variations ne sont que le résultat de récoltes défectueuses ou si elles traduisent réellement l'influence de facteurs écologiques, au sens large, ou/et sédimentaires.

Ziegler (1967) a démontré que ces facteurs jouent un rôle déterminant dans l'équilibre du spectre faunique, tout en soulignant l'importance de la méthode de récolte ainsi que les erreurs qui risquent d'être introduites dans les interprétations lorsque cette méthode n'est pas suivie.

Naturellement les variations d'effectif des peuplements successifs sont influencées par les aléas de la fossilisation et de la collecte. J'ai essayé de réduire l'importance de ces facteurs en fouillant les bancs sur une superficie de 1 m². Toutefois, dans quelques cas, l'exposition des couches n'était pas favorable et les récoltes ont dû être effectuées sur des superficies réduites.

Ceci pourrait expliquer pourquoi quelques bancs semblent être moins fossilifères que d'autres. Néanmoins, j'ai eu l'opportunité de pouvoir travailler sur quatre coupes, qui offrent une même succession de bancs (profil « Le Pouzin 1 »), et de bénéficier de conditions d'exposition différentes qui m'ont permis de compléter les récoltes dans les niveaux que je n'avais pu fouiller convenablement dans la coupe de référence de la carrière des Angès.

Ainsi, l'importance du facteur collecte se réduit considérablement.

Par contre, pour le profil « Le Pouzin 2 » je n'ai pu travailler que sur une seule coupe et sur des superficies nettement inférieures à 1 m². Ceci est vrai également pour les niveaux des localités qui seront citées plus loin (Vogüé-Gare, Chauzon, Broyon, Le Sévénier).

Or, si l'importance de ces facteurs est réduite (au moins en ce qui concerne le profil « Le Pouzin 1 »), l'on pourrait conclure que la composition de la thanatocénose traduit un éventuel contrôle écologique.

Cependant, il n'est pas possible d'exclure a priori que d'autres facteurs ont pu jouer conjointement, modifiant ainsi l'importance des différents groupes dans le spectre faunique. Je pense en particulier aux facteurs sédimentaires comme le transport différentiel de coquilles de formes et/ou de tailles différentes par un courant de fond, la resédimentation etc., ou aux facteurs diagénétiques.

Il ne faut pas oublier non plus les considérations de Mattéi (1966, p. 920) sur les associations fossiles, et en particulier sur leur caractère cumulatif dans le temps (fonction de la vitesse de la sédimentation) et dans l'espace (par rapport à la tranche d'eau située au-dessus de l'aire de dépôt).

Dans le Tithonique de l'Ardèche, où les phénomènes de resédimentation sont très importants, il faut toujours veiller à ce que les associations analysées n'aient pas subi de remaniements. Dans le cadre de ce travail, tous les diagrammes ont été construits sur la base de faunes récoltées dans des bancs qui ne montrent pas de traces de resédimentation.

Dans le cas des niveaux autochtones du profil « Le Pouzin 1 », j'ai pu constater la faible importance du facteur transport différentiel. Parfois j'ai pu fouiller un même niveau sur plus d'une des coupes étudiées près de la carrière des Angès. Dans chaque coupe le spectre faunique d'un banc donné est à peu près le même ; quelquefois les Phyllocératidés et/ou les Haplocératidés peuvent manquer dans une coupe, alors qu'ils étaient présents dans le même banc de la coupe avoisinante. Dans tous les cas, cela se produit lorsqu'on dispose de petits effectifs.

En conclusion, je pense pouvoir affirmer que les variations de la composition des peuplements successifs, dont l'analyse est à la base de la présente étude, traduisent un contrôle écologique (faciès, profondeur, salinité, substratum etc.).

J'analyserai plus loin l'importance de ces facteurs et le rôle qu'ils jouent dans le cadre des afflux téthy-siens.

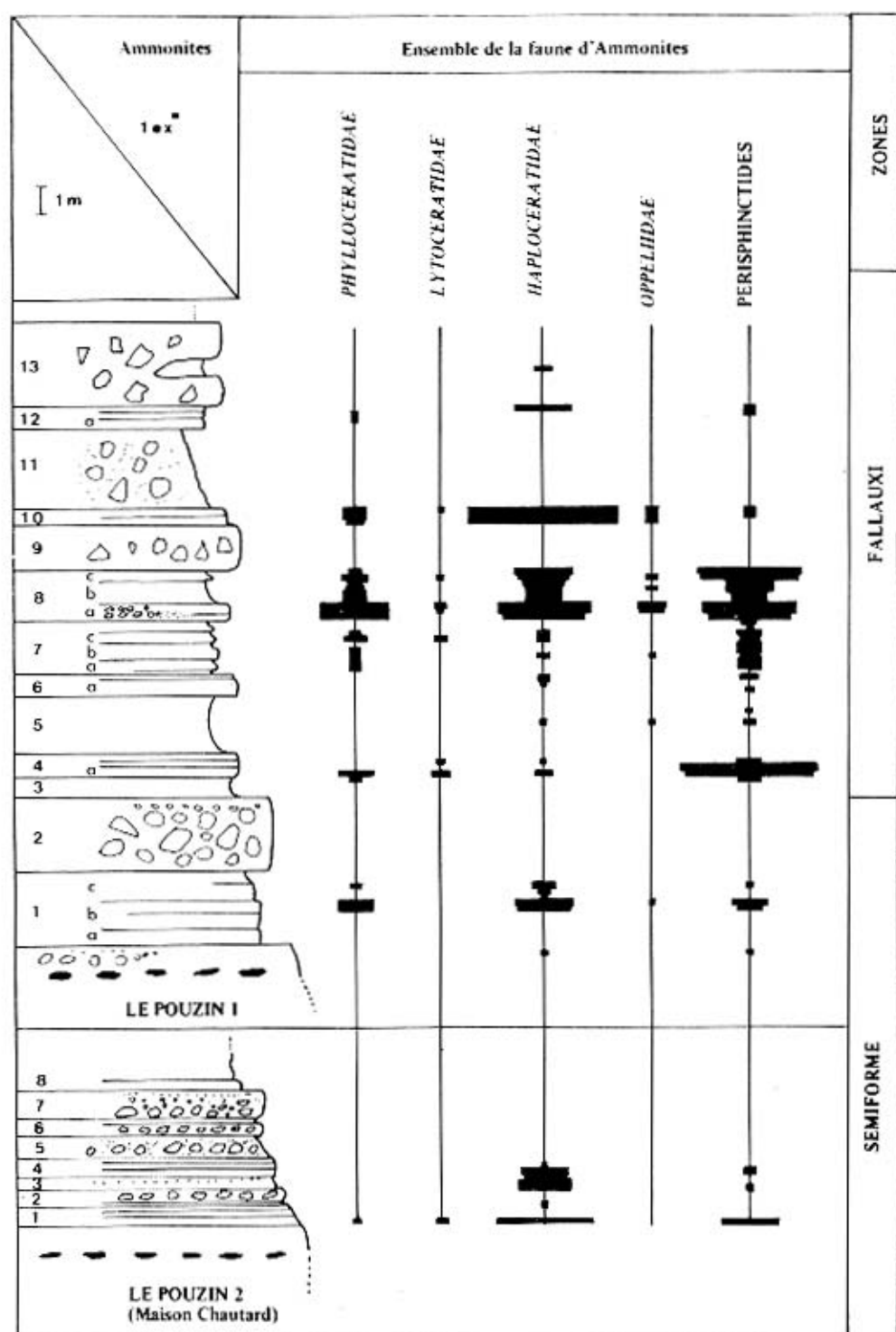


Fig. 2 — Tableau de répartition de la totalité de la faune d'ammonites par familles dans les profils « Le Pouzin 1 » et « Le Pouzin 2 ». Seules les faunes non remaniées ont été considérées (d'après Cecca 1986a, modifié).
Distribution of the total ammonite fauna for each family in the profiles « Le Pouzin 1 » and « Le Pouzin 2 ». Only the autochthonous faunas have been taken in account (after Cecca 1986a, modified).

IV — CADRE PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUE

La répartition des faunes d'ammonites au cours du Tithonique a été examinée de façon détaillée par Enay (1972, 1973). Des informations complémentaires, accompagnées de l'affinement des reconstitutions paléogéographiques sont données par les travaux de Enay (1976, 1980a), Enay & Mangold (1982) et surtout par la récente synthèse de Cariou *et alii* (1985) à laquelle je ferai référence.

