

La micropaléontologie : son caractère et ses tendances actuelles

Autor(en): **Brönnimann, Paul**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Archives des sciences [1948-1980]**

Band (Jahr): **18 (1965)**

Heft 2

PDF erstellt am: **12.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-739197>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

LA MICROPALÉONTOLOGIE, SON CARACTÈRE ET SES TENDANCES ACTUELLES *

PAR

Paul BRÖNNIMANN

I

Une leçon inaugurale n'a pas seulement pour but de préciser certains aspects d'une science dans lesquels le nouveau professeur est particulièrement spécialisé, mais aussi, de présenter son futur programme de recherches, qui dépend évidemment du cadre régional environnant. Genève et ses alentours offrent des perspectives favorables et prometteuses pour des recherches paléontologiques et stratigraphiques. Tout d'abord, Genève jouit d'une position géologique particulièrement privilégiée, entre le Jura et les Alpes. De plus, il est remarquable de constater la proximité de notre ville et des localités-types ou régions-types, où furent définies la plupart des étages classiques post-paléozoïques. Enfin, Genève bénéficie de collections paléontologiques uniques déposées au Musée d'Histoire naturelle. Je mentionnerai la collection Lamarck ainsi que les nombreuses collections de Céphalopodes, d'Echinodermes, de Coelentérés et de Spongiaires, qui proviennent en majeure partie de la région jurassienne, et dont quelques-unes mériteraient une révision paléontologique.

Si l'on cherche à délimiter la micropaléontologie, on s'aperçoit qu'elle n'a pas de frontières bien tracées, et qu'elle ne dispose pas de méthodes de recherches spéciales: en conséquence, on se doit de ne pas séparer celle-ci, de la paléontologie. De nos jours, la micropaléontologie est certainement la branche la plus travaillée de la paléontologie, à voir le nombre des chercheurs et des publications. En effet, son influence est primordiale pour les questions d'évolution, pour les divisions du temps géologique et dans ses applications biostratigraphiques, non seulement à l'échelle du bassin isolé, mais dans le cadre des corrélations intercontinentales. Cependant, tous ces caractères ne suffisent pas à délimiter une science indépendante que serait la micropaléontologie.

A cet égard, il est utile de rappeler que la paléontologie dans laquelle s'insère la micropaléontologie, est intimement liée aux sciences de la terre et à la néontologie.

* Leçon inaugurale présentée le 29 octobre 1964 à l'Institut de Géologie de l'Université de Genève.

Cette remarque introduit une dimension nouvelle que ne connaît pas la néontologie: il s'agit de la notion du temps. Le caractère spécifique de la paléontologie réside d'une part dans l'évolution des organismes au cours d'une période de temps évaluée à deux ou trois billions d'années, et d'autre part, dans l'irréversibilité et la continuité de cette évolution. Le facteur temporel sépare nettement la paléontologie de la néontologie, et, en même temps, place la paléontologie au cœur même du transformisme.

Avant qu'il existât une échelle géochronologique absolue, la paléontologie a suivi une échelle du temps relatif. Celle-ci était basée d'une part, sur le concept d'évolution des organismes, et d'autre part, sur le principe de superposition des couches stratigraphiques. Le Danois Nicolaus STENO a reconnu ce principe de stratigraphie fondamental en 1669 déjà, dans son *Prodrome*. Par contre, l'évolution des organismes ne fut admise qu'au début du XIX^e siècle, à la suite des travaux géologiques et paléontologiques de l'Anglais William SMITH. Ce savant a su mettre en évidence par les fossiles la succession chronologique des couches. William SMITH fit de la paléontologie un instrument de la datation relative des couches sédimentaires. Cependant, l'introduction d'une échelle géochronologique absolue ne date que de 1905, avec la suggestion de RUTHERFORD, que l'accumulation de produits de désintégration dans des minéraux radioactifs pourrait être appliquée à la datation de roches. Depuis lors, un grand nombre d'échantillons de roches ont été datés, et la paléontologie devint une science chronologique quantitative. Cette dernière orientation, en fournissant une échelle de temps absolu, a conduit vers les recherches paléontologiques modernes sur l'évolution des organismes.

Les principales études sur les Foraminifères qui constituent jusqu'à nos jours le groupe le plus important dans le domaine micropaléontologique sont dues à d'éminents naturalistes du XIX^e siècle. Il s'agit avant tout du géologue et paléontologiste Alcide DESSALINES D'ORBIGNY qui a écrit de 1826 à 1857 une série de travaux sur la morphologie, la distribution et la classification de Foraminifères actuels et fossiles. Bien que les descriptions et figures fussent quelque peu stylisées, l'œuvre de cet auteur exerçait une grande influence sur les travaux des paléontologistes contemporains. En 1835, le zoologue DUJARDIN a reconnu la nature unicellulaire des Foraminifères et a précisé leur position systématique. Enfin REUSS, géologue et paléontologiste, proposa en 1862, la première classification moderne des Foraminifères. Elle est fondée sur deux caractères du test, à savoir l'existence de perforations et la microtexture de la paroi. Bien qu'ayant un caractère artificiel, comme toutes les classifications d'ailleurs, celle de REUSS eut une grande influence sur les recherches d'AVERINTSEV (1903), de SOLLAS (1921) et de WOOD (1949), qui considéraient la composition chimique et les qualités optiques de la paroi, comme éléments de base d'une classification naturelle des Foraminifères. A ce point de vue, REUSS doit être considéré comme un précurseur non seulement pour son époque, mais aussi vis-à-vis des paléontologistes du début du XX^e siècle. De plus, il faut mentionner la publication de BRADY, en 1884, donnant une description minutieuse des Foraminifères dragués

