

Contribution des Vertébrés à l'histoire de la Téthys et des continents péritéthysiens

par LOUIS DE BONIS *, GENEVIÈVE BOUVRAIN **, ERIC BUFFETAUT **, CHRISTIANE DENYS **,
DENIS GERAADS ***, JEAN-JACQUES JAEGER **, MICHEL MARTIN **, JEAN-MICHEL MAZIN **
et JEAN-CLAUDE RAGE **

Mots clés. — Vertébrés, Téthys, Paléogéographie, Mésozoïque, Tertiaire.

Résumé. — L'ouverture de la Téthys est perceptible dès le Trias moyen. Au Trias supérieur, elle sépare des faunes laurasiatiques et gondwaniennes dans le domaine téthysien oriental mais pas dans le domaine occidental. Entre le Trias et le Miocène, la Téthys a formé une barrière qui n'a été franchie qu'épisodiquement ; les faits majeurs de cette période sont l'existence d'échanges entre l'Afrique et la Laurasia au Crétacé supérieur ou au Paléocène avant le Thanétien et l'établissement d'une connexion terrestre entre la Laurasia et l'Inde vers la limite Crétacé-Tertiaire. D'importants échanges entre Afrique et Eurasie ont eu lieu à partir du Miocène inférieur par la partie orientale de la région méditerranéenne. Au Miocène terminal (Messinien), de brefs échanges Europe-Afrique se sont produits sur l'emplacement du détroit de Gibraltar.

Contribution of the Vertebrates to the history of Tethys and peritethysian continents

Abstract. — The opening of the Tethys is discernible since the middle Triassic. During the late Triassic, the Tethys has parted a laurasiatic fauna from a gondwanian one in the eastern Tethysian area ; at that time, such a distinction was not established in the western area. Between the Triassic and Miocene, the Tethys has formed a barrier that has been crossed only infrequently by terrestrial Vertebrates. The main events of this interval are : presence of a land route between India and Laurasia by the Cretaceous-Tertiary boundary, evidence of faunal exchanges between Africa and Laurasia during the late Cretaceous or Paleocene prior to the Thanetian. Since the early Miocene, important faunal exchanges have occurred between Africa and Eurasia in the eastern Mediterranean area. During the uppermost Miocene (Messinian), short exchanges between Europe and Africa took place on the Strait of Gibraltar site.

I. — INTRODUCTION.

Les Vertébrés, grâce à leur taux d'évolution rapide, fournissent une contribution importante aux reconstitutions de l'histoire paléogéographique ; il est possible de saisir des phases « fines » de cette histoire. Mais, pour les mêmes raisons, des phases entières de leur histoire peuvent passer inaperçues à cause des lacunes dans la documentation. Les Vertébrés, qu'ils soient continentaux (terrestres ou dulçaquicoles) ou marins, présentent l'avantage sur d'autres organismes de se disperser de façon active ; sauf cas assez rares, les courants jouent peu de rôle dans leur dispersion. De plus, les mécanismes de peuplement et de dispersion sont relativement bien connus chez les Vertébrés actuels. Ajoutons que les convergences, un des principaux problèmes qui se posent lors de l'analyse phylétique et paléobiogéographique, sont relativement faciles à déceler en raison de la complexité des organismes.

Les domaines péritéthysiens, avec l'opposition entre faunes laurasiatiques et gondwaniennes, fournissent un bon champ d'étude. La principale difficulté qui se présente ici est constituée par l'exploitation très inégale des différentes régions concernées.

II. — TRIAS.

Au Trias inférieur, les données concernant les Vertébrés continentaux sont rares dans le domaine téthysien. On notera cependant que les éléments disponibles ne permettent pas de relever une quelconque influence de la Téthys. Par exemple, les Benthosuchidae et les Capitosauridae, Amphibiens terrestres connus à Madagascar, se retrouvent aussi en Laurasia [Cosgriff, 1984].

Au Trias moyen, par contre, la répartition d'un poisson littoral, *Colobodius*, et de Reptiles marins (Nothosaures, Placodontes, Ichthyoptérygiens) permet de supposer qu'ils ont dû utiliser la Téthys comme voie de dispersion [Mazin et Martin, 1984]. La présence de la Téthys serait alors attestée, à l'Ouest, au moins jusqu'au niveau du domaine germanique. Notons que, à cette époque, les faunes de Chine et d'Afrique du Sud, présentent de surprenantes affinités comme le montre la présence en Chine d'un Cynodontes gomphodonte [Sigogneau-Russell et Sun, 1981 ; Battail, 1984]. De telles affinités, déjà perceptibles au Trias inférieur [Colbert, 1982], posent le problème de l'extrémité orientale de la Téthys et de l'histoire de la Chine.