En ce qui concerne le Tithonique inférieur, un complément ultérieur de cette synthèse a été récemment proposé (Cecca 1986b). En particulier il est apparu qu'au cours des zones à Semiforme et à Fallauxi, au moment où l'expansion des éléments strictement méditerranéens sur la plate-forme continentale européenne semble avoir atteint son maximum (Cariou *et alii* 1985), la province méditerranéenne présente une grande homogénéité faunique. On peut y reconnaître :

- une faune méditerranéenne, caractérisée surtout par les Simocératidés ;
- une faune subméditerranéenne, au sein de laquelle ont été distingués un type européen (auquel appartient la faune de l'Ardèche) et un type eurocaucasien (des Carpates orientales jusqu'à l'Elbourz) caractérisé par des faunes appauvries.

C'est dans ce cadre qu'il faut situer les mouvements des espèces méditerranéennes sur les plates-formes continentales européennes en bordure de la Téthys.

En faisant référence à la fig. 5 de la synthèse de Cariou *et alii* (1985), on remarquera qu'au cours des zones à Semiforme et à Fallauxi, la dispersion des espèces méditerranéennes sur le bord nord téthysien était facilitée par la faible ampleur des hiatus liguro-piémontais et kabylo-bétique.

Ces éléments méditerranéens doivent être considérés comme des immigrants occasionnels, renouvelés par des apports répétés. Leurs arrivées dans les régions subméditerranéennes, sont rarement suivies par la différenciation de nouvelles espèces (Enay & Geyssant 1974, fig. 1).

Ainsi, les afflux téthysiens représentent des phénomènes d'expansion des aires géographiques des espèces méditerranéennes et non pas des phénomènes de migration, d'après la distinction faite entre ces deux notions par Enay & Mangold (1982, p. 1038).

Des phénomènes comparables existaient au Domérien inférieur : l'arrivée de l'espèce *Protogrammoce- ras celebratum* (FUCINI) dans la province euro-boréale

a été définie par Dommergues (1987, p. 218-219) comme une « brève transgression faunique sans avenir évolutif ».

Bien que plus rares, les mouvements d'expansion peuvent se faire en sens inverse (Enay & Geyssant 1974). La présence dans les régions méditerranéennes (Enay & Geyssant 1975 ; Oloriz 1978 ; Vigh 1984 ; Cecca *et alii* 1985) de Périssphinctidés (*Franconites*, *Usseliceras*, *Parakeratinites*, *Danubisphinctes*, etc...) appartenant à des lignées dont l'évolution se fait dans les régions subméditerranéennes (Zeiss 1968), pourrait s'interpréter ainsi (Cecca sous presse).

C'est la solution adoptée par Géczy (1986) pour expliquer la présence d'éléments ouest-européens au sein des faunes toarciennes méditerranéennes de la Montagne de Gerece (Hongrie), les effets d'un transport *post-mortem* étant exclus.

Ces échanges entre les faunes des marges nord et sud téthysiennes ont pu se faire dans le secteur occidental de la Téthys, à l'Ouest du promontoire apulien où les hiatus liguro-piémontais et kabylo-bétique, en raison de leur faible largeur, ne pouvaient pas constituer des barrières géographiques infranchissables (Cariou *et alii* 1985).

Les faunes ont pu se déplacer le long du bord nord-téthysien, de l'Espagne méridionale jusqu'à l'Elbourz, principalement dans les sens Sud-Nord et Ouest-Est et plus rarement dans le sens Nord-Sud.

Ces mouvements faunistiques pouvaient se faire aussi directement à l'extrême nord de la plaque apulienne qui, par sa position paléogéographique proche de la marge nord-téthysienne a pu jouer un rôle de voie de passage et/ou d'échange dans les deux sens.

Dans la zone à Ponti, à la fin du Tithonique inférieur, probablement en coïncidence avec une importante phase régressive (Vail *et alii* 1977), les échanges entre les deux faunes diminuent en même temps que l'on constate au sein des faunes subméditerranéennes l'apparition de genres à répartition très limitée comme *Isterites* et *Pseudovirgatites*.

Ces derniers s'installeront en Pologne centrale dans une région de transition entre les domaines boréal et téthysien, où *Pseudovirgatites* sera à l'origine des *Virgatitinae* (Kutek & Zeiss 1974) propres aux régions boréales de la plate-forme russe.

V — LES AFFLUX TETHYSIENS EN ARDÈCHE AU COURS DES ZONES À SEMIFORME ET À FALLAUXI

La répartition stratigraphique en « horizons » des espèces méditerranéennes telles que *Haploceras* (*Volanites*) *verruciferum* (ZITTEL), *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL) et *Richterella richteri* (OPPEL), déjà figurée par Toucas (1890), a été récemment reconnue en Ardèche (Enay & Cecca 1986 ; Cecca 1986a).

Ces espèces, accompagnées le plus souvent par d'autres éléments méditerranéens, pénètrent en Ardèche au cours des zones à Semiforme et à Fallauxi et se mêlent à la faune « normale ».

Avant de décrire les épisodes d'afflux téthysiens reconnus, il convient de résumer les caractères de la faune de l'Ardèche ainsi que de comparer cette même faune avec celle de Neuburg où les afflux téthysiens sont connus depuis le travail de Barthel en 1962.

1 - LA FAUNE DE L'ARDÈCHE

La faune de l'Ardèche est constituée par cinq familles dont les Oppeliidae qui arrivent sporadiquement dans cette région à la suite des épisodes d'afflux, tandis que les faunes méditerranéennes sont constituées par sept (comparer la fig. 2 avec la fig. 4 in Enay 1983 ou avec la fig. 2 in Enay & Cecca 1986) ou huit familles lorsqu'on trouve *Protancyloceras* (famille Bochiannitidae), souvent difficile à dégager des roches calcaires.

Phyllocératidés, Lytocératidés et Périssphinctidés sont plus variés dans les régions méditerranéennes où un plus grand nombre de genres et d'espèces existe. Les Périssphinctidés semblent être plus variés à Neuburg qu'en Ardèche, bien qu'ici les espèces ne soient pas les mêmes que dans les régions méditerranéennes.

Dans les faunes de ces régions s'ajoutent les familles Simoceratidae et Aspidoceratidae ; la première est très importante dans les zones à Semiforme et à Fallauxi (Cecca & Santantonio sous presse) tandis que la seconde est moins importante à cause d'un déclin progressif, amorcé après la base du Tithonique, qui s'achèvera au Berriasien (Cecca 1985).

Par l'abondance de Phyllocératidés et d'Haploceratidae ainsi que par les arrivées répétées des Oppeliidae et des Lytocératidés, la faune de l'Ardèche assure le passage entre les faunes méditerranéennes et la faune de Neuburg.

a - La faune « normale »

La faune « normale » du Tithonique de l'Ardèche est constituée par *Ptychophylloceras ptychoicum* (QUENSTEDT) et *Haploceras* (*H.*) *carachtheis* (ZEUSCHNER) sensu Enay & Cecca 1986, présents et abondants dans presque tous les niveaux (Toucas 1890) et par des espèces de Périssphinctidés (bien connues dans la zone à Fallauxi seulement) qui ne sont pas endémiques mais qui semblent avoir leur aire géographique habituelle en Ardèche. Il s'agit de « *Pseudodiscosphinctes* » *chalmasi* (KILIAN) M/« *Subplanitoides* » *pouzinensis* (TOUCAS) m., ainsi que de nouvelles formes de *Parapallasiceras* et *Danubisphinctes* (Cecca 1986b).

L'abondance et la répartition pratiquement continue de *P. ptychoicum* et de *H. carachtheis* au cours des zones à Semiforme et à Fallauxi, montre que ces espèces n'ont pas un caractère méditerranéen aussi affirmé. Elles sont d'ailleurs assez fréquentes dans d'autres gisements du SE de la France (Saint-Concours, Col du Lauzon). Cela semble d'ailleurs être un élément constant et caractéristique au cours de tout le Jurassique supérieur. Marchand (1982) a distingué à l'Oxfordien moyen une ligne Ardèche-Jura méridional au Nord de laquelle les Phyllocératidés sont rares, voire absents, tandis qu'ils abondent au Sud. Il s'agit en effet d'une limite écologique qui coïncide grosso modo avec la limite entre le bassin et la plate-forme.

b - Les éléments méditerranéens

Trois critères ont servi à la définition d'espèce « typiquement méditerranéenne » :

- l'évolution de l'espèce se fait essentiellement dans les régions méditerranéennes ;
- la répartition verticale est pratiquement continue dans ces régions ;
- l'espèce est plus abondante dans les régions méditerranéennes que dans les régions subméditerranéennes.