par le vaisseau Challenger. Cette étude reste encore actuellement une importante source d'information pour l'analyse morphologique et écologique des Foraminifères tertiaires et actuels. En outre, un éminent géologue et paléontologiste du XIX^e siècle, EHRENBURG, fonda les études paléontologiques des nanofossiles. Ses recherches concernent non seulement les Foraminifères, mais encore, et dans le plus grand détail, tous les autres microorganismes qu'il a rencontrés dans ses échantillons: Coccolithophores, Dinoflagellés, Silicoflagellés, Conodontes, Chitinozoaires, etc. Sa *Mikrogeologie*, véritable chef-d'œuvre, publié en 1854, constitue un précieux document en connaissances micropaléontologiques. Enfin, l'on se doit de mentionner le Genevois Edouard CLAPARÈDE dont la compétence faisait autorité en matière de protistologie, au milieu du XIX^e siècle. La valeur scientifique de ses travaux, publiés de 1858 à 1861 en collaboration avec Johannes LACHMANN, réside avant tout dans l'inventaire faunistique et dans la taxonomie des Infusoires et des Rhizopodes actuels. Cette dernière recherche constitue la base de la systématique moderne des Tintinnines fossiles.

Je pourrais encore citer d'autres chercheurs, mais il me semble que ceux dont je viens de parler sont vraiment les promoteurs de la micropaléontologie. Leurs recherches furent exécutées avec des instruments optiques assez primitifs. Elles ont cependant conservé une extraordinaire fraîcheur d'observation et de critique. En effet, en plus de descriptions classiques et traditionnelles des microfossiles, ces auteurs nous ont légué les principales idées sur la systématique des microfossiles et sur la micropaléontologie stratigraphique.

II

Il est généralement admis que l'événement le plus marquant de l'histoire moderne de la micropaléontologie survint autour de 1920, lorsqu'elle fut appliquée aux problèmes stratigraphiques posés par l'exploration pétrolière. La recherche du pétrole entraîne en effet la récolte d'un nombre prodigieux d'échantillons de roches en général bien localisées tant stratigraphiquement que géographiquement. L'examen des microorganismes contenus dans ces échantillons permit d'abord un approfondissement de nos connaissances morphologiques et taxonomiques des divers microfossiles. En plus, elle apporta une foule de renseignements sur leur distribution stratigraphique et géographique ainsi que sur leur signification écologique. Les Foraminifères jouent un rôle primordial dans ces domaines de recherches suscitées par l'exploration pétrolière. Toutefois, d'autres groupes de microfossiles ont acquis aujourd'hui une place importante dans la pratique. Ce sont les nanofossiles calcaires et les nanofossiles non-calcaires. L'étude de ces derniers est du ressort de la palynologie. Cette discipline de la micropaléontologie n'aurait jamais progressé aussi rapidement si elle n'avait été soutenue par l'exploration pétrolière qui a clairement reconnu sa valeur en biostratigraphie. Mais il me paraît erroné de vouloir prétendre,

comme le fait GLAESSNER dans une note de 1958, que l'évolution des idées en paléontologie est due à l'influence de l'exploration pétrolière. En effet, à part la palynologie, la méthode morphogénétique et le concept de microfaciès proviennent du domaine de la recherche paléontologique pure. Ce n'est qu'après leur découverte que suivirent les applications dans la pratique où elles connurent un succès considérable.

En dépit de l'influence incontestable exercée par l'exploration pétrolière, il me semble que les idées fondamentales en paléontologie et, par là-même en micropaléontologie, résultent essentiellement du travail de générations de chercheurs indépendants.

III

Avant de traiter des tendances actuelles de la micropaléontologie, j'aimerais souligner les relations qui devraient unir la paléontologie à la géologie stratigraphique et sédimentologique. La paléontologie, en tant que science historique, est étroitement liée à la géologie stratigraphique. En conséquence, toute interprétation paléontologique, que ce soit une description morphologique ou une analyse phylogénétique ou paléoécologique, doit s'accompagner de l'étude des couches dans lesquelles se trouve le fossile et de la gangue qui l'enveloppe. Elle doit tenir compte du milieu stratigraphique et, tout particulièrement, des variations latérales de faciès et des discordances. Ces conclusions prennent toute leur importance, lorsque les microfossiles se comportent comme les particules minérales du sédiment. A cet égard, j'aimerais rappeler que le phénomène si répandu du remaniement n'a pu être complètement expliqué sédimentologiquement et stratigraphiquement, qu'à la lueur des observations micropaléontologiques.