Au Trias supérieur, la distinction entre une faune nord-téthysienne et une faune sud-téthysienne devient perceptible. Au Nord, une communauté de peuplement se rencontre du Sud-Est asiatique à l'Europe occidentale. Les Vertébrés continentaux montrent que le bloc du Sud-Est asiatique était déjà en contact avec la Laurasia : en particulier, fortes affinités entre les Dipneustes de Chine du Sud et de Thaïlande [Martin et Ingavat, 1982]. Des Amphibiens [Capitosauridae : Ingavat et Janvier, 1981] et des Reptiles [Phytosaures : Buffetaut et Ingavat, 1982] montrent l'unité

* UA 720 et lab. de paléontologie des Vertébrés et paléontologie humaine, Univ. de Poitiers, 40 av. du Recteur Pineau, 86022 Poitiers.

** UA 720 et lab. de Paléontologie des Vertébrés, Univ. Paris VI, 4 pl. Jussieu, 75230 Paris cedex 05.

*** UA 49 et lab. de paléontologie des Vertébrés, Univ. Paris VI, 4 pl. Jussieu, 75230 Paris cedex 05.

Note présentée à la séance du 5 novembre 1984, déposée le 22 novembre 1984 ; manuscrit reçu le 16 février 1985.

faunique du domaine nord-téthysien. On ne connaît pas vraiment de faune sud-téthysienne s'opposant globalement à la faune laurasiatique ; citons le Cynodonte *Exaeretodon* connu en Inde et en Argentine [Chatterjee, 1982]. Toutefois, plus localement, dans la partie orientale du domaine téthysien, la faune indo-malgache s'oppose à la faune laurasiatique : au niveau spécifique, les Ptychoceratodontidae (Dipneustes) de Madagascar et de l'Inde se distinguent de ceux des continents laurasiatiques [Martin, 1981 a, 1982 a]. Par contre, dans la région ouest-téthysienne, cette différence entre faunes gondwaniennes et laurasiatiques s'estompe. Divers fossiles du Trias supérieur marocain sont étroitement apparentés à des formes contemporaines d'Amérique du Nord : Dipneustes [Martin, 1981 b, 1982 b], Actinoptérygiens [Martin, 1982 b], Phytosaures [Dutuit, 1977 a, 1977 b]. Toujours dans le Trias supérieur marocain, un Dicynodonte montre lui aussi des affinités laurasiatiques bien que ses relations avec les formes phylétiquement voisines (d'Amérique du Nord, d'URSS ou de Chine) ne soient pas encore connues avec précision [Dutuit, 1980].

III. — JURASSIQUE.

Après le Trias, la Téthys se manifeste comme une barrière difficile à franchir pour les Vertébrés terrestres.

Le Jurassique est une période peu favorable à l'étude de ces derniers. On citera simplement que dans le Jurassique supérieur d'Amérique du Nord et d'Afrique, auraient été reconnus cinq genres communs de Dinosaures [Galton, 1977] ; un seul d'entre eux cependant (*Dryosaurus*) serait suffisamment bien représenté pour que des conclusions puissent être tirées de cette répartition. Galton suppose que ces échanges auraient pu se faire à l'Oxfordien ou au Kimmeridgien (ou éventuellement au Callovien supérieur) soit par l'intermédiaire de l'Europe, soit par une voie passant en Amérique du Sud et en Amérique centrale. Enay [1972] a proposé des reconstitutions paléogéographiques qui s'accordent assez bien avec cette dernière possibilité, voire même qui pourraient suggérer une liaison directe Afrique-Amérique du Nord.

IV. — CRÉTACÉ-PALÉOCÈNE.

a) Crétacé inférieur.

La présence du Dinosaur *Valdosaurus* dans le Crétacé inférieur d'Europe (Barrémien d'Angleterre, Wealdien de Roumanie) et d'Afrique (Aptien du Niger) a conduit Galton et Taquet [1982] à supposer l'existence d'une connexion terrestre transtéthysienne à cette époque. Ces auteurs font remarquer que *Erectopus*, Dinosaur théropode de l'Albien français, qui a été retrouvé dans le Cénomaniens inférieur d'Égypte, témoigne aussi en faveur d'une telle connexion ; il faut toutefois noter que la reconnaissance de ce genre en Égypte est fondée sur un matériel trop réduit. Sues et Taquet [1979] ont signalé un Pachycephalosauridé dans le Crétacé supérieur de Madagascar ; cette famille n'est connue, en dehors de Madagascar, que dans le Crétacé inférieur d'Angleterre et le Crétacé supérieur d'Amérique

du Nord et d'Asie. Si la forme malgache appartient bien aux Pachycephalosauridae et n'est pas le résultat d'une évolution parallèle, une connexion terrestre entre Gondwana et Laurasia, peut-être postérieure au Crétacé inférieur, a été nécessaire pour assurer la dispersion.

b) Crétacé supérieur - Paléocène.