Les éléments méditerranéens rencontrés en Ardèche sont les suivants :

Phylloceras serum (OPPEL), *Lytoceras* sp., *Haploceras* (*Volanites*) *verruciferum* (ZITTEL), *Pseudolissoceras* aff. *planusculum* (ZITTEL), *Substreblites zonarius* (OPPEL), *Semiformiceras semiforme* (OPPEL)

et *Richterella* aff. *richteri* (OPPEL) dans la zone à Semiforme ; *P. serum*, *Phylloceras ptychostoma* (BENECKE), *Calliphylloceras* cf. *kochi* (OPPEL), *Protetragonites quadrisulcatus* (d'ORBIGNY), « *Glochiceras* » n.sp., « *G.* » n.sp. aff. *psilosoma* (ZITTEL), *Neochetoceras* sp., *Semiformiceras fallauxi* (OPPEL), *Aspidoceras* gr. *rogoznicensis* (ZEUSCHNER), *Volanoceras* sp., *Virgatosimoceras* sp. et *Richterella richteri* (OPPEL) dans la zone à Fallauxi.

En Ardèche deux exemplaires de Simoceratidae et un exemplaire d'Aspidoceratidae sont connus. La présence de ces deux familles est exceptionnelle dans cette région. Un fragment, appartenant au genre *Volanoceras* GEYSSANT, a été trouvé près de la carrière des Angès dans la coulée boueuse CA 10 (fig. 3) ; un second Simocératidé, appartenant probablement au groupe de formes de la zone à Fallauxi citées par Cecca et alii (1985) comme *Virgatosimoceras* spp., provient encore du Pouzin et fait partie de la collection Gevrey, conservée à Grenoble. L'unique *Aspidoceras* rencontré jusqu'ici en Ardèche dans les niveaux de cet âge est un exemplaire de *A. gr. rogoznicensis* (ZEUSCHNER), récolté par Le Hégarat à Broyon dans un niveau de la zone à Fallauxi.

R. richteri est l'espèce la plus fréquente dans les régions subméditerranéennes ; en Ardèche elle se rencontre à plusieurs niveaux de la série (Cecca 1986a). Elle est rare dans les régions méditerranéennes (Cecca & Santantonio sous presse) à l'exclusion des Chaînes Subbétiques où son évolution s'observe de façon complète (Enay, renseignement oral). Les faunes de cette dernière région appartenaient au type méditerranéen s.str. mais cette partie de l'Espagne était localisée du côté de la marge septentrionale de la Téthys occidentale. Probablement *R. richteri* était une espèce qui se répandait essentiellement près des bordures de cette marge.

C. Comparaisons avec la faune de Neuburg

C'est dans ce gisement de Souabe-Franconie que Barthel (1962) a reconnu l'existence des afflux téthysiens.

Bien que ce phénomène existe dans toutes les régions subméditerranéennes, c'est à Neuburg qu'il est le mieux documenté.

Si en Ardèche *P. ptychoicum* et *H. carachtheis* sont des éléments constituant la faune normale, à Neuburg un seul Phyllocératidé a été trouvé (Barthel & Geysant 1973) et la présence de *Haploceras* est liée aux afflux téthysiens.

En Ardèche les Simoceratidae, les Aspidoceratidae et *Pseudolissoceras* sont très rares, contrairement

à Neuburg où ils sont relativement fréquents (Schneid 1915 ; Barthel 1962 ; Barthel & Geysant 1973 ; Geysant & Zeiss 1978), constituant les éléments les plus importants des afflux téthysiens. Il faut aussi remarquer que *Pseudolissoceras bavaricum* BARTHEL (de cette espèce il faut exclure le paratype récolté par Barthel dans le banc 116 de la coupe de Neuburg et figuré pl. 2, fig. 9 car il n'est qu'un *Haploceras* écrasé) est une forme caractérisée par une cloison simplifiée ainsi que par une coquille comprimée ; ces caractères sont les caractères des ammonites les mieux adaptées aux milieux peu profonds des plates-formes continentales (Tintant et alii 1982 ; Enay & Mangold 1982 ; Contini 1987 ; Dommergues 1987). En Ardèche un seul exemplaire de *Pseudolissoceras* a été trouvé (niveau 1 de la Maison Chautard, profil « Le Pouzin 2 » : il est peut-être possible d'affirmer, sur la base de cet argument, que dans la zone à Semiforme la profondeur de la mer était plus importante ici qu'à Neuburg.

Ceci pourrait être confirmé par d'autres arguments.

Les Oppeliidae, par exemple, sont assez fréquents en Ardèche, tandis qu'à Neuburg ul seul exemplaire attribué par Barthel (1962) à *Glochiceras* sp. a été trouvé. De plus, aucun Lytocératidé n'a jamais été trouvé à Neuburg.

Protancyloceras, présent à Neuburg, n'a pas encore été trouvé en Ardèche.

2 - LES ÉPISODES D'AFFLUX RECONNUS

La figure 3 résume de façon schématique les épisodes d'afflux téthysien reconnus en Ardèche. Comme dans la fig. 2, le profil « Le Pouzin 1 » rassemble les données provenant de quatre coupes qui offrent la même succession de bancs. Ainsi, les numéros de banc qui seront mentionnés, se réfèrent aux numéros indiqués sur la fig. 3.

Il a été indiqué le nombre total d'espèces méditerranéennes rencontrées dans chaque niveau, ainsi que le nombre total d'exemplaires correspondants, afin de mettre en évidence les différences qualitatives et quantitatives qui distinguent les diverses phases d'expansion. La courbe du nombre d'espèces, comme la courbe du nombre d'exemplaires, montrent que chaque afflux est constitué par un pic principal, ou acmé local, qui peut être précédé et/ou suivi par des pics moins importants. Au niveau des pics principaux, j'ai indiqué dans la fig. 3 les formes méditerranéennes les plus abondantes et/ou les plus caractéristiques.

La composition des peuplements change souvent d'un épisode d'expansion à l'autre. C'est pourquoi,

j'ai décidé d'étudier les afflux téthysiens à l'aide de diagrammes linéaires de répartition faunique, représentant les abondances relatives de chaque famille (fig. 4). Ces diagrammes ont été construits à partir des faunes récoltées dans les différentes localités du secteur du Pouzin.

Au moins sept épisodes principaux d'expansion faunique téthysienne ont été reconnus en Ardèche dans les zones à Semiforme et à Fallauxi (sous-zone à Richteri seulement).

Les spectres fauniques du premier et du septième afflux n'ont pas été représentés dans la fig. 4 ; d'une part, dans les gisements où ces afflux ont été reconnus, je n'ai pu obtenir que des petits effectifs peu significatifs au point de vue quantitatif et d'autre part les afflux de 2 à 6 ont tous été reconnus au Pouzin, dans une même série, permettant ainsi d'étudier l'évolution du spectre faunique dans le temps. Des indications quantitatives seront quand même données dans le texte.

Les afflux de 1 à 3 appartiennent à la zone à Semiforme. Le premier est représenté par les niveaux de Chauzon (niveau lenticulaire de calcaires noduleux à dominante marneuse) et Vogüé, que j'ai réuni dans une même phase d'afflux car leur position stratigraphique relative n'a pu être déterminée. *H. (V.) verruciferum* et *S. semiforme* sont les espèces qui le caractérisent. A Chauzon, où j'ai récolté 26 exemplaires, la composition faunique est la suivante : Phyllocératidés 23 %, Haplocératidés 58 %, Oppéliidés 4 %, Périssphinctidés 11 %, bélemnites 4 %. *S. semiforme* et *H. verruciferum* (1 exemplaire chacun) ne représentent que 8 % de l'association.

Le deuxième épisode d'afflux téthysien a été reconnu dans le secteur du Pouzin, vers le toit des calcaires massifs à rognons de silex, près de la Maison Chautard. Au-dessus d'une série de niveaux où les ammonites sont rares et quasi exclusivement représentées par *H. (H.) carachtheis*, le banc MC1 livre une faune plus variée à Haplocératidés dominants (fig. 4a). Cette faune renferme trois espèces méditerranéennes : *H. (V.) verruciferum* (qui représente 43 % de l'association), *R. aff. richteri* et *Pseudolissoceras aff. planiusculum*.

Dans les bancs suivants, les Haplocératidés sont toujours dominants : *H. (V.) verruciferum* et *R. aff. richteri* sont rares dans le banc MC4a qui constitue un pic secondaire (fig. 3).

Le troisième afflux est défini selon un critère qualitatif, car si le nombre d'exemplaires appartenant aux espèces méditerranéennes n'est pas très élevé, ces

dernières sont relativement nombreuses : *Phylloceras serum*, *H. (V.) verruciferum*, *Substreblites zonarius* et *R. aff. richteri*. Cet épisode se situe peu au-dessus de la base des Calcaires noduleux dans le banc 1b, bien exposé dans les coupes complémentaires de la carrière des Anges.

Concernant le spectre faunique, on constate l'augmentation des Phyllocératidés et la présence des brachiopodes et des bivalves, tandis que les Périssphinctidés diminuent, les Lytocératidés disparaissent, les Haplocératidés restant à peu près constants (fig. 4b). L'augmentation simultanée de Phyllocératidés et d'éléments benthiques est remarquable. Parmi les Phyllocératidés *P. serum* est la seule espèce typiquement méditerranéenne.