Les travaux relatifs aux Foraminifères sont peut-être ceux qui expriment le mieux les tendances actuelles de la micropaléontologie. Je me bornerai donc à parler des Foraminifères fossiles qui, depuis les publications de D'ORBIGNY, forment le centre des activités en micropaléontologie.

Un coup d'œil sur la bibliographie récente permet de se rendre compte que la plupart des études sur les Foraminifères fossiles consistent en analyses faunistiques. Ce fait est très compréhensible si l'on se rappelle que l'examen systématique des Foraminifères ne date que d'une centaine d'années environ. Il est juste d'admettre que nos connaissances des faunes actuelles ou de celles de certaines périodes géologiques, sont déjà assez complètes. Mais il faut bien se rendre compte, cependant, que nous ne sommes qu'au début de cet immense travail fondamental qui consiste à inventorier les faunes fossiles.

L'accroissement continu de l'inventaire faunistique a eu pour résultat immédiat d'augmenter démesurément le nombre des taxa. Ces nouveaux taxa ont été proposés dans des langues diverses et dans des publications parfois difficiles à retrouver. De plus, leurs auteurs ont travaillé, la plupart du temps, sur un domaine bien limité,

dans un cadre régional, de sorte qu'il est devenu presque impossible d'acquérir la certitude de posséder toute la bibliographie relative à un problème particulier. Un tel état de chose a conduit la micropaléontologie moderne à une impasse. Ceci est nettement démontré par les chiffres publiés récemment par LOEBLICH et TAPPAN (1964). Dans les deux volumes du *Treatise on Invertebrate Paleontology* consacrés aux Thécamoebiens et aux Foraminifères (LOEBLICH et TAPPAN *et al.*, 1964), 2461 noms génériques sont mentionnés seulement pour les Foraminifères. Environ 1200 de ces noms sont considérés par ces auteurs comme valides. Par conséquent, environ 52% des noms génériques de Foraminifères sont placés en synonymie. De 1948 jusqu'à 1964, 841 genres ont été proposés. Même si l'on admet que ce chiffre inclut également les synonymes, on constate que plus de 30% des noms génériques ont été introduits dans ce laps de temps de quinze ans.

IV

Après avoir abordé les aspects négatifs mais combien déterminants du développement de la paléontologie des Foraminifères, je me propose d'examiner l'analyse faunistique sur deux plans qui ont fortement progressé ces dernières années, et qui sont appelés à devenir très prometteurs.

Tout d'abord, il s'agit de la distribution stratigraphique des Foraminifères. Du Cambrien à nos jours, ils connurent deux phases intenses de développement. La première phase restreinte au Paléozoïque, s'étend du Carbonifère au Permien. Elle est caractérisée par les Fusulines, grands Foraminifères à spirothèque calcaire complexe et à enroulement en général planispiralé à l'exception des stades ontogénétiques jeunes chez quelques genres primitifs et chez quelques formes aberrantes. La deuxième phase débute au Jurassique et n'est pas encore terminée. Elle est dominée par le développement extraordinaire des Rotalidea, Foraminifères à paroi calcaire, hyaline, radiaire et perforée. Les Foraminifères qui vivaient avant et dans l'intervalle de ces deux phases sont peu connus, à l'exception peut-être des formes dévoniennes. Celles-ci ont été particulièrement bien décrites par les micropaléontologistes russes. Les faunes du Silurien et d'une partie du Dévonien sont essentiellement représentées par des espèces de la superfamille des Astrorhizidea qui comprennent les plus primitifs des Foraminifères fossiles. Même si l'on admet que notre inventaire faunistique s'est augmenté pour la période paléozoïque, on doit convenir qu'aucune découverte spectaculaire n'a surgi durant ces dernières années.

Toutefois, la situation est toute différente en ce qui concerne les Foraminifères du Trias. Cette période est réputée pour ses grandes lacunes qu'elle présente dans nos connaissances sur l'évolution de la vie. Les Foraminifères triasiques gardent des affinités paléozoïques, mais ils offrent une plus grande complexité de structure que les Astrorhizidea. Ils se rattachent aux superfamilles des Nodosariidea, des Lituolidea et des Spirillinidea. Jusqu'à présent, on admet que, durant la période triasique, la

