

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÉTHYS OCCIDENTALE AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

À la mémoire des Professeurs Serge ELMi et Larbi MEKHALI. Hommage de profonde reconnaissance.

Abbas MAROK*, **Abbès SEBANE****, **Maria Helena Paiva HENRIQUES*****,
Driss SADKI**** et **Fatiha HADJI***

RÉSUMÉ

La biogéographie des ammonites de l'Aalénien supérieur-Bajocien inférieur est abordée de façon quantitative. Ainsi, le calcul d'indices de similarité et de distance fauniques (méthode multivariée) a permis de comparer neuf régions appartenant à des provinces paléobiogéographiques différentes. La comparaison de ces régions entre elles, tous intervalles confondus, fait apparaître l'existence d'une parfaite relation entre la position géographique des régions, la physiographie des bassins et la composition taxonomique. En revanche, la comparaison pour chaque intervalle chronologique montre au contraire, la grande stabilité dans le temps des faunes dans quatre régions (Cordillère Bétique, Cordillère Ibérique, Haut-Atlas central et Bassin Lusitanien), la fluctuation des faunes dans trois régions (Dorset-Somerset, Bassin du Sud-Est de la France et Moyen-Atlas plissé) et enfin l'isolement des faunes dans deux régions (Béni Snassen et Appennins d'Ombrie-Marches).

Mots clés - Ammonites - Aalénien supérieur-Bajocien inférieur - Biogéographie - Méthode multivariée.

SIMILARITY ANALYSIS OF AMMONITE FAUNAS IN WESTERN TETHYS DURING THE UPPER AALENIAN-LOWER BAJOCIAN.

ABSTRACT

The biogeography of Upper Aalenian-Lower Bajocian Ammonites is quantitatively discussed. The calculation of the similarity indexes and faunal distances (multivariate method) allowed to compare nine areas belonging to different palaeobiogeographic provinces. For all intervals, the comparison between these areas, reveals tight relationships between the location of the areas, the physiography of the basins and the taxonomic composition. On the other

*Département des Sciences de la Terre, Faculté des Sciences, Université Abou Bekr Belkaïd, B.P. 119, Tlemcen, Algérie. E-Mail : a_marok@yahoo.fr

**Département des Sciences de la Terre, Faculté des Sciences de la Terre, de Géographie et de l'Aménagement du Territoire, université d'Oran, B.P. 1524, Campus II, Oran, Algérie.

***Departamento de Ciências da Terra, faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, Centro de Geociências, Universidade de Coimbra, 3049-Coimbra Codex, Portugal.

****Département de Géologie, Faculté des Sciences, Université Moulay Ismaïl, BP. 11, 201 Zitoune, Meknes, Maroc.

- *Manuscrit déposé le 20 Juillet 2008, accepté après révision le 15 Juillet 2009.*

hand, the comparison between individual chronological intervals shows great fauna stability through time in four areas (Betic Cordillera, Iberian Cordillera, Central High Atlas and Lusitanian basin), fauna fluctuation in three areas (Dorset-Somerset, the South-Eastern France Basin and the Folded Middle Atlas) and fauna isolation in two areas (Beni Snassen and Umbria-Marche Apennines).

Keywords - Ammonites - Upper Aalenian-Lower Bajocian - Biogeography - Multivaried method.

I. INTRODUCTION

Durant l'intervalle Aalénien supérieur-Bajocien inférieur (fig. 1), la Téthys occidentale ainsi que la partie nord-ouest européenne sont marquées par des événements tectoniques et eustatiques importants; la distension s'accen-

tue, les faciès de mer ouverte semblent s'étendre vers l'ouest et les échanges fauniques deviennent plus faciles (Elmi, 1993). Ces changements paléogéographiques, issus de la dislocation de la Pangée, ont eu une répercussion importante sur le peuplement et le renouvellement des faunes d'ammonites.

DATATION ABSOLUE			Sous-étages	ZONES	Sous-zones	Horizons
GRADSTEIN <i>et al.</i> , 2004 (± 3 %)	GRADSTEIN <i>et al.</i> , 1994 (± 2 %)	ODIN & ODIN, 1990				
171,6	176,5	176	Bajocien inférieur	HUMPHRIESIANUM	Blagdeni	Coronatum Dubium
					Humphriesianum	Gibbosum Umbilicium
					Romani	Gervillii Edouardiana
				PROPINQUANS (<i>ex-Sauzei</i>)	Hebridica	Pinguis Propinquans
					Patella	Patella
				LAEVIUSCULA (<i>ex-Sowerbyi</i>)	Laeviuscula	Laeviuscula Jugifera
					Trigonalis	Trigonalis Connata
					Ovalis	Fissilobatum Ovalis
				DISCITES	Dominans	Subsectum Rudidiscites
					Walkeri	Walkeri-Contorta Mundum-Aspera
					Acanthodes	Incisum-Rotabilis
					Formosum (Limitatum)	Amplectens Formosum
				CANCAVUM	Concavum (Cornu)	Concavum Cavatum

Fig. 1 - Zonation de l'Aalénien supérieur et du Bajocien inférieur (d'après le Groupe Français d'Etude du Jurassique, 1997).

**Upper Aalenian and Lower Bajocian zonation
(After the French Group for Jurassic Studie).**

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES, D'AMMONITES DANS LA TÉTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

Dans cette optique, une approche phénétique par un essai de quantification de la dynamique biogéographique est testée ici sur les faunes d'ammonites appartenant aux régions suivantes (fig. 2) : le Haut-Atlas central (Sadki 1992; 1994; 1996); le Moyen-Atlas plissé (Benshili, 1989; 1990; Benshili et Elmi, 1994); le Bassin des Apennins d'Ombrie-Marches (Cresta, 1988; Cresta et Galacz, 1990; Cresta et al., 1995); le Bassin Lusitanien (Fernandez-Lopez et al., 1988; Rocha et al., 1990; Henriques, 1992; 2000); les Béni Snassen (Ouahhabi, 1994); le Bassin du Sud-Est de la

France (Caloo, 1970; 1971; Pavia, 1983; Sadki, 1984); la Cordillère Bétique (Sandoval, 1983; 1985; 1990; Linares et Sandoval, 1990; 1993; Sandoval et al., 1999; Sandoval et al., 2001); la Cordillère Ibérique (Fernandez-Lopez, 1985; Linares et al., 1988; Goy et Ureta, 1990) et enfin le Dorset-Somerset (Calomon et Chandler, 1990). Il est à noter que l'analyse par la méthode multivariée (analyse en coordonnées principales et le calcul d'indices de similarité et de distance) semble bien appropriée à la qualité des données acquises (Marok, 2007).