Dans la zone à Fallauxi ont été reconnus les afflux numérotés de 4 à 7 sur la fig. 3.

R. richteri caractérise le quatrième afflux, qui s'étend du toit du banc CA3 (calcaire noduleux à dominante marneuse) au banc CA 4b, avec un acmé situé dans le banc 4a (calcaire marneux) où cette espèce domine l'association. L'autre forme méditerranéenne présente, *Protetragonites quadrisulcatus*, est beaucoup moins abondante. Cette phase d'expansion rappelle le deuxième afflux qui était également caractérisé par la grande abondance de l'une des espèces méditerranéennes présentes, *H. (V.) verruciferum*.

Le spectre faunique (fig. 4c) montre un changement plus brusque que celui du banc MC1 au banc CA1b. La faune benthique disparaît et les Haplocératidés passent de 50 % à 5 % de l'association. Les Périssphinctidés constituent la partie la plus importante de l'association (79 %), dans laquelle *R. richteri* est l'espèce dominante (55 %) (Cecca 1986a). *P. quadrisulcatus* est aussi abondant que les Haplocératidés.

L'abondance des formes méditerranéennes et les caractères du spectre faunique, ne constituent pas les seuls éléments qui distinguent ce niveau ; la seule forme rencontrée en Ardèche montrant de fortes affinités avec les Périssphinctidés de Neuburg, *Danubisphinctes* cf. *echidneus* (SCHNEID), se rencontre curieusement dans le banc 4a où *R. richteri* atteint sa fréquence maximale.

Une raréfaction des faunes fait suite à cet épisode (CA 5 à 7). Les éléments méditerranéens, rares, sont dispersés dans les différentes couches du niveau CA 7, constitué par des calcaires noduleux à dominante marneuse : *R. richteri* (7a), *Neochetoceras* sp. (7b), *P. quadrisulcatus* et *Phylloceras ptychostoma* (7c), tous représentés par un seul exemplaire. La faune récoltée dans le niveau 7 a été rassemblée dans le diagramme de la fig. 4d afin de montrer que le poids des

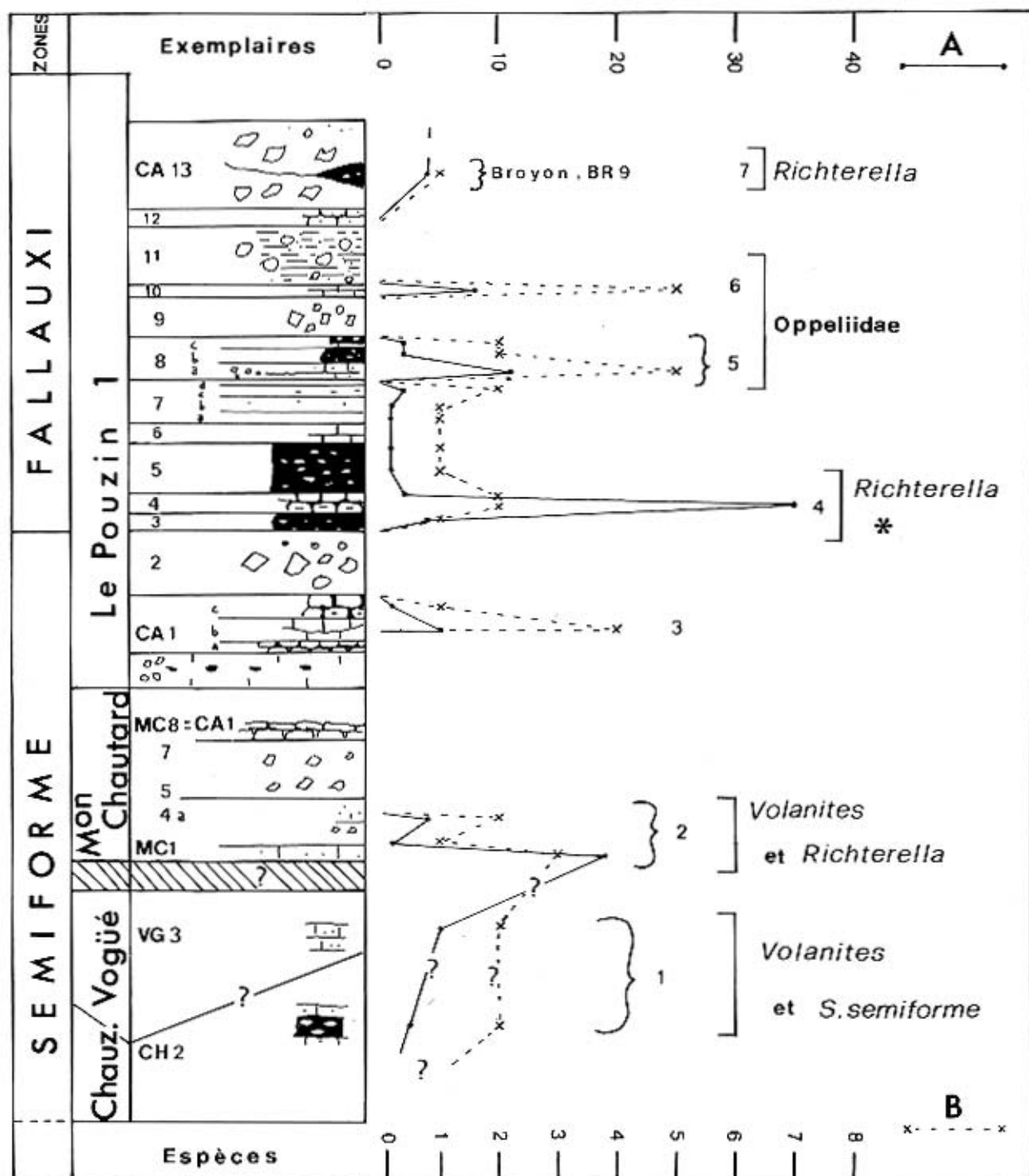


Fig. 3 — Episodes d'afflux téthysien reconnus en Ardèche. En bas le nombre total d'espèces méditerranéennes et en haut le nombre total d'exemplaires correspondants. A : courbe du nombre d'exemplaires ; B : courbe du nombre d'espèces. L'astérisque indique la présence de deux exemplaires de *Danubisphinctes* cf. *echidneus* (SCHN.), forme typiquement subméditerranéenne. Les noms des formes méditerranéennes les plus abondantes et/ou les plus caractéristiques ont été indiqués au niveau des pics principaux.

Episodes of Tethyan spread detected in Ardèche. Bottom : total number of mediterranean species ; top : total number of corresponding specimens. A : curve of specimens number. B : curve of species number. The asterisk points to the occurrence of two specimens of *Danubisphinctes* cf. *echidneus* (SCHN.), a typical submediterranean species. The names of the more frequent and/or characteristic mediterranean elements have been placed corresponding to the major peaks in their occurrences.

éléments méditerranéens peut être le même que dans les épisodes d'afflux. Ces derniers sont mieux définis par la fig. 3 que par l'abondance relative des espèces méditerranéennes indiquée en pointillé dans la fig. 4.

Le cinquième afflux, représenté par le niveau CA8, est caractérisé par la présence des Oppeliidae, jamais aussi importants dans les niveaux précédents. Le nombre d'espèces méditerranéennes rencontrées dans ce niveau, pourrait se réduire à 4 car *Neochetoceras* sp. et *S. fallauxi*, constituant probablement un couple dimorphe (Enay 1983), ont été considérés comme deux espèces distinctes.

Le spectre faunique, obtenu en rassemblant la faune des bancs 8a, 8b et 8c des coupes du secteur du Pouzin, ne montre pas de différences majeures avec celui du niveau 7, Phylloceratidae, Haploceratidae et Périssphinctidae étant encore les groupes les plus abondants (fig. 4e). L'arrivée de formes méditerranéennes ne s'accompagne donc pas d'un changement de la composition faunique comme dans les afflux précédents.

Le diagramme obtenu à partir de la seule faune du banc 8a', qui, au sein du niveau 8, renferme le plus grand nombre d'espèces méditerranéennes [*P. serum*, « *Glochiceras* » n.sp., « *G.* » n.sp. aff. *psilosoma*, *Neochetoceras* sp. et *S. fallauxi*], montre à peu près les mêmes répartitions (fig. 4g).

La diminution des éléments méditerranéens, aussi bien quantitative que qualitative, qui fait suite à l'acmé du banc 8a, justifie la séparation entre le cinquième afflux et le suivant.