Si, entre Amérique du Nord et Amérique du Sud, des échanges ont pu s'effectuer à la fin du Crétacé [Rage, 1978, 1981], la Téthys semble avoir formé une véritable barrière pour la plupart des faunes terrestres au cours du Crétacé supérieur et du Paléocène. C'est le cas pour les Amphibiens, les Squamates et même, au niveau de l'Europe, pour des Vertébrés nageurs comme les Dyrosauridae (Crocodiliens). Les Dyrosauridae sont connus au Maastrichtien sur la rive sud de la Téthys (Afrique) et ont réussi à atteindre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord à la même époque ; au Paléocène, ils se sont maintenus en Afrique et, à l'Est, ont réussi à atteindre le Pakistan et la Birmanie. Ils ont subsisté en Afrique, et au Pakistan à l'Éocène. Bien qu'ils aient été apparemment d'excellents nageurs, ils n'ont apparemment pas pu franchir la Téthys au niveau de l'Europe. Pour expliquer leur absence en Europe, Buffetaut [1982 a] a supposé que les courants Est-Ouest qui parcouraient la Téthys pourraient peut-être avoir joué un rôle. Cette absence des Dyrosauridae en Europe est d'autant plus étonnante que des Chéloniens dulçaquicoles (Pelomedusidae) originaires d'Afrique ont dû atteindre l'Europe à cette époque [de Broin, 1977] et que des Mammifères d'origine laurasiatique, qui eux n'étaient pas nageurs, ont franchi la Téthys pour atteindre l'Afrique du Nord où ils ont été décelés dans le Paléocène marocain [Cappetta *et al.*, 1978]. La présence de Palaeoryctidae, ainsi qu'une certaine diversité de ce groupe dans le gisement marocain font supposer qu'une voie terrestre a mis en contact l'Afrique du Nord et un domaine laurasiatique avant le Thanétien, permettant le passage dans le sens Nord-Sud. De même, des poissons (Characidae) auraient pu utiliser cette voie dans l'autre sens pour pénétrer en Europe [Cappetta *et al.*, 1978] comme l'auraient peut-être fait des Mammifères (Didelphini) [Crochet et Sigé, 1983] et des Crocodiliens méso-suchiens attestés à l'Éocène [Buffetaut, 1982 b ; voir ci-dessous].

Aux environs de la limite Crétacé-Tertiaire, une communication terrestre entre la Laurasia et l'Inde qui occupait encore une position très australe (30°/35° Sud), a permis la pénétration, en Inde, d'un petit Amphibien terrestre de la famille des Pelobatidae, d'origine laurasiatique [Sahni *et al.*, 1982].

V. — ÉOCÈNE - OLIGOCÈNE.

En Inde, dès l'Éocène inférieur, les faunes de Mammifères montrent un cachet asiatique bien marqué : les connexions terrestres Inde-Laurasia sont désormais bien établies. Ces affinités asiatiques ont dû s'installer depuis au moins le Paléocène [Sahni *et al.*, 1981].

Dans l'Éocène européen sont connues des formes d'affinités gondwaniennes, plus précisément sud-américaines. Pour un certain nombre d'entre elles, a pu être envisagée une voie de passage Amérique du Sud - Amérique du Nord au Crétacé supérieur, puis Amérique du Nord - Europe à la fin du Crétacé ou un peu après [Rage, 1978, 1981]. Pour d'autres, l'absence de certaines de ces formes dans les gisements nord-américains conduit à supposer une autre voie qui passerait par l'Afrique avant d'atteindre l'Europe ; ce serait le cas pour un Crocodilien [Buffetaut, 1982 b], un oiseau « terrestre » [Mourer-Chauviré, 1981] et un Mammifère [Storch, 1981]. Cependant, actuellement, seule la découverte du crocodilien méso-suchien ziphodonte (dont les affinités précises restent inconnues) dans l'Éocène inférieur terminal d'El Kohol, en Algérie, peut constituer une preuve tangible de l'existence de cette voie de passage [Buffetaut, 1982 b], les autres groupes n'ayant pas encore fourni de fossiles en Afrique.

L'existence de communications transthésiennes concernant l'Afrique semble mieux établie grâce à la découverte de Mammifères à El Kohol. On y a en effet reconnu un Créodonte et un Insectivore lipotyphlé qui démontrent des influences laurasiatiques [Mahboubi *et al.*, 1984]. Un Marsupial trouvé dans ce gisement, *Garatherium mahboubii* CROCHET 1984 (le premier représentant du groupe découvert en Afrique [Mahboubi *et al.*, 1983]) s'apparente aux Peradectinae (Didelphidae) et plus exactement au genre *Alphadon* connu au Campanien et au Maastrichtien en Amérique du Nord. L'association d'un caractère plésiomorphe et d'un caractère dérivé chez *Garatherium* est interprétée par Mahboubi *et al.* [1983] et par Crochet [1984] comme l'indication d'une longue phase d'endémisme subie par cette forme ; ces auteurs concluent qu'il est issu d'une ancienne radiation marsupiale qui se serait déroulée en Amérique du Sud et en Afrique avant l'ouverture de l'Atlantique, c'est-à-dire qu'il s'agirait là d'un phénomène de vicariance ne nécessitant pas, pour ce fossile, de relations trans-téthysiennes [Jaeger et Martin, 1984]. Cette interprétation n'est pas forcément à retenir en ce qui concerne les Marsupiaux décrits de l'Oligocène inférieur du Fayum en Égypte [Bown et Simons, 1984] pour lesquels une migration transthésienne n'est pas à exclure. Ce point de vue semble corroboré par la présence, dans le même gisement, d'Artiodactyles anthracothériidés, de Créodontes, de Testudinidae (Chéloniens), famille d'origine laurasiatique et peut-être même européenne [de Broin, 1979] et d'Embrithopodes (Mammifères) par ailleurs connus dans le Paléocène de Mongolie, l'Éocène d'Anatolie et l'Éocène supérieur et l'Oligocène inférieur de Roumanie [Sen et Heintz, 1979]. Des rongeurs récemment découverts dans l'Éocène supérieur d'Algérie orientale [Coiffait *et al.*, 1984], attribués à des Phiomyidae primitifs, ont été considérés comme les descendants d'un groupe connu jusqu'à présent exclusivement de l'Éocène de l'Inde et du Pakistan, les Chapattimyidae. Ils témoignent pour la première fois de l'existence d'échanges entre l'Afrique et le domaine indo-pakistanaï à l'Éocène ou à la limite Paléocène-Éocène. Or ce dernier domaine a été peuplé par des formes laurasiatiques dès le Paléocène (voir ci-dessus). La présence de taxons laurasiatiques dans l'Éocène et l'Oligocène d'Afrique indique l'existence