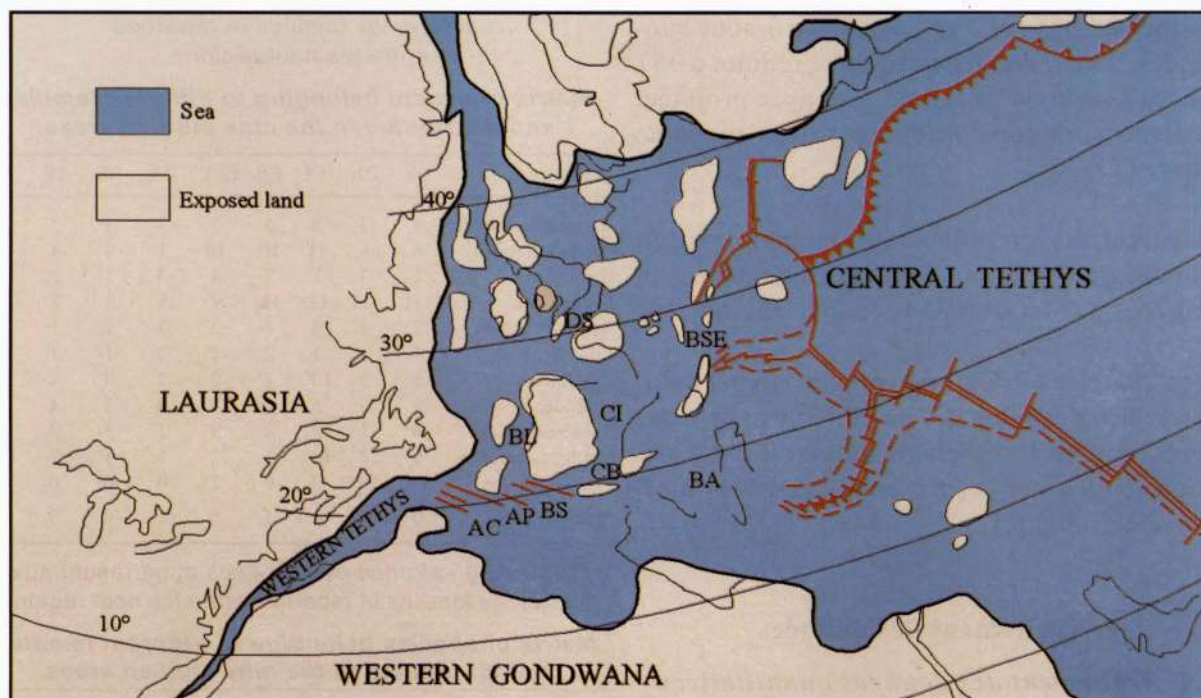


Fig. 2 - Emplacement paléogéographique des régions analysées (Aalénien supérieur au Bajocien inférieur) (d'après De Wever et al., 1994 ; modifié).

Paleogeographic location of the analysed areas (Upper Aalenian-Lower Bajocian) (After De Wever and al., 1994 ; modified).

AC : Haut-Atlas central (*Central High Atlas*), **AP** : Moyen-Atlas plissé (*Folded Middle Atlas*), **BA** : Bassin des Apennins d'Ombrie-Marches (*Umbria-Marche Apennines*), **BL** : Bassin Lusitanien (*Lusitanian Basin*), **BS** : Béni Snassen (*Beni Snassen*), **BSE** : Bassin du Sud-Est de la France (*South Eastern France Basin*), **CB** : Cordillère Bétique (*Betic Cordillera*), **CI** : Cordillère Ibérique (*Iberian Cordillera*), **DS** : Dorset-Somerset (*Dorset-Somerset*).

II. MÉTHODOLOGIE

1. Elaboration et mise en forme des listes fauniques

Comme nous utilisons des données qui proviennent de différents auteurs, nous sommes obligés d'homogénéiser les listes fauniques d'un point de vue taxonomique. D'abord, certaines données suspectes ont pu être corrigées par une révision du matériel conservé aux universités de : Coimbra (Portugal), Granada (Espagne) et Lyon (France) ou par une analyse détaillée des figurations. Ensuite, et pour ne pas prendre le risque d'introduire un biais dans la quantification biogéographique, les catégories incertaines (cf., gr., aff. et sp.) sont supprimées. Ainsi, une liste faunique réduite à 382 espèces a servi de base pour l'analyse projetée. Les listes sont consignées dans deux types de matrices :

- des matrices représentant la composition taxonomique en terme de nombre de genres et d'espèces par famille pour chaque région;
- des matrices binaires (présence/absence), c'est-à-dire des tableaux de chiffres exprimant la présence ou l'absence d'un taxon dans une région, codée par 1 (présence certifiée) ou 0 (absence probable).

2. Traitement des données

2.1. Traitement des données quantitatives (abondance)

Pour l'analyse des données d'abondance, on a utilisé le logiciel PAST-Palaeontological Statistics, ver. 1.30 (Hammer *et al.*, 2004). Sur ce logiciel, la matrice obtenue en terme de nombre de genres et d'espèces par famille pour chaque région (tabl. I et II) est traitée en utilisant l'analyse en coordonnées principales (Principal Coordinates Analysis) et la classification ascendante hiérarchique. Cette dernière

est le résultat de la mesure de distance basée ici sur le coefficient de Bray-Curtis. Elle permet de regrouper les régions en fonction de leur proximité en terme de composition taxonomique. Il est important de souligner que le choix de l'algorithme de calcul des distances dépend du type de la matrice élaborée.

Dans notre cas, la matrice élaborée à partir de 12 familles et 9 régions ne s'adapte guère à l'utilisation d'indices de distance (Chord, Manhattan et Pickford) souvent employés par certains auteurs pour des données plus importantes (Moyné *et al.*, 2004).

Tableau I - Matrice des genres appartenant aux différentes familles et réparties entre les neuf régions.

Matrix of genera belonging to different families and distributed in the nine studied areas.

Famille	DS	BL	CI	CB	BSE	BA	BS	AP	AC
Hammatoceratidae	1	3	3	5	3	3	1	3	4
Graphoceratidae	6	6	11	10	10	1	4	4	5
Erycitidae	2	3	7	7	1	3	1	2	5
Sonniniidae	11	11	12	11	9	5	6	7	13
Strigoceratidae	2	3	4	4	3	3	2	1	4
Lissoceratidae	1	1	1	2	1	0	1	1	1
Oppeliidae	5	5	10	8	9	1	4	4	6
Otoitidae	5	6	6	6	5	4	3	4	6
Sphaeroceratidae	4	3	4	4	3	1	3	2	3
Stephanoceratidae	8	7	16	15	12	5	5	7	11
Perisphinctidae	0	0	2	0	1	0	0	0	0
Incertae sedis	0	1	0	1	0	0	0	0	1

Tableau II - Matrice des espèces appartenant aux différentes familles et réparties entre les neuf régions.

Matrix of species belonging to different families and distributed in the nine studied areas.

Famille	DS	BL	CI	CB	BSE	BA	BS	AP	AC
Hammatoceratidae	4	2	3	8	1	6	0	3	9
Graphoceratidae	24	22	31	32	31	0	3	9	21
Erycitidae	1	8	8	11	2	1	0	3	6
Sonniniidae	40	18	44	35	32	5	1	4	62
Strigoceratidae	5	3	9	7	3	5	1	0	7
Lissoceratidae	1	2	3	1	2	0	1	1	3
Oppeliidae	8	2	17	12	10	1	2	4	19
Otoitidae	12	6	13	12	3	11	3	3	19
Sphaeroceratidae	10	0	9	5	5	3	1	1	5
Stephanoceratidae	17	1	34	27	40	13	5	4	8
Perisphinctidae	0	0	1	0	2	0	0	0	0
Incertae sedis	0	0	0	1	0	0	0	0	0

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÊTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

2.2. Traitement des données qualitatives (binaires)

Contrairement à la méthode précédente, le logiciel BG-Index ver. 1.1 β (Escarguel, 2001) a été choisi pour l'analyse des données qualitatives (binaires) et ce, dans le but de comparer le degré de ressemblance ou de dissemblance entre chaque couple de listes générées par la base de données. Ce degré est calculé par les indices de similarité (coefficients de Simpson, Jaccard, Dice et Braun-Blanquet) ou de distance (coefficient de Bray-Curtis) d'un point de vue chronologique, en traitant, d'abord, tous les intervalles confondus et, ensuite, intervalle par intervalle. Les résultats de ces calculs sont représentés sous la forme d'un phénogramme transformé par la suite en Diagramme de Venns, ou «Diagramme d'Association Hiérarchique».