superfamille des Rotalidea n'avait fourni que de rares espèces de la famille des Discorbidae. De plus, OBERHAUSER (1960) a attribué aux Globigérines des formes triasiques polythalamés à chambres globulaires et à paroi calcaire, hyaline et radiaire provenant des couches ladinienues de St. Cassian, Autriche. Cette interprétation, cependant, doit être reprise du point de vue morphologique. Peut-être pourra-t-on alors rattacher ces formes aux Discorbidae, famille de Foraminifères benthiques. La récente découverte de six nouveaux genres rotaliformes dans les marnes du Ladinien, Carnien, Norien et Rhétien, des Alpes calcaires d'Autriche, a changé radicalement nos conceptions sur la distribution et l'évolution des Foraminifères au Trias. Ces genres sont provisoirement rattachés aux Discorbinae et aux Anomalinae. Il résulte de ces découvertes que la rareté des représentants des Rotalidea durant la période triasique n'est qu'apparente. Des recherches futures combleront notre ignorance actuelle. Elles permettront sans doute d'élargir l'inventaire faunistique des Rotalidea. En même temps, elles nous feront mieux connaître leur distribution stratigraphique, ce qui amènera de nouvelles conceptions sur leurs lignes évolutives. En effet, la complexité morphologique rencontrée chez les Rotalidea du Trias indique plutôt la fin d'une série évolutive que son début.

Le deuxième domaine qui a fait l'objet de grands progrès lors de ces dernières années, comprend tout un groupe écologique: celui des Foraminifères planctiques et des nanofossiles calcaires.

Le biostratigraphe qui se propose de subdiviser et de corréliser les sédiments des géosynclinaux, le fait beaucoup mieux aujourd'hui qu'il ne le pouvait hier, grâce aux connaissances approfondies des Foraminifères planctiques. Ajoutons-leur les Tinninines, les Coccolithophores et quelques groupes incertae sedis, tels que les Nannocidés et les Discoastéridés. Toutefois, les études de la morphologie et de l'extension stratigraphique des formes planctiques n'en sont qu'à leur début. Le caractère biostratigraphique remarquable des groupes planctiques mentionnés consiste en une distribution géographique étendue et une extension stratigraphique réduite. Ces formes possèdent en effet un taux d'évolution relativement élevé. De plus, elles sont de dimensions microscopiques et pullulent même dans un petit échantillon. Pour le micropaléontologiste, ces micro- et nanofossiles acquièrent ainsi une valeur de repère et de corrélation bien supérieure à celle de la plupart des Foraminifères benthiques.

V

Il est peu d'analyses faunistiques de Foraminifères qui ne conduisent à des considérations taxonomiques. Celles-ci, généralement, demeurent sur le plan des subdivisions inférieures et s'élèvent rarement aux grands principes de classification. Les Foraminifères évoluent rapidement au cours du temps géologique et constituent un groupe d'organismes morphologiquement très variable. Par conséquent, les différentes classifications, depuis celle de D'ORBIGNY (1826) jusqu'à celle de POKORNY

(1958), en passant par CUSHMANN (1948), GLAESSNER (1945) et SIGAL (1952), aboutissent à créer des unités taxonomiques qui sont polyphylétiques à l'échelle supérieure. Ces auteurs ont tous adopté un ou plusieurs éléments morphologiques comme critères taxonomiques au-dessus du genre. Ainsi D'ORBIGNY basait sa classification sur la forme extérieure du test. D'autres auteurs choisissaient, par contre, une combinaison de caractères tels que la subdivision du test, sa morphologie générale et la nature de sa paroi.

Comparons les principaux types de classification moderne. Les différences qui les séparent sont dues au nombre d'éléments morphologiques utilisés, et à la priorité respective de ces éléments lorsqu'on les introduit dans la classification. Ainsi, les définitions des superfamilles sont fondées avant tout sur la composition de la paroi, dans la classification de GLAESSNER, alors que dans la classification de SIGAL, la subdivision du test en loges est considérée comme caractère primordial. Ce dernier auteur estime que la nature de la paroi n'est qu'un critère de troisième importance et vient après la morphologie du test. L'hétérogénéité des classifications est donc plus apparente que réelle, bien que toutes soient loin d'être naturelles. En effet, GLAESSNER et WADE (1959) préconisent de ne pas seulement tenir compte des caractères extérieurs du test mais aussi des éléments internes. Il faut également prendre en considération les stades évolutifs ontogénétiques et la phylogenèse basée sur des données stratigraphiques.