d'échanges avec la Laurasia, à travers la Téthys, mais ne donne par contre aucune indication sur le nombre de phases de peuplement. Un seul échange à la limite Paléocène-Éocène suffirait pour expliquer la présence de ces taxons en Afrique. La localisation géographique de cet échange transthésien est également difficile à déterminer dans l'état actuel de nos connaissances. Toutefois, aucun taxon endémique d'Europe occidentale, du Paléocène à l'Oligocène, n'a encore été retrouvé dans le Paléogène d'Afrique, à l'exception du Marsupial *Peratherium* dans l'Oligocène inférieur du Fayum. Mais la découverte récente de Marsupiaux didelphinés en Asie [Gabounia *et al.*, 1984] dans l'Oligocène inférieur vient considérablement modifier les hypothèses relatives à la dispersion de ce groupe [Jaeger et Martin, 1984] et vient à l'appui de l'indication donnée par les rongeurs de l'Éocène supérieur d'Algérie, à savoir l'existence de voies de communications terrestres privilégiées, au Paléogène, entre l'Afrique et le domaine indo-pakistanaï, ce dernier étant lui-même en relation avec l'Asie depuis le Paléocène grâce à l'existence de voies de dispersions transthésiennes, de nature encore inconnue, à l'emplacement du domaine himalayen actuel. De nouvelles découvertes de faunes mammaliennes dans l'Éocène inférieur et moyen d'Afrique devraient permettre de préciser le nombre, la nature et la localisation géographique des échanges de faunes terrestres entre l'Afrique et la Laurasia.

Enfin, il faut noter que dans l'*Oligocène des Baléares*, où sont connus des Rongeurs à affinités européennes, figurerait aussi un représentant du groupe africain des Phiomyidae [Huguency et Adrover, 1982].

VI. — NÉOGENE.

A l'*Orléanien* (sensiblement équivalent au Burdigalien + ? Langhien) de nombreuses formes terrestres communes à l'Eurasie et l'Afrique sont connues : Rongeurs, Lagomorphes, Mastodontes, Dinothères, Rhinocerotidae, Anthracothères, *Bunolistriodon*, Giraffoïdes primitifs, *Eotragus*, *Hyainailouros*. Ces dispersions, dont le sens est difficile à déterminer, correspondent à l'établissement d'une large voie de communication terrestre entre l'Afrique et l'Eurasie (fermeture orientale de la Méditerranée). Il existe aussi des différences entre faunes européenne et africaine qui montrent qu'il n'existait pas de passage direct, à travers la Téthys, entre l'Europe occidentale et l'Afrique.

A l'*Astaracien* (étage mammalien européen approximativement équivalent au Serravalien inférieur et moyen) on connaît encore un certain nombre de genres communs à l'Eurasie et l'Afrique : *Hyotherium*, *Palaeotragus*, *Gazella*, *Percrocuta*, *Dicerorhinus*, *Sivapithecus*, *Orycteropus*, *Choerolophodon*... Ceci implique la persistance de larges communications. Toutefois, *Anchitherium* et les vrais Cervidae n'ont toujours pas pénétré en Afrique ; il ne devait donc pas exister de voie terrestre transméditerranéenne. Le Vallésien (approximativement le Serravalien et le Tortonien inférieur) ne semble pas voir apparaître de changements significatifs à ce schéma paléogéographique.

Au Turolien (grossièrement, le Tortonien moyen et supérieur) existent toujours de nombreuses formes communes à l'Afrique et l'Eurasie ; mais en Afrique se constituent aussi des groupes endémiques (*Stegolophodon*, *Nyanzachoerus*, *Reduncini*, *Tragelaphini*, *Alcelaphini*), signe d'un relatif isolement de ce continent.