III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Comparaison quantitative de la richesse taxonomique intrafamiliale entre les régions

Les résultats obtenus par le programme PAST-PALaeontological STatistics à partir des matrices d'abondances génériques et spécifiques (tous intervalles chronologiques confondus) se présentent sous forme de graphes plans (analyse en coordonnées principales) et d'arbres dont la longueur des branches est proportionnelle à la distance entre la composition taxonomique des différentes régions.

1.1. Comparaison au niveau générique

Au niveau de la diversité générique intrafamiliale, trois groupes principaux ressortent (figs. 3 et 4). Un premier groupe constitué de trois régions : Bassin des Apennins d'Ombrie-Marches (BA), Béni Snassen (BS) et Moyen-Atlas plissé (AP). Il est plus ou moins isolé sur la classification ascendante hiérarchique. Un deuxième groupe intermédiaire : Dorset-Somerset (DS) et Bassin Lusitanien (BL) mon-

trant une composition générique intrafamiliale relativement proche. Enfin, les quatre régions restantes : Cordillère Ibérique (CI), Cordillère Bétique (CB), Bassin de Sud-Est de la France (BSE) et Haut-Atlas central (AC) forment le troisième groupe. Ce groupe marqué par la prédominance de trois familles (*Graphoceratidae*, *Sonniniidae* et *Stephanoceratidae*) et par une richesse générique intrafamiliale similaire. Cette organisation taxonomique ne correspond à aucun gradient géographique évident, tant latitudinal que longitudinal. Sa signification est donc écologique et/ou physiographique.

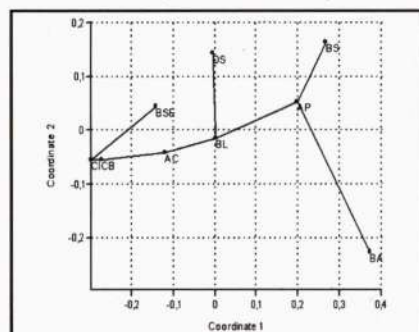


Fig. 3 - Analyse en coordonnées principales de la matrice de distance de Bray-Curtis calculée pour le tableau I.

Principal coordinates analysis of the distance matrix of Bray-Curtis calculated for table I.

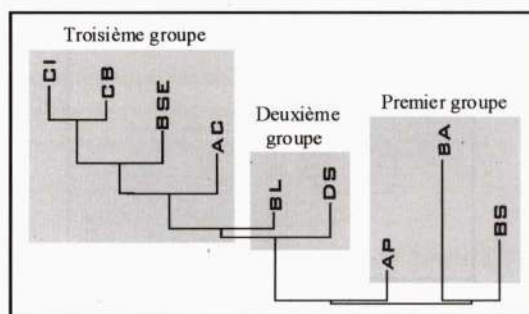


Fig. 4 - Phénogramme (arbre de «Neighbor-Joining») permettant de visualiser les relations de proximité entre régions enregistrées dans la matrice de distance de Bray-Curtis calculée pour le tableau I.

Phenogram (tree of «Neighbor-Joining») allowing the visualization of the proximity relations between areas recorded in the distance matrix of Bray-Curtis calculated for table I.

1.2. Comparaison au niveau spécifique

Au niveau de la diversité spécifique intra-familiale (figs. 5 et 6), nous constatons une grande ressemblance avec les résultats de l'analyse précédente, seul le bassin du Dorset-Somerset (DS) change de position en se rattachant ici au troisième groupe. Il présente avec ce dernier une richesse spécifique intrafamiliale très proche.

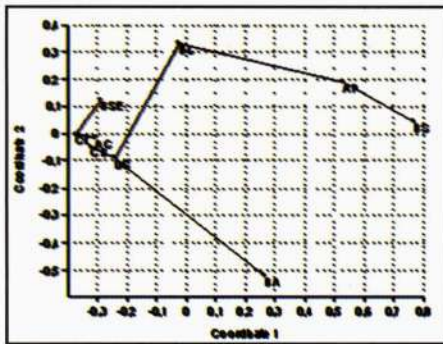


Fig. 5 - Analyse en coordonnées principales de la matrice de distance de Bray-Curtis calculée pour le tableau II.

Principal coordinates analysis of the distance matrix of Bray-Curtis calculated for table II.

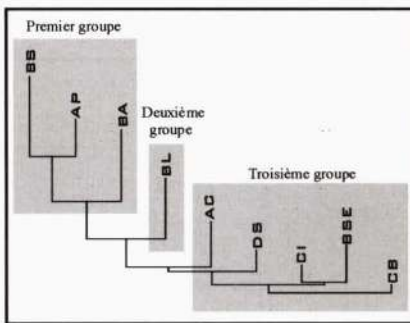


Fig. 6 - Phénogramme (arbre de «Neighbor-Joining») permettant de visualiser les relations de proximité entre régions enregistrées dans la matrice de distance de Bray-Curtis calculée pour le tableau II.

Phenogram (tree of «Neighbor-Joining») allowing the visualization of the proximity relationships between areas recorded in the distance matrix of Bray-Curtis calculated for table II.

2. Comparaison qualitative de la composition taxonomique entre régions

A partir des matrices de similarité et de distance obtenues pour les cinq indices, sera analysée ici la similarité des faunes en comparant les neuf régions de deux manières différentes. Dans un premier temps, la comparaison sera effectuée pour tous les intervalles confondus et dans un second temps, pour chaque intervalle de l'Aalénien supérieur-Bajocien inférieur. Notons que seules les valeurs identiques des indices de Jaccard, Dice et de Bray-Curtis sont présentées et discutées plus loin. Les valeurs très affectées des indices de Simpson et de Braun-Blanquet ne sont pas prises en considération.

2.1. Comparaison des différentes régions, tous intervalles chronologiques confondus

Cette comparaison est effectuée seulement à l'échelle générique. Sur les 88 genres traités, 9 (soit 10 %) sont présents dans l'ensemble des régions analysées. Il s'agit de genres pandémiques (*Skirroceras*, *Witchellia* et *Stephanoceras*), téthysiens (*Graphoceras* et *Haplopleuroceras*) ou de genres cités à la fois dans le Pacifique oriental et la Téthys occidentale (*Bradfordia*, *Docidoceras*, *Emileia* et *Otoites*). Par ailleurs, certains genres macroconques comme les *Eudmetoceras*, *Euhoploceras*, *Sonninia*, *Strigoceras* et *Dorsetensia* montrent également une large répartition géographique; mais ils sont représentés parfois par leurs microconques. Pour l'ensemble de l'Aalénien supérieur-Bajocien inférieur, le traitement des résultats par Neighbor-Joining, nous a permis de reconstituer la topologie suivante (figs. 7 et 8) :

- proximité de la faune de la Cordillère Bétique (CB) et Ibérique (CI). Malgré leur appartenance à des provinces paléogéographiques différentes, ces deux régions ont en commun 67 genres (soit 76 %);

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÊTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