Parmi les études récentes consacrées aux problèmes de systématique, il convient de mentionner le travail de REISS (1963) sur la reclassification des Foraminifères perforés. Cette contribution me semble déterminante. Car, à l'encontre des classifications conventionnelles, elle tient compte de tous les caractères observables du test, internes et externes, ainsi que des données ontogénétiques et phylogénétiques. Pour REISS, les Foraminifères perforés peuvent se diviser en deux grands groupes morphologiquement assez différents. Le premier comprend les Foraminifères perforés, non-lamellaires. Leur type de perforation diffère de celui des Foraminifères du deuxième groupe appelé les lamellaires. Les perforations des non-lamellaires n'existent pas toujours et, lorsqu'elles sont présentes, elles n'apparaissent que dans les stades ontogénétiques juvéniles. D'ailleurs, le test des Foraminifères non-lamellaires se forme par adjonctions successives d'une chambre à la face septale précédente. Le deuxième groupe, avons-nous vu, réunit les Foraminifères perforés lamellaires. Ils possèdent des pores non seulement dans les stades ontogénétiques juvéniles mais dans tous les stades ontogénétiques. En outre, lors du développement du test, non seulement la nouvelle chambre se forme contre la face septale précédente, mais le test se recouvre à chaque « instar » entièrement d'une mince pellicule calcaire. Ainsi, une coupe traversant la paroi d'un Foraminifère de ce dernier type offre un aspect lamellaire. Ces deux grands groupes diffèrent encore par la nature de la paroi. Les Foraminifères perforés non-lamellaires possèdent une paroi de calcite cryptogranulaire ou microgranulaire à l'apparence porcelanée, accompagnée parfois de

matière exogène. Par contre, les Foraminifères perforés lamellaires sécrètent une paroi plus ou moins hyaline, constituée de calcaire granulaire ou radiaire, ou formée d'aragonite radiaire. Dans l'un et l'autre groupe, une fine pellicule de tectine tapisse les faces intérieures des parois. REISS, après avoir décrit ces deux grands groupes, définit cinq superfamilles de Foraminifères perforés lamellaires: les *Nodosariidea*, les *Buliminidea*, les *Monolamellidea*, les *Bilamellidea* et les *Rotalidea*. Cette classification est basée sur les onze éléments suivants: morphologie du test, structure de la paroi, loges et logettes, ouvertures et pores, projections de l'ouverture et « labial apertures », éléments accessoires de l'ouverture: « apertural teeth », « tooth plates », « septal flaps », système de canaux, infundibulum et tectum, ombilic et pseudombilic, murus reflectus et forme et disposition de loges.

Les superfamilles ainsi définies sont toujours polyphylétiques. Apparemment, elles n'ont pas de relations entre elles et offrent une plus grande homogénéité que les superfamilles des classifications précédentes. Les conceptions taxonomiques de REISS, sur lesquelles il appuie sa classification, reflètent une orientation moderne de la systématique non seulement dans les Foraminifères fossiles, mais également dans plusieurs autres groupes de microfossiles unicellulaires.

VI

Un autre domaine où la micropaléontologie connaît actuellement une grande activité, concerne l'étude des divisions du temps géologique, c'est-à-dire la notion d'étage. Au même titre que les Céphalopodes et les Pélécy-podes l'ont été pour la plupart des étages du Paléozoïque au Cénozoïque, les microfossiles planctiques deviendront sans doute les marqueurs principaux des périodes crétacées et tertiaires. Ainsi, toujours associés aux macrofossiles classiques, les *Nannoconidés* et les *Tintinnines* serviront à définir les étages du Crétacé inférieur. Les Foraminifères planctiques, en association avec les *Coccolithophoridés* et les *Discoastéridés*, sont devenus essentiels pour subdiviser le Crétacé supérieur et le Tertiaire. Ces quelques remarques peuvent paraître audacieuses. Elles sont au cœur même des préoccupations actuelles des biostratigraphes et des spécialistes en microfossiles planctiques.

Le temps géologique a été divisé en une série d'étages qui sont reconnus sur le plan international. Chacun d'eux est défini par un stratotype particulier et par l'association faunistique qu'on y rencontre. Comme on ne tient pas compte du faciès, le seul élément géochronologique décisif du stratotype est la faune. Théoriquement, la somme des étages du Cambrien à la fin du Tertiaire, devrait comprendre la durée totale du temps de cet intervalle géologique. Or, ceci n'est pas juste. L'étage ainsi conçu n'est pas l'image complète du temps géologique qu'il devrait représenter. Les stratotypes du système tertiaire, en particulier, ont été choisis dans des régions épicontinentales ou dans des bassins, comme celui de Paris, complètement séparés de la théthys méditerranéenne. Les stratotypes du Paléogène se situent dans

des bassins isolés épicontinentaux de la bioprovince boréale et atlantique. Ceux du Néogène sont dans la bioprovince méditerranéenne. Par conséquent, bien des étages tertiaires sont établis sur des faunes endémiques et n'ont qu'une valeur locale. En outre, un stratotype à caractère épicontinental est nécessairement affecté de lacunes stratigraphiques et ne représente peut-être qu'une infime partie du temps géologique. Ces deux assertions nous contraignent à n'appliquer la notion d'étage, au moins dans le Tertiaire, que dans le bassin où le stratotype a été défini, mais nulle part ailleurs, sauf avec la plus grande prudence. Par exemple, il devient absurde de vouloir transposer en Afrique du Nord l'étage Helvétien caractérisé par les macrofossiles de son stratotype, choisi aux environs de Berne, dont quelques-uns sont endémiques et d'autres n'ont pas de signification stratigraphique. Il est bon de se remémorer ces notions pour ne pas utiliser l'étage trop à la légère, hors de son stratotype.