Les données relatives au peuplement de la Toscane sont encore controversées. A côté de l'Oréopithèque, s'y côtoient en effet des Bovidæ d'affinités africaines [Hürzeler, 1983 ; Thomas, 1984], des micromammifères endémiques (conséquence de l'insularité) et d'origine européenne [Engesser, 1983]. L'histoire paléobiogéographique de cette ancienne île paraît être complexe et les données actuelles, encore très incomplètes, ne permettent pas de trancher entre les diverses hypothèses.

A la fin du Turolien (Messinien), une brève phase d'échanges entre Europe et Afrique se déroule sur l'emplacement de Gibraltar ; ces échanges ont pu être mis en évidence dans le sens Afrique-Europe (Reptiles : Scincidæ, Erycinæ ; Mammifères : *Gerbillus*, *Myocricetodon*, *Dendromus*, *Anancus*, *Hippopotamus*, *Camelus*, ?*Hipparion* [De Bruijn, 1973 ; Jaeger *et al.*, 1977 ; Geraads, 1982 ; Aguilar *et al.*, 1983]) et dans le sens Europe-Afrique (*Prolagus*, *Apodemus*, *Eliomys*, *Cricetus*, ?*Hipparion* [Brandy et Jaeger, 1980]). Le domaine bético-rifain semble avoir joué un rôle complexe lors de ces échanges ; d'abord en connexion avec l'Afrique (Astaracien), puis isolé (Vallésien), il serait entré en contact avec l'Europe au Messinien amenant ainsi, d'Afrique en Europe, au Messinien, des Rongeurs africains à cachet miocène moyen. Ce n'est qu'à la fin du Messinien que ce domaine bético-rifain aurait mis l'Europe et l'Afrique en connexion, entraînant une deuxième phase d'échanges [Thomas *et al.*, 1982]. L'existence d'une voie de passage siculo-tunisienne au Messinien [Azzaroli et Guazzone, 1979 ; Azzaroli, 1981] semble hypothétique [Thomas *et al.*, 1982].

La Sardaigne constitue un cas particulier. Elle a livré une faune de microvertébrés mixte, avec une composante européenne et une composante africaine [De Bruijn et Rümke, 1974] témoignant de l'existence de fugaces voies d'échanges un peu antérieures au Miocène moyen, en rapport sans doute avec la rotation importante subie par ce microcontinent à la même époque.

En dehors de la Téthys elle-même, la Para-Téthys a joué un rôle dans l'histoire des faunes continentales. Les relations

qui se sont établies entre les parties occidentales et orientales de la région gréco-iranienne supposent que le passage marin qui reliait la Téthys à la Para-Téthys était parfois interrompu comme par exemple au Vallésien [de Bonis *et al.*, 1979] ; les faunes de Rongeurs, homogènes dans l'Est et l'Ouest de la région égéenne, montrent aussi la présence de terres émergées entre la Grèce et l'Anatolie [Sen, 1982].

Après le Messinien, les échanges entre Eurasie et Afrique sont très réduits.

VII. — CONCLUSIONS.

La présence de la Téthys devient perceptible au Trias moyen au niveau de l'Europe ; à cette époque, quelques curieuses analogies sont alors connues entre la Chine et l'Afrique du Sud posant le problème de l'histoire de la Chine et de l'ouverture orientale de la Téthys. Au Trias supérieur, alors que dans la région occidentale (Afrique du Nord-Ouest, Europe occidentale, Amérique du Nord), les faunes gondwaniennes et laurasiatiques ne sont pas encore séparées, une distinction apparaît entre ces deux types de faunes dans le domaine oriental de la Téthys.

Après le Trias, la Téthys forme une barrière entre Gondwana et Laurasia, tout au moins au niveau de l'ancien monde, jusqu'au Miocène inférieur. Pendant cet intervalle, quelques échanges ont eu lieu entre Laurasia et Afrique, mais ils sont relativement rares, les plus importants se situant vers la fin du Crétacé ; on peut d'ailleurs s'étonner que la plaque apulienne n'ait pas permis d'échanges plus nombreux. Notons que dès la limite Crétacé-Tertiaire, une connexion terrestre a relié la Laurasia et l'Inde qui occupait encore une position très australe ; ce contact se maintiendra par la suite.

Au Miocène inférieur, d'importants échanges entre Eurasie et Afrique ont été permis par l'établissement du contact qui, à l'Est, a fermé la Méditerranée. Au Messinien s'est ajoutée une communication Europe-Afrique sur l'emplacement de Gibraltar.

Après le Messinien et la réouverture de Gibraltar, seuls quelques échanges sporadiques entre Europe et Afrique ont pu être relevés.