Le sixième afflux, représenté par le niveau CA 10, est défini selon le même critère qualitatif que le précédent, la présence des Oppeliidae notamment. Mais la composition du peuplement n'est pas la même, les spectres fauniques des niveaux CA 8 et CA 10 étant très différents.

Un changement faunique important se produit dans le banc CA 10 (fig. 4f). La domination des Haploceratidae (76 % de l'association) est encore plus remarquable que dans la zone à Semiforme. Le développement des Haploceratidae, se fait aux dépens des Périssphinctidés qui auparavant n'avaient jamais atteint un si faible pourcentage. Les formes méditerranéennes rencontrées dans ce banc sont : *P. serum*, *Calliphylloceras* cf. *kochi*, « *Glochiceras* » n.sp., « *G.* » n.sp. aff. *psilosoma* et *Neochetoceras* sp.

Le changement de composition faunique coïncide également avec un changement de faciès, car CA 10 est un banc calcaire, tandis que CA 8 et les niveaux

sous-jacents, sont des calcaires argilo-noduleux contenant une quantité sensible de pyrite.

Dans le secteur du Pouzin, les niveaux successifs sont constitués par des brèches et par des niveaux sans ammonites. Mais la présence à Broyon et à Serre Noyer (à environ un km au Sud-Ouest du Pouzin) de rares exemplaires de *S. fallauxi* dans des niveaux noduleux peut-être plus récents que CA 8, montre que les phénomènes d'afflux n'ont pas cessé.

Cette observation est confirmée par la récurrence de *R. richteri* à Broyon, dans le niveau noduleux du banc BR9 (in Enay & Cecca 1986, fig. 6 = BR 11 in Le Hégarat 1973), qui représente le septième afflux reconnu. Ce niveau étant corrélé avec le niveau noduleux intercalé dans la brèche CA 13 (Cecca 1986a), il a été représenté dans la fig. 3 avec les autres afflux reconnus au Pouzin. Ici je n'ai pu rassembler que 7 exemplaires dont 4 *R. richteri*, 2 Périssphinctidés indéterminés et 1 *Hibolites* sp. (détermination de R. Combémourel).

Des faunes légèrement plus récentes que celles examinées jusqu'ici, sont connues dans le secteur de Saint-Laurent-sous-Coiron. Près du lieu-dit Le Sévénier,affleurent des niveaux qui appartiennent encore à la sous-zone à *Richteri*. Les formes méditerranéennes sont très rares : *C. kochi*, *Neochetoceras* sp. et *R. richteri*. Les conditions d'affleurement des niveaux du Sévénier sont très mauvaises et il n'a pas été possible de lever une coupe. Ainsi, je n'ai pu bénéficier du même contrôle stratigraphique qu'au Pouzin. Il est donc impossible d'évaluer la présence de ces formes avec les mêmes critères. Cependant, leur rareté au sein de la faune normale, rappelle la situation des formes méditerranéennes du niveau CA 7 du Pouzin, légèrement plus ancien.

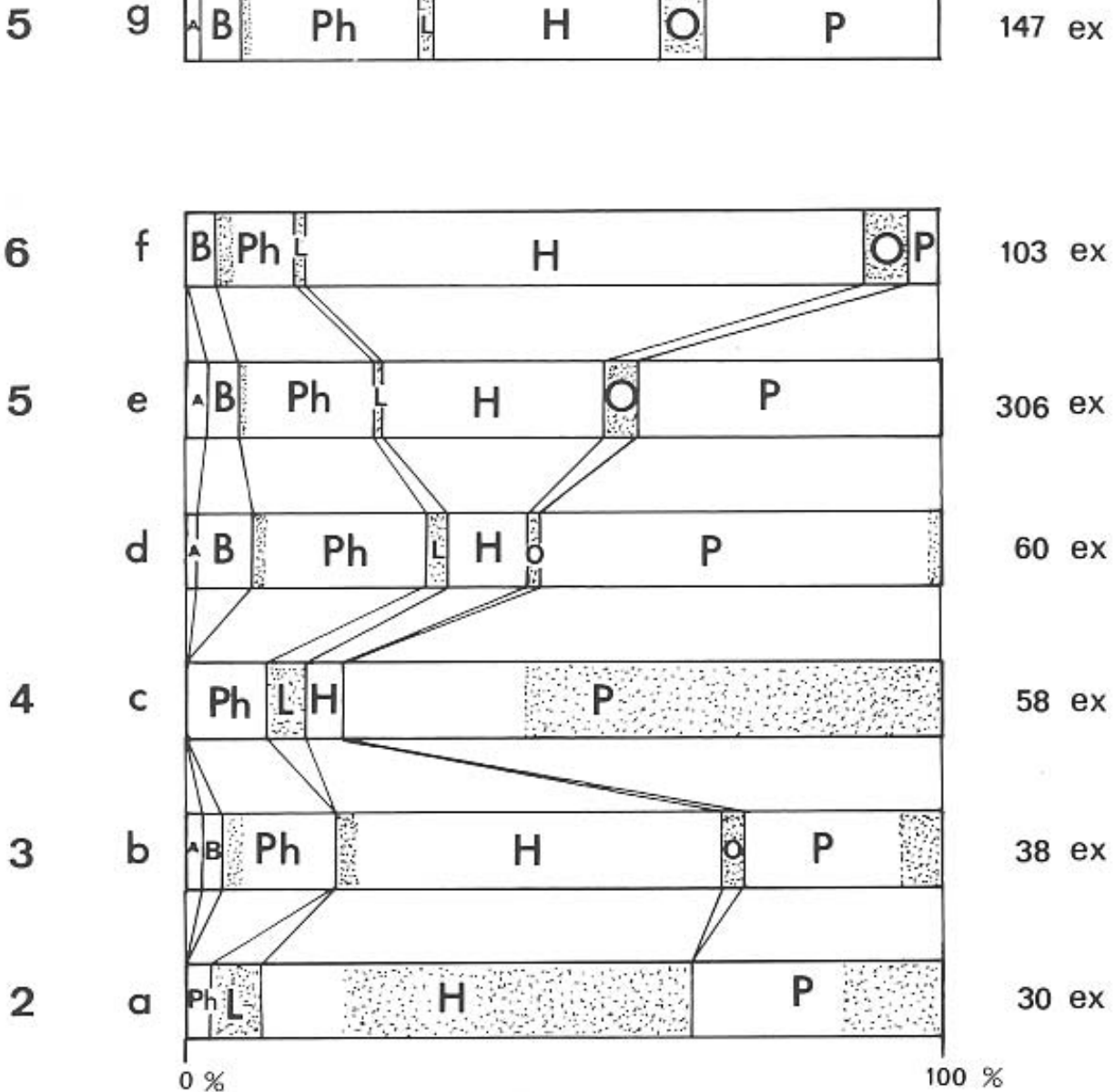
Les niveaux du Sévénier sont surmontés par les calcaires exposés dans le ravin de l'Eyrolle ; ceux-ci constituent le prolongement vers le bas de la coupe du Perret citée par Le Hégarat (1973 p. 328). La faune, très largement dominée par les *Haploceras*, renferme *P. serum* et « *Glochiceras* » sp., rares, qui sont les seules formes méditerranéennes présentes.

3 - LES FACTEURS

L'analyse des épisodes d'afflux téthysien reconnus en Ardèche donne une image locale d'un phénomène qui a été général, comme la répartition géographique de certains éléments méditerranéens jusque dans des

Afflux

n°



P : Périssphinctidés ; O : Oppeliidae ; H : Haploceratidae ; L : Lytocératidés ; Ph : Phylloceratidae ; B : brachiopodes ; A : autres (bivalves, gastéropodes, bélemnites, poissons).

Fig. 4 — Diagrammes linéaires de répartition faunique.

a : zone à Semiforme, niveau MC 1 ; b : zone à Semiforme, niveau CA 1b ; c : zone à Fallauxi, niveau CA 4a ; d : zone à Fallauxi, niveau CA 7 ; e : zone à Fallauxi, niveau CA 8 ; f : zone à Fallauxi, niveau CA 10 ; g : zone à Fallauxi, à comparer avec le diagramme e, il a été construit avec les faunes du banc 8a' seulement. L'abondance relative des espèces méditerranéennes est représentée en pointillé.

Diagrams showing the faunal distributions.

a : Semiforme zone, level MC 1 ; b : Semiforme zone, level CA 1b ; c : Fallauxi zone, level CA 4a ; d : Fallauxi zone, level CA 7 ; e : Fallauxi zone, level CA 8 ; f : Fallauxi zone, niveau CA 10 ; g : Fallauxi zone, to be paralleled to e ; only the faunas of bed 8a' have been plotted. The relative abundance of the mediterranean species is represented with dotted patterns.

régions subméditerranéennes telles que la Crimée (*S. fallauxi*, *R. richteri*) et l'Elbourz (*R. richteri*) le confirme (Khimchiachvili 1967 ; Bogdanowitch 1890).