Comme je l'ai brièvement démontré, notre système d'étages est insuffisant, si l'on conserve les théories traditionnelles. Son perfectionnement pose des problèmes délicats, souvent compliqués par des sentiments nationaux ! On traite actuellement de ces questions, lors des congrès stratigraphiques, et il me semble que la micropaléontologie est appelée à y jouer un rôle prépondérant. Aujourd'hui, en effet, on recherche de plus en plus à définir le stratotype par sa microfaune en liaison avec sa macrofaune. C'est là où les Foraminifères et les nanofossiles planctiques prennent toute leur importance.

Il serait présomptueux d'introduire dans les bassins épicontinentaux européens de nouveaux étages pour compléter les éventuelles lacunes des stratotypes conventionnels ou d'élargir une définition originale d'un étage. Il faut d'abord réviser sérieusement les localités types qui ont servi à définir les étages classiques. Une telle façon de procéder, sans révision précédente, conduirait à compliquer le problème. Ceci surtout si l'on définissait les nouveaux étages avec des microfaunes benthiques liés à un biotope d'eau peu profonde et à une distribution géographique restreinte et, de plus, ne se trouvant que rarement associés à une faune planctique.

La proposition de SENES, en 1958, me paraît particulièrement intéressante, du point de vue micropaléontologique. Cet auteur préconise la création de néo-stratotypes pour établir une nouvelle subdivision du temps géologique, tout en conservant les anciens étages et leurs stratotypes. Les néo-stratotypes ne doivent renfermer aucune lacune stratigraphique et doivent jouir de caractères paléontologiques bien définis. La troisième condition demandée par SENES est malheureusement irréalisable, puisqu'il faudrait que le néo-stratotype fût constitué à la fois de dépôts marins et terrestres. Les deux premières conditions sont remplies dans les bas-fonds des grands bassins où la présence de hiatus sédimentaire est peu probable, et où l'étude de la micro- et de la macrofaune planctique est facilement réalisable, tout au moins pour le Crétacé et le Tertiaire. Une géochronologie ainsi conçue, représenterait le temps géologique écoulé d'une manière beaucoup plus rigoureuse. D'autre part, elle per-

mettrait d'établir des corrélations continentales en milieu très profond. Il me semble que seules les méthodes palynologiques permettront de corréler la géochronologie des néo-stratotypes avec la succession des faunes et flores épicontinentales et terrestres.

Avant de clore cette discussion, j'aimerais mentionner les propositions de CICHA, LOTSCH, KRUTSCH et SENES, qu'ils énoncèrent en 1962, lors du Colloque sur le Paléogène à Bordeaux. D'après ces auteurs, le Tertiaire devrait se subdiviser en une série d'unités géochronologiques, basées sur un système d'indices abstraits correspondant aux stades évolutifs de la faune et de la flore. Les stratotypes et néo-stratotypes, restreints à des provinces de faciès, représenteraient des portions parfois isolées, parfois chevauchantes, s'encartant dans cette échelle géochronologique. Dans une telle théorie, la micropaléontologie, et surtout l'étude des faunes planctiques, prend un caractère déterminant et joue un rôle décisif.

VII

Je terminerai en exposant les relations qui unissent la micropaléontologie aux théories de l'évolution. Ces études, bien que récentes, ont beaucoup d'avenir, tant en stratigraphie que pour faire la synthèse des résultats de la génétique expérimentale et des observations relatives au transformisme paléontologique.

Contrairement à la macropaléontologie, la micropaléontologie dispose généralement d'un grand nombre d'individus sous la forme de populations d'espèces et de sous-espèces. Ce fait suscite des recherches morphologiques à l'aide de méthodes statistiques. Comme dans toute analyse statistique, la précision de la courbe de variation de tel ou tel élément morphologique sera d'autant plus rigoureuse que le nombre d'exemplaires examinés sera plus élevé. Par rapport à un élément morphologique particulier, les courbes de variation d'une série de populations dans une succession stratigraphique, montrent une transformation orthogénétique et graduelle. Cette transformation correspond à l'évolution phylogénétique déterminée d'une population entière, au sens de SIMPSON (1944, 1951). La transformation orthogénétique se développe au cours des temps géologiques, mais elle est aussi observable dans le sens horizontal: au sein d'une même population, coexistent des variétés ancestrales et des variétés progressives. Lors d'une transformation orthogénétique dans le temps géologique, la variété progressive devient petit à petit variété dominante, et la courbe de variation des caractères progresse graduellement dans le sens de la courbe caractéristique de la variété dominante.

Je ne veux pas discuter les questions trop controversées de mutations, dans le domaine de la paléontologie. Il faudrait pouvoir se baser sur des arguments expérimentaux, ce qui est impossible avec du matériel fossile. Je me contenterai de rappeler que les analyses statistiques de séries orthogénétiques ont prouvé avec une forte probabilité que les transformations orthogénétiques provenaient de mutations héréditaires et non de modifications phénotypiques.