Références

- AGUILAR J. P., BRANDY L. D. et THALER L. (1983). — Les Rongeurs de Salobrena (Sud de l'Espagne) et le problème de la migration messinienne. *Medit. Neog. cont. paleoenviron. and paleoclim. evol.*, R.C.M.N.S. Interim-Colloquium, Montpellier, p. 3-7.
- AZZAROLI A. (1981). — Cainozoic Mammals and the biogeography of the island of Sardinia, Western Mediterranean. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol.*, 36, p. 107-111.
- AZZAROLI A. et GUAZZONE G. (1979). — Terrestrial Mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocol.*, 29, p. 155-167.
- BATAIL B. (1984). — Les Cynodontes (Reptilia, Therapsida) et la paléobiogéographie du Trias. 3d Symp. Mesozoic Terrest. Ecosystems, Short papers, Tübingen 1984, p. 1-6.
- BONIS J. de, BOUVRAIN G. et GERAADS D. (1979). — Artiodactyles du Miocène supérieur de Macédoine. *Ann. géol. Pays hellén.*, hors sér., 1, p. 167-175.
- BOWN T. M. et SIMONS E. L. (1984). — First record of Marsupials (Metatheria : Polyprotodonta) from the Oligocene in Africa. *Nature*, 308, p. 447-449.
- BRANDY L. D. et JAEGER J. J. (1980). — Les échanges de faunes terrestres entre l'Europe et l'Afrique nord-occidentale au Messinien. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, D, 291, p. 465-468.
- BROIN F. de (1977). — Contribution à l'étude des Chéloniens. Chéloniens continentaux du Crétacé supérieur et du Tertiaire de France. *Mém. Mus. nation. Hist. nat.*, C, 38, p. 1-366.
- BROIN F. de (1979). — Chéloniens du Miocène et du Plio-Pleistocène d'Afrique orientale. *Bull. Soc. géol. France*, t. XXI, n° 3, p. 323-327.
- BRUIJN H. de (1973). — Analysis of the data bearing upon the correlation of the Messinian with the succession of land Mammals. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, p. 260-262.
- BRUIJN H. de et RÜMKE C. O. (1974). — On a peculiar mammalian association from the Miocene of Oschiri (Sardinia). I et II. *Proc. konink. nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam*, (B), 77, (1), 46-79.
- BUFFETAUT E. (1982 a). — Radiation évolutive, paléocologie et biogéographie des Crocodiliens méso-suchiens. *Mém. Soc. géol. France*, 60, 142, 88 p.
- BUFFETAUT E. (1982 b). — A ziphodont mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria and its implications for Vertebrate dispersal. *Nature*, 300, p. 176-178.
- BUFFETAUT E. et INGAVAT R. (1982). — Phytosaur remains (Reptilia, Thecodontia) from the upper Triassic of North-Eastern Thailand. *Géobios*, 15, (1), p. 7-17.
- CAPPETTA H., JAEGER J. J., SABATIER M., SIGÉ B., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M. (1978). — Découverte dans le Paléocène du Maroc des plus anciens Mammifères euthériens d'Afrique. *Géobios*, 11, (2), p. 257-263.
- CHATTERJEE S. (1982). — A new cynodont Reptile from the Triassic of India. *Journ. Paleont.*, 56, (1), p. 203-214.
- COIFFAIT P. E., COIFFAIT B., JAEGER J. J. et MAHBOUBI M. (1984). — Un nouveau gisement à Mammifères fossiles d'âge éocène supérieur sur le versant sud des Nementcha (Algérie orientale) : découverte des plus anciens rongeurs d'Afrique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, II, 299, p. 893-898.
- COLBERT E. H. (1982). — The distribution of *Lystrosaurus* in Pangaea and its implications. In E. BUFFETAUT, P. JANVIER, J. C. RAGE et P. TASSY (éds.) : *Phylogénie et Paléobiogéographie*. Livre jubilaire en l'honneur de R. Hoffstetter. *Géobios*, mém. spécial 6, p. 375-383.
- COSGRIFF J. W. (1984). — The temnospondyl labyrinthodonts of the earliest Triassic. *Journ. Vert. Paleont.*, 4, (1), p. 30-46.
- CROCHET J. Y. (1984). — *Garatherium mahboubii*, nov. gen. nov. sp., marsupial de l'Éocène inférieur d'El Kohol (Sud-Oranais, Algérie). *Ann. Paléont.*, 70, (4), p. 275-294.
- CROCHET J. Y. et SIGÉ B. (1983). — Les Mammifères montiens de Hainin (Paléocène moyen de Belgique). Part III : Marsupiaux. *Palaeovertebra*, 13, (3), p. 51-64.
- DUTUIT J. M. (1977 a). — *Paleorhinus magnoculus*, Phytosaure du Trias supérieur de l'Atlas marocain. *Géol. méditerran.*, 4, (3), p. 255-268.
- DUTUIT J. M. (1977 b). — Description du crâne de *Angistorhinus talanti* n. sp. un nouveau Phytosaure du Trias atlasique marocain. *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 489, Sc. Terre 66, p. 297-337.
- DUTUIT J. M. (1980). — Principaux caractères d'un genre de Dicynodonte du Trias marocain. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, D, 290, p. 655-658.
- ENAY R. (1972). — Paléobiogéographie des ammonites du Jurassique terminal (Tithonique/Volgien/Portlandien s.l.) et mobilité continentale. *Géobios*, 5, (4), p. 355-407.
- ENGESSER B. (1933). — Die jungtertiären Kleinsäuger des Gebietes der Maremma. I. Teil : Gliridae. *Eclogae geol. Helv.*, 76, (3), p. 763-780.
- GABOUNIA L. K., SHEVYREVA N. S. et GABOUNIA V. (1984). — Un marsupial de l'Oligocène inférieur d'Union soviétique. *C. R. Acad. Sc.*, Géorgie, 115, (2), p. 546-549 (en Russe).
- GALTON P. M. (1977). — Upper Jurassic Ornithopod Dinosaur *Dryosaurus* and a Laurasia-Gondwanaland connection. In R. M. WEST (ed.) : *Paleontology and Plate tectonics. Milwaukee Public Mus. sp. publ. Biol.*, 2, p. 41-54.
- GALTON P. M. et TAQUET P. (1982). — *Valdosaurus*, a Hysilophodontid Dinosaur from the lower Cretaceous of Europe and Africa. *Géobios*, 15, (2), p. 145-159.
- GERAADS D. (1982). — Paléobiogéographie de l'Afrique du Nord depuis le Miocène terminal, d'après les grands Mammifères. In E. BUFFETAUT, P. JANVIER, J. C. RAGE et P. TASSY (éds.) : *Phylogénie et Paléobiogéographie*. Livre en l'honneur de R. Hoffstetter. *Géobios*, mém. spécial 6, p. 473-481.
- HUGUENEY M. et ADROVER R. (1982). — Le peuplement des Baléares (Espagne) au Paléogène. In E. BUFFETAUT, P. JANVIER, J. C. RAGE et P. TASSY (éds.) : *Phylogénie et Paléobiogéographie*. Livre jubilaire en l'honneur de R. Hoffstetter. *Géobios*, mém. spécial 6, p. 439-449.
- HÜRZELER J. (1933). — Un alcélapiné aberrant (Bovidé, Mammalia) des « lignites de Grosseto » en Toscane. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, II, 296, p. 497-503.
- INGAVAT R. et JANVIER P. (1981). — *Cyclotosaurus* cf. *posthumus* FRAAS (Capitosauroidea, Stereospondyli) from the Huai Hin Lat Formation (Upper Triassic), Northeastern Thailand. *Géobios*, 14, (6), p. 711-725.
- JAEGER J. J., LOPEZ MARTINEZ N., MICHAUX J. et THALER L. (1977). — Les faunes de micromammifères du Néogène supérieur de la Méditerranée occidentale. Biochronologie, corrélations avec les formations marines et échanges intercontinentaux. *Bull. Soc. géol. France*, t. XIX, n° 3, p. 501-506.
- JAEGER J. J. et MARTIN M. (1984). — African Marsupials : vicariance or dispersion ? *Nature*, 312, p. 379.
- MAHBOUBI M., AMEUR R., CROCHET J. Y. et JAEGER J. J. (1983). — Première découverte d'un Marsupial en Afrique. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, II, 297, p. 691-694.
- MAHBOUBI M., AMEUR R., CROCHET J. Y. et JAEGER J. J. (1984). — Implications paléobiogéographiques de la découverte d'une nouvelle localité éocène à Vertébrés continentaux en Afrique nord-occidentale : El Kohol (Sud-Oranais, Algérie). *Géobios*, 17, (5), p. 626-629.
- MARTIN M. (1981 a). — Les Dipneustes mésozoïques malgaches, leurs affinités et leur intérêt paléobiogéographique. *Bull. Soc. géol. France*, t. XXIII, n° 6, p. 579-585.
- MARTIN M. (1981 b). — Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, B, 69, p. 1-29.
- MARTIN M. (1982 a). — Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des Dipneustes postpaléozoïques, conséquences stratigraphiques et paléobiogéographiques. In E. BUFFETAUT, P. JANVIER, J. C. RAGE et P. TASSY (éds.) : *Phylogénie et*