Au niveau local, la répartition et la fréquence des espèces méditerranéennes ont dû être modulées par le jeu de différents facteurs qui ont aussi contrôlé la composition des peuplements.

Ziegler (1967, 1981) et Hallam (1975) ont déjà démontré l'influence de facteurs tels que température, salinité, profondeur, substratum, sédimentation etc..., sur la répartition des mollusques jurassiques.

Concernant les faunes d'ammonites de l'Ardèche, j'ai examiné l'importance de facteurs tels que le transport *post-mortem*, la profondeur et le faciès.

a - Le faciès

Les compositions des peuplements successifs s'accordent bien avec les changements de faciès qui, dans quelques cas, pourraient être liés aux variations de la profondeur.

Les associations à *Haploceras* dominants se rencontrent surtout dans les niveaux plus calcaires et peu ou pas noduleux (MC 1 à 7 et CA 10, fig. 3 ; niveaux calcaires du ravin de l'Eyrolle), tandis que les associations avec une répartition plus homogène des groupes principaux (Périsphinctidés, Haploceratidae, Phylloceratidés), avec parfois une assez grande abondance des Périsphinctidés se rencontrent surtout dans les niveaux nodulo-argileux.

Concernant les espèces méditerranéennes, la distribution de *S. fallauxi* et de *H. (V.) verruciferum* semble avoir été conditionnée par le faciès. La première espèce a été rencontrée seulement dans des niveaux nodulo-argileux ; de la seconde un seul exemplaire a été trouvé dans le niveau nodulo-argileux de Chauzon contre 13 trouvés dans le niveau calcaire de la Maison Chautard (banc MC 1), les *Haploceras* étant dominants dans les deux cas.

Les relations entre le faciès et la répartition de *Richterella* sont en revanche plus complexes. Les formes de la zone à Semiforme attribuées à *R. aff. richteri* (Cecca 1986a) sont assez fréquentes dans les niveaux calcaires de la Maison Chautard, tandis que dans la zone à Fallauxi, *R. richteri* se trouve dans les niveaux nodulo-argileux et très rarement dans les niveaux plus calcaires. Faut-il envisager une adaptation progressive de l'espèce aux milieux de sédimentation caractérisés par les faciès de ce type ?

A l'exclusion de *S. fallauxi*, les Oppeliidae se rencontrent aussi bien dans les niveaux noduleux (CA 8) que dans les niveaux calcaires (CA 10).

R. richteri et *S. fallauxi* se rencontrent en Ardèche dans le même faciès. Mais leur présence n'est pas seulement fonction de ce facteur, car ces espèces sont réparties en « horizons » dans la série des Calcaires noduleux.

De plus, je ne les ai pas trouvées dans un même banc. A mon avis, leur présence antagoniste ne signifie pas nécessairement que, loin de leur habitat normal, ces deux espèces aient été en compétition.

Probablement, les conditions écologiques nécessaires à l'installation conjointe des deux espèces, ne se sont pas reproduites dans le même moment en Ardèche, car elles favorisaient l'installation (on peut utiliser ce terme pour les niveaux où *R. richteri* et *S. fallauxi* sont abondants) d'une seule espèce à la fois. La grande diversité des spectres fauniques, semble s'accorder avec cette hypothèse.

Ces conditions écologiques favorables, dans un cas comme dans l'autre n'ont pu se maintenir que pendant des courtes périodes, comme la répartition discontinue de *R. richteri* et *S. fallauxi* le confirme.

b - Le facteur bathymétrique

La succession dans l'ordre stratigraphique des diagrammes linéaires examinés, a montré des variations, parfois remarquables, de la distribution des différents taxons dans les associations (fig. 4). Ces variations traduisent des variations de la profondeur de la mer, si l'on se réfère aux schémas de Ziegler (1967). Il est tentant d'attribuer au facteur bathymétrique la sélection des éléments méditerranéens et la composition des peuplements.

Mais les schémas de Ziegler, ont été bâtis principalement sur des exemples pris dans l'Oxfordien et dans le Kimméridgien, quand Aspidoceratidae et Oppeliidae étaient beaucoup plus importants que dans le Tithonique.

Ainsi, les estimations de la profondeur sur la base des faunes de l'Ardèche, demeurent difficiles, d'autant plus que les faunes benthiques sont rares et parfois absentes. Les associations à *Haploceras* dominants traduisent peut-être une plus grande profondeur, 200 m ou plus, que celles à Périsphinctidés plus abondants ou dominants (Cecca 1986a).

Il ne faut cependant pas négliger le faciès : ce dernier peut-il justifier les différences des spectres

fauniques dans les bancs MC 1 (banc calcaire où l'association est dominée par les *Haploceras*) et CA 4a (banc nodulo-marneux où l'association est dominée par les Périssphinctidés et par *Richterella* notamment)?

Richterella est présent aussi bien dans les associations à *Haploceras* dominants que dans celles à Périssphinctidés dominants : par contre les Oppeliidae ne se rencontrent pas lorsque les Périssphinctidés sont nettement dominants (ex. banc CA 4a, fig. 4c).

Dans tous les cas, la succession de changements du spectre faunique représente vraisemblablement une succession de variations de milieu et probablement de profondeur. Nous savons en effet que les formes méditerranéennes ne sont pas caractéristiques de milieux de plate-forme continentale et que Phyllocératidés et Lytocératidés sont abondants dans des milieux relativement profonds.

c - Le transport *post-mortem*

Ce facteur a été souvent invoqué pour expliquer la présence de formes « exotiques » dans une association.

L'utilisation des épizoaires intrathalames comme critère d'allochtonie chez les ammonites et les nautilites fossiles, formulée par Tintant (1983) à partir d'observations sur les Céphalopodes actuels (Nautilite et Spirule), constitue une approche intéressante du problème.

Dans la faune de l'Ardèche, les épizoaires intrathalames se rencontrent très rarement sur les loges d'habitations des ammonites. Cependant, ils sont relativement fréquents chez les *Haploceras*, y compris *H. (V.) verruciferum*. Mais si cette dernière espèce est un élément assez « exotique » de la faune, les *Haploceras* s.str., par leur abondance et leur répartition continue, sont des constituants de la faune « normale » et ne peuvent donc pas être considérés comme des coquilles flottées.

Le transport *post-mortem* ne peut donc pas expliquer, à lui seul, les différences de la composition taxinomique des épisodes d'afflux et surtout les épisodes où une seule des espèces arrivantes domine largement l'association.

Si ces formes étaient transportées après leur mort, pourquoi les couches qui les contiennent ne sont-elles pas constituées par les espèces méditerranéennes les plus diverses et les plus variées ? Pourquoi ne retrouve-t-on pas d'Oppeliidae dans le niveau CA 4a dominé par *Richterella* ?

En revanche, dans les couches où l'on retrouve plusieurs espèces méditerranéennes, représentées par de rares exemplaires, sans qu'aucune d'entre elles soit dominante (troisième afflux ; niveau de CA 4b à CA 7d), le facteur transport ne peut être exclu a priori. La présence de deux exemplaires de *Danubisphinctes* cf. *echidneus*, les seuls qui semblent témoigner de la venue de formes plus typiquement subméditerranéennes, pourrait être interprétée ainsi.

VI — CONCLUSIONS

A la suite de cette analyse, il est possible de tirer quelques conclusions en ce qui concerne l'importance des facteurs examinés.

Le transport *post-mortem* ne semble pas avoir joué un rôle fondamental dans la composition des peuplements d'ammonites des zones à Semiforme et à Fal-laux de l'Ardèche et il n'a pas déterminé les afflux téthysiens. Cette dernière affirmation s'appuie entre autre sur la diffusion de ce phénomène dans les régions subméditerranéennes. De plus, si les afflux téthysiens étaient le produit d'un transport *post-mortem*, les représentants des différents genres méditerranéens devraient se rencontrer plus ou moins dispersés dans les gisements subméditerranéens, avec des répartitions horizontales et verticales aléatoires. Les

différences qualitatives qui existent entre les compositions fauniques des afflux téthysiens reconnus à Neuburg et ceux reconnus en Ardèche, confirment que l'installation ou le seul transit de chaque espèce étaient contrôlés par le jeu de divers facteurs.

La profondeur et le faciès ont certainement contrôlé la composition des peuplements mais il semblerait qu'ils ne soient pas les seuls responsables de l'installation, aussi brève soit-elle, des espèces.

Ainsi, un ensemble de facteurs, dont la plupart ne sont pas appréciables (salinité, température, régime trophique), a contrôlé le spectre faunique ainsi que la répartition et la fréquence des espèces méditerranéennes présentes en Ardèche.