BETTENSTAEDT (1958, 1959, 1960, 1962) et GRABERT (1959) ont fait des études statistiques sur les variations de l'ornementation et de la dimension du test dans des séries orthogénétiques de *Cytherelloidea ovata*, Ostracode de l'Hauterivien. Ces auteurs entreprirent le même genre de recherches chez les Foraminifères marins suivants: *Vaginulina procera* ALBERS, du Barrémien, *Conorotalites bartensteini* (BETTENSTAEDT), du Barrémien et de l'Albien inférieur, *Bolivinoidea strigillata* CHAPMAN, du Crétacé supérieur, *Gaudryina dividens* GRABERT, de l'Aptien, *Lenticulina decorata* REUSS, de l'Eocène, *Lagena hauteriviana* BARTENSTEIN et BRAND, de l'Hauterivien, *Marssonella kummi* ZEDLER, du Malm au Barrémien, et *Spiroplectamina dorni* ZEDLER, de l'Hauterivien.

Les études de séries orthogénétiques trans-spécifiques offrent naturellement un intérêt tout particulier, tel que l'évolution orthogénétique de *Bolivinoidea strigillata* qui devient, dans l'intervalle Santonien-Maestrichtien, *Bolivinoidea decorata* et *Bolivinoidea draco*. M^{lle} GRABERT a aussi pu démontrer statistiquement que les caractères du genre *Gaudryina* évoluaient graduellement au genre *Spiroplectinata* représenté par quatre nouvelles espèces: *Spiroplectinata lata* GRABERT, *Spiroplectinata annectens* (PARKER et JONES), *Spiroplectinata complanata* (REUSS) et *Spiroplectinata bettenstaedti* GRABERT. Cette orthogénèse trans-générique a eu lieu au cours de sept millions d'années, de l'Aptien supérieur à l'Albien supérieur. Cette énumération de séries orthogénétiques pourrait se poursuivre avec l'étude des Lépidocyclines, des Miogypsinés, des Globotruncanidae, etc. Malheureusement, l'évolution de ces familles n'a pas été analysée systématiquement du point de vue statistique. BETTENSTAEDT (1962) a mis en évidence six groupes de caractères qui, chez les Foraminifères, subissent une évolution orthogénétique. Ce sont: rapport des loges au test, arrangement des loges, symétrie du test, augmentation de la dimension du test, ornementation du test, et caractères physiologiques.

Il semble que, de ces caractères, celui qui reflète le plus grand potentiel évolutif, soit l'augmentation de la dimension du test. Les autres orthogénèses sont étroitement liées à celle de ce caractère.

En paléontologie, le transformisme est toujours représenté par une orthogénèse, c'est-à-dire par une évolution dans une direction donnée. Cette notion d'orthogénèse est bien fondée et généralement acceptée par les paléontologistes et les néontologistes. Elle entre en contradiction avec les conclusions de la génétique expérimentale, selon laquelle les mutations seraient héréditaires, indéterminées et accidentelles, et pourraient affecter au hasard l'un ou l'autre caractère de l'organisme. D'ailleurs, les mutations actuelles conduisent le plus souvent à des états de non-viabilité ou d'inadaptation. Le phénomène des mutations ne suffit donc pas à expliquer l'orthogénèse. C'est pourquoi quelques paléontologistes ont choisi des lois autonomes, faisant appel à la prédétermination et des postulats basés sur le concept « der inneren Entfaltungskräfte », qui conduisent forcément à l'orthogénèse. D'après les données de la génétique, de telles hypothèses ne sont ni nécessaires, ni probables, pour expliquer le

déterminisme de l'évolution. Les généticiens, par contre, considèrent l'évolution orthogénétique de la paléontologie comme étant le résultat de la sélection naturelle, ayant suivi une même orientation au cours des temps géologiques. C'est la sélection naturelle orientée. Au lieu de sélection naturelle orientée ou « canalisée », suivant l'expression de SIMPSON (1950), on trouve souvent le terme d'orthosélection. BETTENSTAEDT (1962) admet que les séries orthogénétiques en paléontologie sont fonction d'abord de la mutabilité des caractères et ensuite de l'orthosélection. Mais, si l'on considère la mutabilité comme partie intégrante de l'orthosélection, on arrive à la conclusion de SIMPSON (1950) qui dit que l'évolution orthogénétique est égale à l'orthosélection. Suivant les calculs de BETTENSTAEDT (1962), l'orthosélection agit au cours des temps géologiques sur un grand nombre de mutations. Ainsi, cet auteur a pu mettre en évidence qu'un seul allèle de *Gaudryina dividens* GRABERT, en admettant un taux de mutation arbitraire de 0.0001 %, a subi 919 millions de mutations pendant l'Aptien supérieur, c'est-à-dire pendant 1,3 million d'années. Parmi ces innombrables mutations, l'orthosélection canalise les mutations favorables, en écartant les mutations défavorables. Cet exemple démontre ainsi l'énorme importance que prend la micropaléontologie dans la théorie du transformisme, grâce au grand nombre d'individus dont elle dispose.