- aux deux régions précédentes, sont rattachés le Haut-Atlas central (AC) et le Bassin Lusitanien (BL) encore fortement marqués par la proximité de l'Europe moyenne. Ils se différencient de la Cordillère Bétique et Ibérique par l'originalité de certains genres (*Newmarcaroceras*, *Parazurheria* et *Zemistephanus*) et par l'absence remarquable de genres (*Brasilia*, *Abbasites*, *Darellia*, *Darellina*, *Microlissoceras*, *Oppelia*, *Phaulostephanus*, *Sphaeroceras*, *Cadomites*, *Leptosphinctes*, *Masckeites*, *Micropoecilomorphus*, *Oecotraustes*, *Platystomites*, *Polyplectites* et *Stemmatoceras*). Avec 65 % de genres et une composition taxinomique très rapprochée, les deux régions montrent une influence à la fois méditerranéenne et NW européenne ce qui explique leur rapprochement;

- les faunes du Dorset-Somerset (DS) et du Bassin de Sud-Est de la France (BSE) sont portées par le même nœud (fig. 7). Cela traduit un fort degré de similarité de faunes de ces deux régions et qui ont au total 40 genres en commun (soit 45 %). Néanmoins, ces deux régions correspondent à des milieux et à des provinces paléogéographiques complètement différents. Le Dorset-Somerset appartient à un milieu de type plate-forme stable tandis que le Bassin du Sud-Est de la France est un bassin plus profond;

- situées en bordure Nord du Gondwana, les trois régions : les Béni Snassen (BS), le Moyen-Atlas plissé (AP) et le bassin des Apennins d'Ombrie-Marches (BA) sont isolées. Leur faune pratiquement homogène, montre un cachet nettement méditerranéen.

2.1.1. Test de critère de Pielou

Le test de significativité sur les valeurs du critère de Pielou calculées pour les matrices de similarité et de distance (tabl. III) montre que l'ordre des régions analysées sur les matrices

(DS-BL-CI-CB-BSE-BA-BS-AP-AC) ne suit aucune séquence géographique ou chronologique.

Tableau III - Valeurs de critère de Pielou calculées pour les cinq indices considérés.

Values of Pielou's criterion calculated for the five considered indexes.

Indices	Q1/Qmax	Q/Qmax
Simpson	0,4927	
Braun-Blanquet	0,522	
Jaccard	0,5403	0,3921 < Q/Qmax < 0,6060
Dice	0,5403	
Bray-Curtis	0,5403	

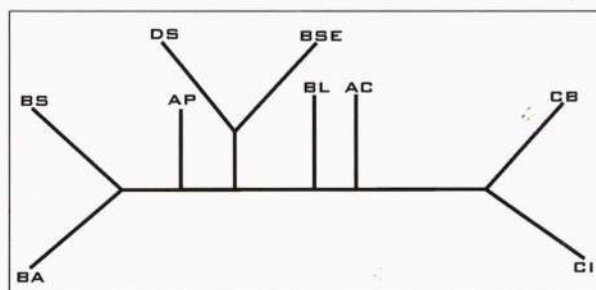


Fig. 7 - Phénogramme reconstitué pour l'ensemble des intervalles chronologiques.

Reconstituted Phenogram for all chronological intervals.

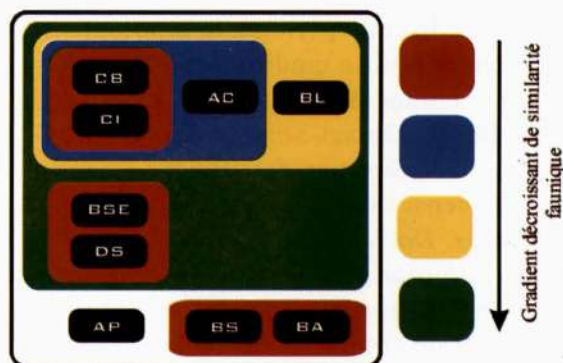


Fig. 8 - Diagramme d'association hiérarchique entre régions tous intervalles chronologiques confondus.

Hierarchical association diagram between areas all chronological intervals together.

2.2. Comparaison des différentes régions, pour chaque intervalle chronologique

Afin de mesurer le rapprochement et l'éloignement des contenus fauniques (générique et spécifique) des régions pour chaque intervalle chronologique, le même protocole d'analyse de similarité a été adopté. Les résultats sont donnés sous forme de phénogramme (fig. 9) et de diagramme d'associations hiérarchiques (fig. 10).

2.2.1. Comparaison au niveau générique

- Intervalle 1 : zone à *Concavum*

Pendant cet intervalle, les relations entre les différentes régions ressemblent bien à la topologie générale de rapprochement donnée lors du traitement précédent (voir figs. 7 et 8). Ainsi, les faunes de la Cordillère Bétique (CB) et Ibérique (CI), toujours les plus proches, ont 22 genres en commun (soit 57 %). La distance séparant cette faune et celle des trois régions : les Béni Snassen (BS); Moyen-Atlas plissé (AP); et le bassin des Apennins d'Ombrie-Marches (BA) est maximale, ce qui correspond à un isolement faunique peu marqué dans le domaine de la Téthys occidentale.

- Intervalle 2 : zone à *Discites*

A partir de cette période, la topologie générale commence à se modifier par le rapprochement des faunes du Moyen-Atlas plissé (AP) avec celles du Dorset-Somerset (DS). Ces deux régions marquées par des dépôts essentiellement condensés ont 8 genres en commun (*Euhoploceras*, *Docidoceras*, *Toxolioceras*, *Braunsina*, *Bradfordia*, *Fontannesia*, *Haplopleuroceras* et *Trilobiticeras*). Pour les autres régions, le gradient de similarité est le même.

- Intervalle 3 : zone à *Laeviuscula*

Durant cette période, un nouveau gradient de similarité se dessine. Il est caractérisé surtout par :

a- la grande ressemblance entre les faunes de la Cordillère Ibérique (CI) et le Haut-Atlas central (AC). Cette ressemblance se traduit par la présence de 26 genres communs aux deux régions (soit 70 %);

b- l'éloignement des faunes du Dorset-Somerset (DS) par rapport à celles du Bassin de Sud-Est de la France (BSE);

c- le rapprochement des faunes du Moyen-Atlas plissé (AP) de celles du Bassin de Sud-Est de la France (BSE). On a pu enregistrer 8 genres en commun (*Bradfordia*, *Emileia*, *Euhoploceras*, *Gerzenites*, *Pelekodites*, *Sonninia*, *Trilobiticeras* et *Witchellia*).

- Intervalle 4 : zone à *Propinquans*

Durant cet intervalle, la modification de la topologie générale s'accroît. Ainsi, on distingue :

a- une grande ressemblance cette fois-ci entre les faunes du Haut-Atlas central (AC) et celles de la Cordillère Bétique (CB). Les deux régions partagent 19 genres en communs (soit 54 %);

b- l'éloignement des faunes du Bassin de Sud-Est de la France (BSE) par rapport à celles du Moyen-Atlas plissé (AP). Le Bassin de Sud-Est de la France (BSE) présente à cette période une similarité intermédiaire entre la Cordillère Ibérique (CI) et le Bassin Lusitanien (BL);

c- l'éloignement des faunes du Dorset-Somerset (DS) vers le sud. Elles forment avec les faunes des Apennins d'Ombrie-Marches (BA) un nouveau nœud. Le nombre total de genres en commun est de 7 (*Emileia*, *Kumatostephanus*, *Labyrinthoceras*, *Otoites*, *Papilliceras*, *Skirroceras* et *Stephanoceras*).