L'irrégularité de la répartition de ces espèces et les changements continus du spectre faunique semblent traduire une instabilité du milieu qui a conditionné également la fréquence des éléments de la faune « normale ».

La situation paléogéographique de l'Ardèche à cette époque (bordure de la plate-forme continentale européenne, confinant avec le bassin subalpin), pourrait expliquer cette instabilité.

La répartition en horizons des formes méditerranéennes pourrait représenter le résultat de l'activité intermittente d'un seuil (au sens de Enay 1985) qui, à des moments différents a permis le passage de ces formes vers la plate-forme européenne. La grande fréquence des brèches témoigne d'une activité intermittente d'une marge en distension ; ceci a pu déterminer dans les zones à Semiforme et à Fallauxi des variations brusques des conditions environnementales (Cecca 1986a) et des effets de stress. Pourraient s'expliquer ainsi les épisodes d'afflux caractérisés par la prépondérance d'une seule des formes méditerranéennes.

Le résultat de la distension de la marge de la plate-forme est un approfondissement progressif qui s'achèvera au Tithonique supérieur avec le passage à la formation des Calcaires blancs (Toucas 1890) caractérisée par des sédiments pélagiques riches en Calpionelles et presque dépourvus d'éléments terrigènes.

Les invasions périodiques des espèces méditerranéennes pourraient donc être liées à l'évolution paléogéographique de la région.

Les afflux téthysiens n'avaient généralement pas d'avenir évolutif sauf, peut-être, quelques cas isolés (Enay & Geysant 1974). Quelques formes comme *R. richteri*, *S. fallauxi* et surtout *Virgatolimnoria rothpletzi* (SCHNEID) et *V. broilii* (SCHNEID), connus jusque dans les Balkans (Sapunov 1979) semblent être bien adaptées aux régions subméditerranéennes.

Quelques-unes de ces formes ont certainement vécu sur place, même pour des brèves périodes. Au Pouzin par exemple, *R. richteri* présente dans le niveau CA 4a un « sex-ratio » presque égal à l'unité (Cecca 1986a, fig. 2), ce qui devrait traduire qu'il y avait reproduction sur place.

Dans le cas de *H. (V.) verruciferum*, le partenaire macroconque n'a pas encore été rencontré en Ardèche (Enay & Cecca 1986), tandis que chez les Oppeliidae nous avons trois formes microconques (*S. fallauxi*, « *Glochiceras* » n.sp. et « *G.* » n.sp. aff. *Psilosoma*) pour une seule forme macroconque (*Neochetoceras* sp. qui, selon Enay (1977, 1983) est le macroconque des *Semiformiceras*).

De toutes façons, la ségrégation entre mâles et femelles, bien connue chez les céphalopodes actuels (Westermann 1969 ; Saunders & Spinosa 1978 ; Tintant 1983), pourrait expliquer l'absence des partenaires macroconques de *H. (V.) verruciferum* et des deux espèces de « *Glochiceras* » d'autant plus qu'en Ardèche, pendant les zones à Semiforme et à Fallauxi, ces formes arrivent sporadiquement des régions méditerranéennes qui constituaient leur aire géographique habituelle.

Remerciements

Je tiens à remercier M. le Prof. R. Enay (Lyon) qui, pendant tout mon séjour en France ne m'a jamais ménagé ses conseils et m'a fait profiter de sa grande expérience ; pendant de très agréables journées de terrain j'ai récolté avec lui une partie des faunes qui font l'objet de ce travail. Les Pr. S. Elmi (Lyon), J. Remane (Neuchâtel), A. Zeiss (Erlangen), J. Dercourt (Paris), B. Géczy (Budapest) ainsi que G. Le

Hégat (Lyon) et J.L. Dommergues (Dijon) m'ont permis des échanges d'idées très fructueux. Les remarques de F. Atrops (Lyon) et J. Thierry (Dijon) ont contribué à rendre plus claires les idées exposées dans certains paragraphes. M. Santantonio (Roma), a bien voulu assurer les traductions en anglais ; P. Onorati et J. Pignatti (Roma) ont rédigé le résumé en allemand.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTHEL K.W. (1962) - Zur Ammonitenfauna und Stratigraphie der Neuburger Bankkalk. *Abh. Bayer. Akad. Wissensch.*, München, Math-Naturw. Kl., N.S., **105**, 30 p.
- BARTHEL K.W. (1964) - Die Verteilung der Cephalopoden in den Neuburger Bankkalken, ihr Vergleich mit der Ammonitenfauna von St-Concours und kurze Bemerkungen zum Zonenbegriff. *Coll. Jurassique Luxembourg*, 1962. *C.R. & Mém.*, Luxembourg : 513-517.
- BARTHEL K.W. (1975) - The Neuburg area (Bavaria, Germany) as a prospective reference region for the middle Tithonian. *Coll. limite Jurassique-Crétacé*, Lyon-Neuchâtel, 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, **86** : 332-336.
- BARTHEL K.W. & GEYSSANT J.R. (1973) - Additional Tethyan ammonites from the Lower Neuburg formation (Middle Tithonian, Bavaria). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, Stuttgart, **1** : 18-36.
- BOGDANOWITCH C. (1890) - Description des fossiles des dépôts sédimentaires des monts du groupe de l'Elbourz. *Verh. k. Russ. Min.*, St-Petersbourg, (2), **26**, 133 p. (en russe).
- CARIOU E., CONTINI D., DOMMERGUES J.-L., ENAY R., GEYSSANT J.R., MANGOLD C. & THIERRY J. (1985) - Biogéographie des Ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, (8), **1**, 5 : 679-697.
- CECCA F. (1986a) - Le genre *Richterella* AVRAM (Ammonitina, Périssphinctidés) dans le Tithonique inférieur de la bordure ardéchoise (Sud-Est de la France) : dimorphisme et variabilité. *Geobios*, Lyon, **19**, 1 : 33-44.
- CECCA F. (1986b) - Le Tithonique de la bordure ardéchoise dans la région du stratotype de l'Ardésien : étude stratigraphique et paléontologique. *Thèse Univ. Claude-Bernard*, Lyon I, n° 20-86 : 272 p. (inédit).
- CECCA F. (sous presse) - Etude des Périssphinctidés de la zone à Darwini (Tithonique inférieur) des Apennins des Marches (Italie) : paléontologie et paléobiogéographie. *Atti II° Convegno Internazionale « Fossili, Evoluzione, Ambiente »*, Pergola, 1987.
- CECCA F., CRESTA S., PALLINI G. & SANTANTONIO M. (1985) - Remarks on the Kimmeridgian-Lower Tithonian ammonites biostratigraphy of two sections in the Central Apennines (Italy). *Newsl. Stratigr.*, Berlin-Stuttgart, **15**, 1 : 28-36.
- CECCA F., ENAY R. & LE HEGARAT G. (sous presse) - The Tithonian of Ardèche (South-East France) : new stratigraphical data and revision of the type-section of the Ardésien (Toucas, 1890). *2nd Intern. Symp. on Jurassic Strat.*, Lisboa, septembre 1987 et *Newsl. Stratigr.*, Berlin-Stuttgart.
- CECCA F. & SANTANTONIO M. (1986) - Le successioni del Giurassico superiore dell'Apennino umbro-marchigiano-sabino : osservazioni sulla geologia e sulla biostratigrafia. In « Fossili, Evoluzione, Ambiente », Pallini G. (éd.), *Atti I° Convegno*, Pergola, 1984, Pesaro : 111-118.
- CECCA F. & SANTANTONIO M. (sous presse) - Kimmeridgian and Early Tithonian ammonite assemblages in the Umbria-Marches-Sabine Apennines (Central Italy). *2nd Intern. Symp. on Jurassic Strat.*, Lisboa 1987.
- CHECA A. (1985) - Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, fam. Aspidoceratidae : subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae). *Tesis Doct. Univ. Granada*, 413 p.
- CONTINI D. (1987) - L'influence du milieu sur l'évolution de quelques lignées d'ammonites à la limite Lias-Dogger. 2ème Colloque du Centre International d'étude du Lias (C.I.E.L.), Lyon, 1986. *Cahiers Inst. Catho. Lyon*, sér. Sci., **1** : 83-92.
- DOMMERGUES J.-L. (1987) - L'évolution chez les Ammonitina du Lias moyen (Carixien, Domérien basal) en Europe occidentale. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **98**, 297 p.
- ENAY R. (1972) - Paléobiogéographie des Ammonites du Jurassique terminal (Tithonique/Volgien/Portlandien l.s.) et mobilité continentale. *Geobios*, Lyon, **5**, 4 : 355-407.
- ENAY R. (1973) - Upper Jurassic (Tithonian) Ammonites. In « Atlas of palaeobiogeography », Hallam A. (ed.), Elsevier Publ. Co., Amsterdam : 297-307.
- ENAY R. (1976) - Faunes anatoliennes (Ammonitina, Jurassique) et domaines biogéographiques nord et sud téthysiens. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (7), **18**, 2 : 533-541.
- ENAY R. (1977) - A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions. Colloque sur le Polymorphisme chez les Invertébrés, Dijon, 1975. *Halio-tis*, Paris, **6** (1976) : 97-118.