- Paléobiogéographie. Livre jubilaire en l'honneur de R. Hoffstetter. *Géobios*, mém. spécial 6, p. 53-64.
- MARTIN M. (1932 b). — Les Actinoptérygiens (Perleidiformes et Redfieldiiformes) du Trias supérieur continental du couloir d'Argana (Atlas occidental, Maroc). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 162, (3), p. 352-372.
- MARTIN M. et INGAVAT R. (1982). — First record of an upper Triassic Ceratodontid (Dipnoi, Ceratodontiformes) in Thailand and its paleogeographical significance. *Géobios*, 15, (1), p. 111-114.
- MAZIN J. M. et MARTIN M. (1984). — Marines reptiles and fishes as a test for the paleobiogeography of the lower and middle Triassic. 3d Symp. Mesozoic Terrest. Ecosystems, Short papers, Tübingen 1984, p. 141-144.
- MOURER-CHAUVIRÉ C. (1981). — Première indication de la présence de Phorusracidae, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire européen : *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France. *Géobios*, 14, (5), p. 637-647.
- RAGE J. C. (1978). — Une connexion continentale entre Amérique du Nord et Amérique du Sud au Crétacé supérieur ? L'exemple des Vertébrés continentaux. *C. R. somm. Soc. géol. France*, 6, p. 281-285.
- RAGE J. C. (1981). — Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur : migrations des faunes continentales et problèmes paléobiogéographiques. *Cretaceous Res.*, 2, (1), p. 65-84.
- SAHNI A., BHATIA S. B., HARTENBERGER J. L., JAEGER J. L., KUMAR K., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M. (1981). — Vertebrates from the Subathu formation and comments on the biogeography of Indian subcontinent during the early Paleogene. *Bull. Soc. géol. France*, t. XXIII, n° 6, p. 689-695.
- SAHNI A., KUMAR K., HARTENBERGER J. L., JAEGER J. J., RAGE J. C., SUDRE J. et VIANEY-LIAUD M. (1982). — Microvertébrés nouveaux des Trapps du Deccan (Inde). Mise en évidence d'une voie de communication terrestre entre la Laurasia et l'Inde à la limite Crétacé-Tertiaire. *Bull. Soc. géol. France*, t. XXIV, n° 5-6, p. 1093-1099.
- SEN S. (1982). — Biogéographie et biostratigraphie du Néogène continental de la région égéenne. Apport des Rongeurs. In E. BUFFETAUT, P. JANVIER, J. C. RAGE et P. TASSY (éds) : Phylogénie et Paléobiogéographie. Livre jubilaire en l'honneur de R. Hoffstetter. *Géobios*, mém. spécial 6, p. 465-472.
- SEN S. et HEINTZ E. (1979). — *Palaeoamasia kansui* OZANSOY 1966, Embrithopode (Mammalia) de l'Éocène d'Anatolie. *Ann. Paléont. (Vertéb.)*, 65, (1), p. 73-91.
- SIGOGNEAU-RUSSELL D. et SUN A.-L. (1981). — A brief review of Chinese Synapsids. *Géobios*, 14, (2), p. 275-279.
- STORCH G. (1981). — *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der « Grube Messel » bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra). *Senck. Lethaea*, 61, (3/6), p. 247-289.
- SUES H. D. et TAQUET P. (1979). — A pachycephalosaurid dinosaur from Madagascar and a Laurasia-Gondwanaland connection in the Cretaceous. *Nature*, 279, p. 633-635.
- THOMAS H. (1934). — Les origines africaines des Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) miocènes des Lignites de Grosseto (Toscane, Italie). *Bull. Mus. nation. Hist. nat.*, 6, (C) 1, p. 81-101.
- THOMAS H., BERNOR R. et JAEGER J. J. (1982). — Origines du peuplement mammalien en Afrique du Nord durant le Miocène terminal. *Géobios*, 15, (3), p. 283-297.