- Intervalle 5 : zone à *Humphriesianum*

Au cours de la zone à *Humphriesianum*, la topologie inférée diffère sensiblement de la topologie générale. Le rapprochement entre les

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÊTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

faunes du Haut-Atlas central (AC) et du Moyen-Atlas plissé (AP), d'une part, et les faunes du Bassin Lusitanien (BL) et des Apennins d'Ombrie-Marches (BA), d'autre part, est lié à la qualité du registre faunique. En ce qui concerne les autres régions, les distances fauniques montrent de légères modifications.

2.2.2. Test de critère de Pielou

Les valeurs obtenues de Q/Q_{max} montrent que la matrice est complètement désordonnée (ungraded matrix)(tabl. IV). L'ordre de la liste des régions est le même que celui de la matrice précédente (voir tabl. III).

Tableau IV - Valeurs de critère de Pielou calculées pour chaque intervalle chronologique (au niveau générique).

Values of Pielou's criterion calculated for each chronological interval(genera).

Indices considérés (**Considered Indexes**): Simpson (S), Braun-Blanquet (BB), Jaccard (J), Dice (D), Bray-Curtis (BC).

	Q1/Qmax					Q/Qmax
	S	BB	J	D	BC	
Humphriesianum	0,4267	0,4853	0,4744	0,4744	0,4744	
Propinquans	0,4725	0,5128	0,5275	0,5275	0,5275	
Laeviuscula	0,5385	0,4707	0,5018	0,5018	0,5018	0,3921 < Q/Qmax < 0,6060
Discites	0,5476	0,5421	0,5659	0,5659	0,5659	
Concavum	0,4908	0,4963	0,5238	0,5238	0,5238	

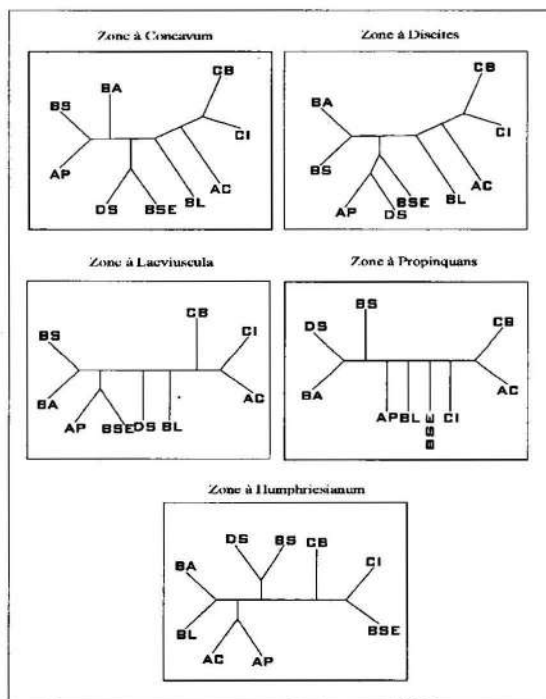


Fig. 9 - Phénogrammes reconstitués par intervalles chronologiques (au niveau du genre).

Phenogram reconstituted by chronological intervals (genera).

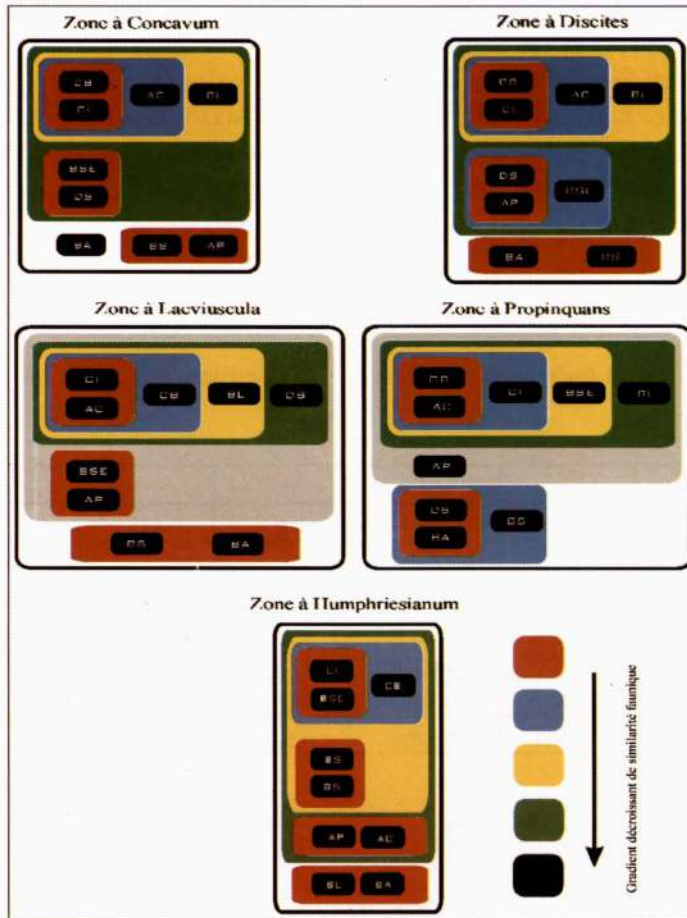


Fig. 10 - Diagrammes d'associations hiérarchiques entre régions par intervalles chronologiques (au niveau du genre).
Hierarchical associations diagrams between areas by chronological intervals (genera).

2.2.3. Comparaison au niveau spécifique

Le but principal de cette comparaison est d'évaluer quantitativement et qualitativement les changements de la similarité spécifique au cours du temps (figs. 11 et 12) par rapport à la similarité générique.

- Intervalle 1 : zone à *Concavum*

La zone à *Concavum* voit l'apparition d'un nouveau nœud représenté par les faunes du Haut-Atlas central (AC) et du Moyen-Atlas plissé (AP). Les deux régions partagent 11 espèces, soit 12 % [*Eudmetoceras amalthei-*

forme (VACEK), *Fontannesia montillanensis* LINARES et SANDOVAL, *Graphoceras concavum* (SOWERBY), *G. formosum* (BUCKMAN), *G. pulchrum* (BUCKMAN), *G. limitatum* BUCKMAN, *Ludwigella cornu* BUCKMAN, *L. rude* BUCKMAN, *Haplopleuroceras eximium* GERARD, *H. subspinatum* (BUCKMAN), et *Rhodaniceras prospues* (BUCKMAN)]. Par ailleurs, le degré de similarité pour les autres régions est globalement le même qu'au niveau générique sauf pour les faunes du Bassin Lusitanien (BL) où a été constatée une augmentation de la distance entre ces faunes et celles de la Cordillère Bétique (CB), Ibérique (CI) et du Haut-Atlas central (AC).

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÉTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

- Intervalle 2 : zone à *Discites*

Au cours de cet intervalle, la topologie générale est presque la même que celle reconstituée au niveau générique.

- Intervalle 3 : zone à *Laeviuscula*

Pendant cette zone, la topologie précédente est modifiée par la mise en place d'un gradient de similarité montrant le rapprochement respectif des faunes du Dorset-Somerset (DS) et du Sud-Est de la France (BSE) de celles du Haut-Atlas central (AC) et du Bassin Lusitanien (BL). Les faunes de la Cordillère Bétique (CB) et Ibérique (CI) présentent toujours le maximum de similarité avec 25 espèces en communs (soit 22 %). Notons, encore, l'isolement des régions situées en bordure Nord du Gondwana (BS, AP, BA). Sur les 111 espèces inventoriées pour la zone à *Laeviuscula*, 10 % seulement sont présentes dans ces trois régions [(*Bradfordia costata* BUCKMAN, *B. helenae* RENZ, *B. inclusa* BUCKMAN, *Docidoceras zemistephanoides* GECZY, *Emileia polyschides* (WAAGEN), *Gerzenites rugosus* WESTERMANN, *Otoites douvillei* PARSONS, *Otoites tumulosus* WESTERMANN, *Pelekodites schlumbergeri* (HAUG), *Strigoceras strigifer* (BUCKMAN) et *Witchellia pavimentaria* (BUCKMAN)].