- ENAY R. (1980a) - Paléobiogéographie et Ammonites jurassiques : « rythmes fauniques » et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. Livre jubilaire de la Société géologique de France, 1830-1980. *Mém. h. sér. Soc. géol. Fr.*, Paris, 10 : 261-281.
- ENAY R. (1980b) - Séquanien, Crussolien, Ardésien. In « Les étages français et leurs stratotypes », Cavelier C. & Roger J. (éds.), *Mém. B.R.G.M.*, Paris, 109 : 87-95.
- ENAY R. (1983) - Spéciation phylétique dans le genre d'ammonite téthysien *Semiformiceras* SPATH, du Tithonique inférieur des chaînes bétiques (Andalousie, Espagne). Colloques internationaux CNRS n° 330 : Modalités, rythmes, mécanismes de l'évolution biologique. Gradualisme phylétique et équilibres ponctués ? Dijon, 1982. *Edit. CNRS*, Paris : 115-123.
- ENAY R. (1985) - Seuils et voies d'échanges : rôle dans la distribution et l'évolution des ammonites jurassiques. *Comité Trav. hist. et Scient., Bull. sect. Sciences*, Paris, 9 : 203-215.
- ENAY R. & CECCA F. (1986) - Structure et évolution des populations tithoniques du genre d'ammonites téthysien *Haploceras* ZITTEL, 1868. In « Fossili, Evoluzione, Ambiente », Pallini G. (ed.), *Atti I° Convegno*, Pergola, 1984, Pesaro : 37-53.
- ENAY R. & GEYSSANT J.R. (1974) - Différenciation, évolution et dispersion des faunes d'ammonites tithoniques dans le domaine mésogéen d'Europe occidentale et incidences sur les corrélations. *2ème Réunion annuelle Sc. Terre*, Nancy, *Soc. géol. Fr. édit.*, Paris : 164.
- ENAY R. & GEYSSANT J.R. (1975) - Faunes tithoniques des chaînes bétiques (Espagne méridionale). Coll. limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, 1973. *Mém. B.R.G.M.*, Paris, 86 : 39-55.
- ENAY R. & MANGOLD C. (1982) - Dynamique biogéographique et évolution des faunes d'ammonites au Jurassique. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, (7), 24, 5-6 : 1025-1046.
- GÉCZY B. (1986) - Provincialism of jurassic ammonites : examples from hungarian faunas. *Acta Geol. Hungarica*, Budapest, 27, 3-4 (1984) : 379-389.
- GEYSSANT J.R. & ZEISS A. (1978) - Une nouvelle forme de *Virgatoceras* (Ammonitina, Simoceratinae) dans le Tithonique de Neuburg (Donau), en Bavière (Formation de Neuburg inférieure). *Geobios*, Lyon, 11, 2 : 175-187.
- HALLAM A. (1975) - Jurassic environments. *Cambridge Earth Sc. Ser., Cambridge Univ. Press*, 269 p.
- KHIMCHIAVILI N.G. (1967) - La faune jurassique tardive des Mollusques de la région criméo-caucasienne. *Akad. Nauk. Géorgie C.C.P., Metsnierba édit.*, Tbilissi, 172 p. (en russe).
- KUTEK J. & ZEISS A. (1974) - Tithonian-Volgian ammonites from Brzostowka near Tomaszow Mazowiecki, Central Poland. *Acta geol. Pol.*, Warszawa, 24, 3 : 505-542.
- LE HÉGARAT G. (1973) - Le Berriasien du Sud-Est de la France. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, 43 (1971) : 2 fasc., 576 p.
- LE HÉGARAT G. & REMANE J. (1968) - Tithonique supérieur et Berriasien de la bordure cévenole. Corrélation des Ammonites et des Calpionelles. *Geobios*, Lyon, 1 : 7-70.
- LE HÉGARAT G. & REMANE J. (1973) - Coupe de Broyon. In : « Livret guide des excursions ». Coll. limite Jurassique-Crétacé, Lyon-Neuchâtel, 1973. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, H.S. 1 : 67-69.
- MARCHAND D. (1982) - Rôle des Ammonoïdés pour les reconstitutions paléogéographiques, paléobathymétriques et paléotectoniques. Exemples pris dans le Callovien et l'Oxfordien d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, (7), 24, 5-6 : 1017-1023.
- MATTÉI J. (1966) - Méthode de corrélation biostratigraphique d'après les analyses d'associations de faunes d'invertébrés du Lias moyen et supérieur des Causses (Massif Central français). *Eclogae Geol. Helv*, Bâle, 59 : 914-925.
- OLORIZ F. (1978) - Kimmeridgiense-Tithonico inferior en el Sector central de las Cordilleras Béticas (Zona Subbética). Paleontologia. Biostratigrafia. *Tesis Doct. Univ. Granada*, n° 184, 1, 758 p. ; 2, 57 pl.
- SAPUNOV I.G. (1979) - Les fossiles de Bulgarie. III. 3. Jurassique supérieur, Ammonoidea. *Publ. Acad. bulg. Sc.*, Sofia, 263 p. (en bulgare ; résumé français).
- SARTI C. (1985) - Biostratigraphie et faune à ammonites du Jurassique supérieur de la plate-forme Atesine (Formation du Rosso Ammonitico Veronais). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 4, 2 : 321-330.
- SARTI C. (1986) - Considerazioni sul Rosso Ammonitico Veronese del Col Santino (M. Pasubio) e raffronti con altre successioni del Trentino. In « Fossili, Evoluzione, Ambiente », Pallini G. (ed.), *Atti I° Convegno*, Pergola, 1984, Pesaro : 63-66.

- SAUNDERS W.B. & SPINOSA C. (1978) - Sexual dimorphism in *Nautilus* from Palau. *Paleobiology*, Chicago, 4, 3 : 349-358.
- SCHNEID T. (1915) - Die Ammonitenfauna der obertithonischen Kalke von Neuburg a.D. *Geolog. Palaeont. Abh.*, Jena, N.S., 13, 5 : 305-416.
- TINTANT H. (1983) - Autochtonie ou allochtonie chez les Céphalopodes. Livre jubilaire G. Lucas. *Mém. Géol. Univ. Dijon*, 6 : 257-271.
- TINTANT H., MARCHAND D. & MOUTERDE R. (1982) - Relations entre les milieux marins et l'évolution des Ammonoïdes : les radiations adaptatives du Lias. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, (7), 24, 5-6 : 951-961.
- TOUCAS A. (1890) - Etude de la faune des couches tithoniques de l'Ardèche. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (3), 18 : 560-629.
- VAIL P.R., MITCHUM R.M. Jr., TODD R.G., WIDMIER J.M., THOMPSON S.III, SANGREE J.B., BUBB J.N. & HATFIELD W.G. (1977) - Seismic Stratigraphy and global changes of sea level. In « Seismic stratigraphy - Application to Hydrocarbon Exploration », *Amer. Assoc. & Geol. Mem.*, Tulsa, 26 : 49-212.
- VIGH G. (1984) - Die Biostratigraphische Auswertung einiger Ammoniten-Faunen aus dem Tithon des Bakonygebirges sowie aus dem Tithon-Berrias des Gerecsegebirges. *Ann. Inst. Geol. Publ. Hung.*, Budapest, 67 : 1-210.
- WESTERMANN G.E.G. (1969) - Sexual Dimorphism, Migration and Segregation in living Cephalopods. In « Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications », Westermann G.E.G. (éd.), I.U.G.S., (A), 1. E. Schweizerbart'sche Verlags, Stuttgart : 18-20.
- ZEISS A. (1968) - Untersuchungen zur Paläontologie der Cephalopoden des Unter-Tithon der Südlichen Frankenalb. *Abh. Bayer. Akad. Wissensch.*, München, Math.-Naturw., Kl., N.S., 132, 191 p.
- ZIEGLER B. (1967) - Ammoniten-ökologie am Beispiel des Oberjura. *Geol. Rundschau*, Stuttgart, 56 : 439-464.
- ZIEGLER B. (1981) - Ammonoid Biostratigraphy and Provincialism : Jurassic-Old World. In « The Ammonoidea », House M.R. & Senior J. (eds.), Academic Press, London & New York, *Syst. Assoc.*, Spec. vol. 18 : 433-457.

Manuscrit déposé le 08.07.1987

Manuscrit définitif reçu le 07.12.1987