Observation et réponse

M. R. ENAY : J'ai été très intéressé par la communication qu'a présenté M. Martin et je voudrais intervenir sur la question des voies d'échanges épisodiques. Mais auparavant j'ai été heureux d'apprendre de M. Taquet la création d'un nouveau genre pour un de ces dinosaures jurassiques dont la répartition posait problème en regard de celle des faunes marines. Si des formes ancestrales communes sont nécessaires le problème est seulement déplacé dans le temps, peut-être à une époque où les communications étaient possibles.

Sur la question des voies de passage épisodiques, M. Martin a insisté avec raison sur le caractère « grossier » de nos reconstitutions qui ne permettent pas de rendre compte de migrations ou d'échanges fauniques pour lesquels existent des arguments biogéographiques et phylétiques. Si cet aspect n'a pas été évoqué dans la présentation des ammonites jurassiques (parce que limitée au cadre téthysien) le problème est posé dans des termes identiques. Alors que l'ouverture au sens géophysique de l'Atlantique central, mettant en communication la Téthys et l'Atlantique, n'est acquise qu'à partir du Callovien, dès le Lias il existe des arguments en faveur d'apports fauniques téthysiens au Mexique et jusque dans les Andes chilo-argentines. En milieu marin, il nous faut admettre également des voies de pas-

sage épisodiques, antérieures aux ouvertures océaniques, sous la forme de bras de mer sur fond cratonique (en distension), ouverts de façon intermittente.

LES AUTEURS : Nous avons nous-même été heureux de l'intervention de M. Taquet. Pour les fossiles concernés, le problème semble donc maintenant réglé. L'attribution à un même genre de ces fossiles du Jurassique européen et malgache nous paraissait d'ailleurs reposer sur des bases douteuses ; c'est pour cela que nous n'avons pas abordé la question de ces dinosaures.

La seconde partie de l'intervention de M. Enay nous permet de constater, et ce n'est pas une surprise, que le « paléobiogéographe » qui étudie le domaine marin se heurte aux mêmes problèmes que celui qui étudie le domaine continental. Nous pouvons démontrer l'existence de ces échanges épisodiques mais il est très difficile, et même parfois impossible, de situer avec précision et surtout de reconstituer la voie de passage (voir, dans notre cas, le problème non résolu des échanges entre Laurasia et Afrique au Paléogène ; l'emplacement de la, ou les, communications reste inconnu). L'impossible reconstitution des contours de ces connexions explique d'ailleurs l'absence de cartes dans notre article, absence qui pourrait surprendre.