- Intervalle 4 : zone à *Propinquans*

Marquée généralement par une phase d'extinction importante, cette période se caractérise surtout par l'éloignement des faunes du Bassin Lusitanien (BL) de celles de CB, AC, CI et BSE.

- Intervalle 5 : zone à *Humphriesianum*

Hormis la forte valeur de similarité entre les faunes de la cordillère Bétique (CB) et celles du Sud-Est de la France (BSE) [22 espèces en

communs : *Dorsetensia liostraca* BUCKMAN, *D. edouardiana* (D'ORBIGNY), *Itinsaites flexus* (WESTERMANN), *I. garnieri* PAVIA, *I. golubevi* (KRIMHOLZ), *Micropoecilomorphus vice-tinus* (PARONA), *Normannites orbigny* BUCKMAN, *N. vulgaricostatus* WESTERMANN, *Oecotraustes genicularis* (WAAGEN), *Oppelia flexa* (BUCKMAN), *O. subradiata* (SOWERBY), *Phaulostephanus diniensis* PAVIA, *Poecilomorphus cycloides* (D'ORBIGNY), *Sphaeroceras brongniarti* (SOWERBY), *Skirrocera macrum* (QUENSTEDT), *Stephanoceras bigoti* (HAUG), *St. humphriesianum* (SOWERBY), *St. pyritosum* (QUENSTEDT), *St. scalare* WEISERT, *Strigoceras pseudostrigifer* (MAUBEUGE), *Teloceras dubium* (SCHMIDTILL et KRUMBECK) et *T. coronatum* (SCHLOTHEIM)], la comparaison entre les autres régions reste peu significative vu la qualité des données utilisées.

2.2.4. Test de critère du Pielou

Au niveau spécifique, les valeurs obtenues de Q/Qmax indiquent que la matrice de distance est désordonnée (tabl. V).

IV. SYNTHÈSE ET CONCLUSION

Pendant le Lias supérieur-Dogger, le schéma paléogéographique de l'Europe occidentale et de l'Afrique du Nord correspond à un plateau continental portant un archipel d'îles entouré de masses continentales plus importantes (Contini, 1990). Cette nouvelle situation a engendré la mise en place de plusieurs unités paléobiogéographiques (le nord de la plate-forme nord-ouest européenne, le bassin atlantique, la marge sud téthysienne, le sud de la plate-forme nord-ouest européenne et le seuil méditerranéen médian) que nous avons essayé d'analyser du point de vue de leur similarité faunique à travers les neuf régions considérées.

Tableau V - Valeurs de critère de Pielou calculées pour chaque intervalle chronologique (au niveau spécifique).

Values of Pielou's criterion calculated for each chronological interval (species).

Indices considérés (**Considered indexes**) : Simpson (S), Braun-Blanquet (BB), Jaccard (J), Dice (D), Bray-Curtis (BC).

	Q1/Qmax					Q/Qmax
	S	BB	J	D	BC	
Humphriesianum	0,4011	0,3681	0,3736	0,3736	0,3736	
Propinquans	0,4451	0,4652	0,4725	0,4725	0,4725	
Laeviuscula	0,4212	0,478	0,4744	0,4744	0,4744	0,3921 < Q/Qmax < 0,6060
Discites	0,4158	0,4084	0,4103	0,4103	0,4103	
Concavum	0,4817	0,5385	0,5385	0,5385	0,5385	

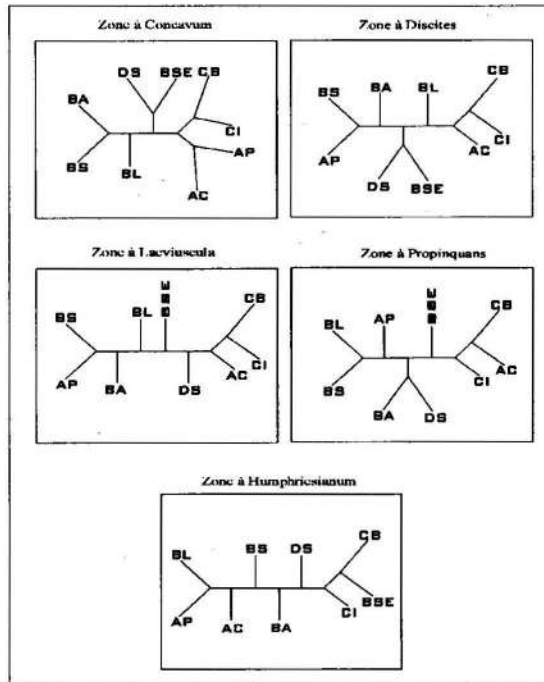


Fig. 11 - Phénogrammes reconstitués par intervalles chronologiques (au niveau de l'espèce).

Phenograms reconstituted by chronological intervals (species).

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÊTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

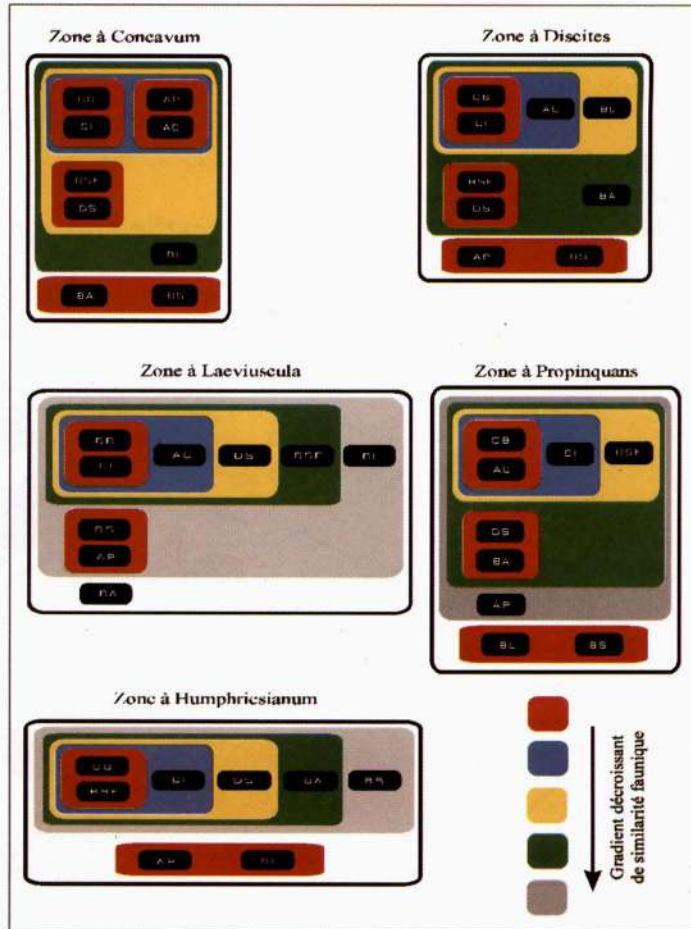


Fig. 12 - Diagrammes d'associations hiérarchiques entre régions par intervalles chronologiques (au niveau de l'espèce).

Hierarchical associations diagrams between areas by chronological intervals (species).

L'ensemble des données soumises au traitement global (tous intervalles confondus), montre l'existence d'une parfaite relation entre les positions géographiques des régions et leur composition taxonomique. Ainsi, la comparaison des régions entre elles fait apparaître une topologie générale marquée par la similarité faunique binaire entre les régions suivantes :

- la Cordillère Bétique et la Cordillère Ibérique;
- le Haut-Atlas central et le Bassin Lusitanien;
- le Bassin de Sud-Est de la France et le Dorset-Somerset;

- les Béni Snassen et les Apennins d'Ombrie-Marches avec le Moyen-Atlas plissé.

Cette similarité facilitée par la présence des voies de communication aisées entre les différentes régions, nous a permis de constater la présence d'un noyau important de diversification situé au niveau de la Cordillère Bétique-Cordillère Ibérique (fig. 13).

Par contre, le traitement des données pour chaque intervalle montre au cours de l'Aalénien supérieur-Bajocien inférieur les faits suivants :

- la grande stabilité dans le temps des faunes de la Cordillère Bétique, Ibérique, Haut-Atlas central et le Bassin Lusitanien;

- la fluctuation (déplacement) des faunes du Dorset-Somerset, du Bassin de Sud-Est de la France et du Moyen-Atlas plissé. Cette fluctuation bien soulignée à partir de la zone à *Laeviuscula* est liée à la coïncidence entre l'élé-

vation des paléotempératures selon un gradient nord-sud, les variations eustatiques, la paléobiogéographie, les substances trophiques et enfin la facilité des échanges fauniques entre les régions;

- l'isolement le plus souvent, des faunes des Béni Snassen et des Apennins d'Ombrie-Marches.

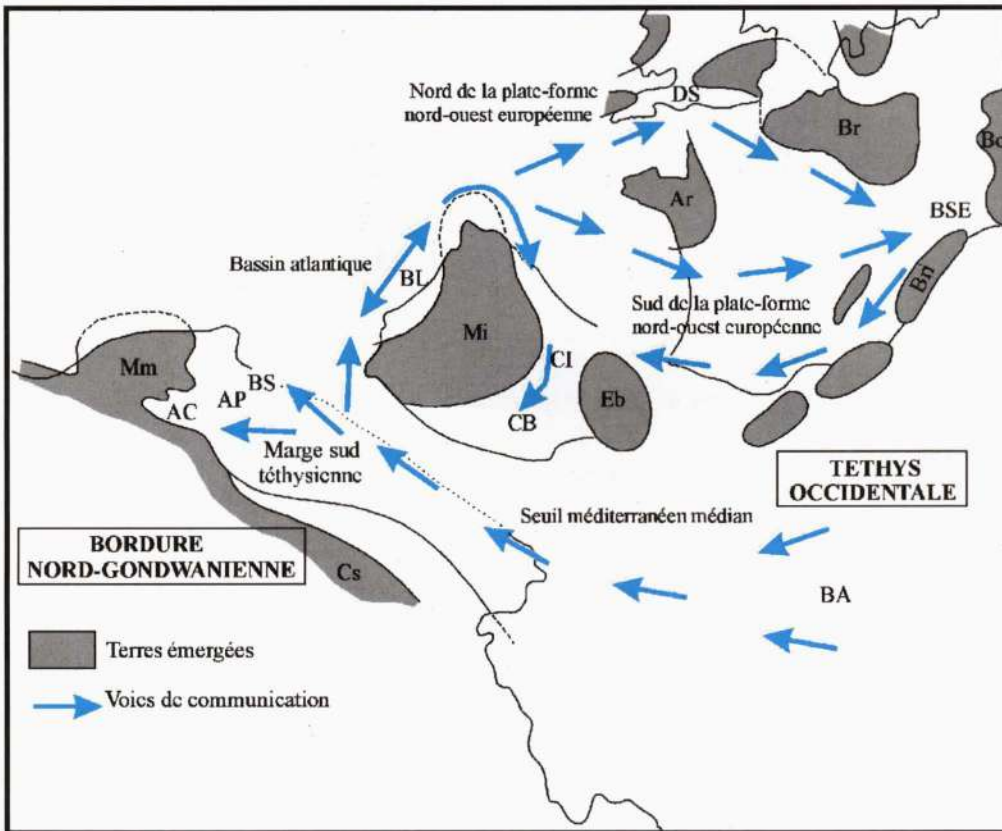


Fig. 13 - Provinces paléogéographiques de la Téthys occidentale et voies de communication possibles pour les ammonites de l'Aalénien supérieur-Bajocien inférieur (d'après Elmi & Rulleau, 1990, modifié) [sans échelle].

Palaeogeographic provinces of the Western Tethys and possible communication ways of the Upper Aalenian-Lower Bajocian Ammonites (After Elmi & Rulleau, 1990; modified) [scale-free].

Ar : terre armoricaine (*Armorican land*), Bo : terre de Bohême (*Land of Bohemia*), Br : terre du Brabant et terre rhénane (*Brabant land and Rhineland*), Bri : zone briançonnaise (*briançonnaise zone*), Cs : Craton saharien (*Saharan craton*), Eb : terre de l'Ebre (*land of the Ebro*), Mi : Meseta ibérique (*Iberian Meseta*), Mm : Meseta marocaine (*Moroccan Meseta*).

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÊTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

BIBLIOGRAPHIE

- BENSHILI, K. 1989.** Lias-Dogger du Moyen Atlas plissé (Maroc). Sédimentation, biostratigraphie et évolution paléogéographique. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, pp. 106, 285.
- BENSHILI, K. 1990.** Le Bajocien inférieur du moyen Atlas plissé (Maroc). *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia*, XL, pp. 71-84.
- BENSHILI, K. ET ELM, S. 1994.** Enregistrement biostratigraphique et séquentiel des événements toarciens-bajociens dans le Moyen Atlas plissé (Maroc). *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, 5, pp. 277-283.
- CALOO, B. 1970.** Biostratigraphie de l'Aalénien et de la base du Bajocien dans la région de Digne (Basses-Alpes, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 271, pp. 1938-1940.
- CALOO, B. 1971.** Caractères morphologiques non mesurables chez les Graphoceratinés (Ammonitina) (Aalénien du Nord de Digne, Basses-Alpes, France). *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, 45, 151 p.
- CALLOMON, J.H. AND CHANDLER, R.B. 1990.** A review of the Ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian stages in the Middle Jurassic of Southern England. *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia*, XL, pp. 85-112.
- CONTINI, D. 1990.** Les crises sédimentaires à la limite Lias-Dogger. *Cahiers de l'Institut Catholique de Lyon*, 4, pp. 19-28.
- CRESTA, S. 1988.** Associations d'ammonites et biostratigraphie de l'Aalénien et du Bajocien inférieur des Apennins d'Ombrie-Marches (Italie centrale). *2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisboa*, pp. 209-224.
- CRESTA, S. AND GALACZ, A. 1990.** Mediterranean basal Bajocian ammonite faunas. Examples from Hungary and Italy. *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia*, XL, pp. 165-198.
- CRESTA, S., BASILICI, G., BUSSOLETTE, A., COMAS, M.J., ELM, S., FERNANDEZ-LOPEZ, S., GOY, A., HENRIQUES, M.H., KALINO, O., JIMENEZ, A., MARTINEZ, G., SANDOVAL, J., URETA S. E VENTURI, F. 1995.** Relazione sul Workshop «Paleontologia e biostratigrafia dei sedimenti ammonitiferi toarciano-bajocieni in successioni di alto morfostrutturale dell'Appennino umbro-marchigiano: l'area di Monte Nerone. Correlazioni con altre regioni della Tetide occidentale». (Piobbico, 2-14 agosto 1993). *Bollettino del Servizio Geologico d'Italia*, CXII, pp. 129-139.
- DE WEVER, P., AZEMA, J. ET FOURCADE, E. 1994.** Radiolaires et Radiolarites : Production primaire, diagenèse et paléogéographie. *Bulletin des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, 18, pp. 315-379.
- ELM, S. 1993.** Les voies d'échange faunique entre l'Amérique du Sud et la Téthys alpine pendant le Jurassique inférieur et moyen. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, 125, pp. 139-149.
- ELM, S. AND RULLEAU, L. 1990.** Le genre Pseudolillia (Ammonitina, Grammocerotinae) dans le Toarcien Supérieur (France, Espagne, Portugal, Maroc). *Atti del secondo convegno Internazionale, F.E.A. Pergola, 1987, Pallini et al. (Editors.), Fossili, evoluzione, ambiente*, pp. 291-315.
- ESCARGUEL, G. 2001.** BG-Index version 1.1β. Programme et notice d'utilisation. *Laboratoire de Paléontologie, Université Claude Bernard*.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S. 1985.** El Bajociense en la cordillera Iberica. *Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid*, 848 p.
- FERNANDEZ-LOPEZ, S., HENRIQUES, M.H., MOUTERDE, R., ROCHA, R.B. ET SADKI, D. 1988.** Le Bajocien inférieur du Cap Mondego (Portugal) : Essai de biozonation. *2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisboa*, pp. 301-313.
- GOY, A. ET URETA, S. 1990.** El Aalenense en la Cordillera Ibérica. *Cahiers de l'Institut Catholique de Lyon*, 4, pp. 73-87.

- GROUPE FRANÇAIS D'ÉTUDE DU JURASSIQUE, 1997.** Biostratigraphie du Jurassique ouest européen et méditerranéen. Zonations parallèles et distribution des invertébrés. *Mémoire 17, Eds. elfep.*, pp. 37-53.
- HAMMER, O., HARPER, D.A.T. AND RYAN, P.D. 2004.** PAST : PAleontological STatistics, version 1.30.
- HENRIQUES, M.H. 1992.** Biostratigrafia e Paleontologia (Ammonoidea) do Aaleniano em Portugal (Sector Setentrional da Bacia Lusitaniana). Tesis doctoral, *Universidade de Coimbra*, 301 p.
- HENRIQUES, M.H. 2000.** Le GSSP du Bajocien (Cap Mondego, Portugal). *Strata, Toulouse*, 10, pp. 20-22.
- LINARES, A., URETA, S. AND SANDOVAL, J. 1988.** Comparison between the Aalenian ammonite associations from the Betic and Iberian Cordilleras : Elements of correlation. *2nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Lisboa*, pp. 193-208.
- LINARES, A. AND SANDOVAL, J. 1990.** The lower boundary of the Bajocian in the « Barranco de Agua Larga » section (Subbetic Domain, Southern Spain). *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia, XL*, pp. 13-22.
- LINARES, A. Y SANDOVAL, J. 1993.** El Aaleniano de la Cordillera Bética (Sur de España): analisis bioestratigrafico y caracterizacion paleogeografica. *Revista de la Sociedad geologica de España*, 6, pp. 177-206.
- MAROK, A. 2007.** Renouvellement faunique et corrélations biostratigraphiques durant l'Aalénien supérieur-Bajocien inférieur: Application des méthodes quantitatives aux ammonites de la Téthys occidentale. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Tlemcen*, 262 p.
- MOYNE, S., NEIGE, P., MARCHAND, D. ET THIERRY, J. 2004.** Répartition mondiale des faunes d'ammonites au Jurassique moyen (Aalénien supérieur à Bathonien moyen) : relations entre biodiversité et paléogéographie. *Bulletin de la Société géologique de France*, 5, pp. 513-523.
- OUAHHABI, B. 1994.** Le Lias et le Dogger inférieur des Béni Snassen orientaux (Maroc) : Stratigraphie, Paléontologie et Dynamique du bassin. Comparaison avec les Monts d'Oujda et les régions limitrophes. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Mohamed I^{er}*, 495 p.
- PAVIA, G. 1983.** Monographie II- Ammoniti e biostratigrafia del Baiociano inferiore di Digne (Francia SE, Dip. Alpes-Haute-Provence). *Monographie, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 254 p.
- ROCHA, R.B., HENRIQUES, M.H., SOARES, A., MOUTERD, R., CALOO, B., RUGET, C. AND FERNANDEZ-LOPEZ, S. 1990.** The Cabo Mondego section as a possible Bajocian boundary stratotype. *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia, XL*, pp. 49-60.
- SADKI, D. 1984.** Biostratigraphie et paléontologie des ammonites de quelques gisements du Bajocien inférieur du Maroc, de France et de Portugal. *Thèse de Doctorat 3^{ème} cycle, Université Claude Bernard, Lyon I*, 188 p.
- SADKI, D. 1992.** Le Haut-Atlas central (Maroc) : Stratigraphie et paléontologie du Lias supérieur et du Dogger inférieur. Dynamique du bassin et des peuplements. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Cadi Ayyad*, 331 p.
- SADKI, D. 1994.** L'Aalénien supérieur et le Bajocien inférieur du Haut-Atlas marocain : Révision biostratigraphique et corrélations. *Miscellanea del Servizio Geologico Nazionale*, 5, pp. 177-190.
- SADKI, D. 1996.** Le Haut-Atlas central (Maroc) : Stratigraphie et paléontologie du Lias supérieur et du Dogger inférieur. Dynamique du bassin et des peuplements. *Documents des Laboratoires de Géologie, Lyon*, 142, 245 p.
- SANDOVAL, J. 1983.** Bioestratigrafia y paleontologia (Stephanocerataceae y Perisphinctaceae) del Bajocense y Bathonense en las Cordilleras Béticas. *Doctoral thesis, Universidad de Granada*, 613 p.
- SANDOVAL, J. 1985.** Los Strigoceratidae (Ammonitina) del Bajocense de la zona subbética (sur de España). *Mediterranea serie de estudios geologicos*, 4, pp. 85-112.

ANALYSE DE SIMILARITÉ DES FAUNES D'AMMONITES DANS LA TÉTHYS OCCIDENTALE
AU COURS DE L'AALÉNIEN SUPÉRIEUR-BAJOCIEN INFÉRIEUR.

- SANDOVAL, J. 1990.** A revision of the Bajocian divisions in the Subbetic Domain (southern Spain). *Memorie descrittive della carta geologica d'Italia*, XL, pp. 141-162.
- SANDOVAL, J., JIMENEZ, G., MORENO, J., ROMERO G. AND TRIVES, V. 1999.** Early Bajocian ammonite assemblages from Campillo de Arenas area (central sector of the Betic Cordillera, Southern Spain). *EPA Workshop, Lisboa*, pp. 108-112.
- SANDOVAL, J., HENRIQUES, M.H., URETA, S., GOY, A. AND RIVAS, P. 2001.** The Lias/Dogger boundary in Iberia: Betic and Iberian cordilleras and Lusitanian Basin. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, pp. 387-395.