Pour terminer, il me reste à soulever un problème étroitement lié à celui du transformisme. Je veux parler de l'extinction des espèces et des groupes. On sait que l'évolution de la vie est un phénomène continu mais qui ne s'est pas développé avec la même intensité, au cours des temps géologiques. La vie passe par des périodes favorables et des périodes défavorables. Ces dernières sont généralement assez brèves et nous apparaissent dans les tableaux de distribution stratigraphique comme des coupures profondes. La dernière de celle-ci se place à la limite entre le Crétacé et le Tertiaire. A cette époque s'éteignent entre autres les Ammonoidea et la plupart des Belemnites. Il ne subsistera que quatre ordres du puissant phylum des Reptiles, à savoir les Crocodiliens, les Chéloniens, les Lépidosauriens et les Rhynchocéphales. Pendant cette période défavorable s'éteignent les groupes des Ichthyosauriens, des Plésiosauriens, des Ptérodactylidés, des Saurischiidés et des Ornithischiidés. Parmi les Foraminifères, les formes planctiques sont particulièrement affectées, avec la disparition des Globotruncanidés, des Rugoglobigérines, des Guembelinidés et des Pseudotextularidés.

Le paléontologiste considère ce phénomène de l'extinction comme un cas particulier de l'évolution en général. Et, comme d'après SIMPSON et BETTENSTAEDT, l'orthosélection n'est consécutive ni à des influences externes, ni à des influences internes prises isolément, il ressort qu'elle résulte d'un ensemble de facteurs. L'orthogénèse considérée comme résultat de la mutabilité et de l'orthosélection après de longues périodes géologiques, conduit ARAMBOURG (1950) à conclure que: « les organismes (tendent) à une spécialisation de plus en plus rigoureuse et à une liaison si étroite à leur biotope qu'ils deviennent inadaptables aux modifications éventuelles

de celui-ci. C'est là, certainement, de tous les mécanismes d'extinction envisagés, un de ceux qui paraissent le plus efficient et dont la portée est la plus générale ». La cause déterminante et finale qui conduit une ligne évolutive à l'extinction est, selon ARAMBOURG, la modification du biotope.

Si l'on admet ces hypothèses, il découle que c'est grâce à un changement profond du biotope marin, qu'est due l'extinction des Foraminifères planctiques morphologiquement complexes, à la fin du Maestrichtien. Par contre, les petites Globigérines du Crétacé supérieur, relativement simples morphologiquement, pourront survivre à cette période d'extinction. Elles donneront même naissance aux nombreuses orthogénèses des Globigérines et des Globorotalidés, durant tout le Tertiaire. Les causes du changement du biotope marin au Maestrichtien restent encore aujourd'hui inconnues. Pourrait-on éventuellement expliquer le changement du biotope par un seul agent: la température ? En effet, sous les latitudes médianes de 40° à 50° N de l'Amérique du Nord, la moyenne annuelle des températures a passé, selon DORF (1955) de 21° C à la fin du Maestrichtien à 14° C au début du Tertiaire.

*Institut de Géologie
de l'Université de Genève.*

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C., 1950, Le problème de l'extinction des espèces et des groupes IN Paléontologie et Transformisme. *Sciences d'aujourd'hui*. Collection dir. André George, édition Albin Michel, Paris.,
- AVERINTSEV, S., 1903, Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. *Zeitschr. Wiss. Zool.* Vol. 74, pp. 478-490.
- BETTENSTAEDT, F., 1958, Phylogenetische Beobachtungen in der Mikropaläontologie. *Pal. Zeitschr.*, Vol. 32, pp. 115-140.
- 1959, Art- und Gattungsbildung. Eine Untersuchung an fossilen Foraminiferen. *Natur und Volk*, Vol. 89, pp. 367-379.
- 1960, Die stratigraphische Bedeutung phylogenetischer Reihen in der Mikropaläontologie. *Geol. Rundschau*, Vol. 49, pp. 51-69.
- 1962, Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, Heft 31, pp. 385-460.
- BRADY, H. B., 1884, Report on the foraminifera dredged by H.M.S. Challenger, during the years 1873-1876. *Repts. Scient. Results Voyage H.M.S. Challenger*, Vol. 9 (Zool.), p. 814
- BROTZEN, F., 1963, Evolutionary trends in certain calcareous Foraminifera on the Paleozoic-Mesozoic boundary IN *Evolutionary trends in Foraminifera*, pp. 66-78. Elsevier Publ. Comp.
- CICHA, I., D. LOTSCH, W. KRUTSCH et J. SENES, 1962, Vorläufiger Vorschlag der chronostratigraphischen Gliederung. Colloque Paléogène à Bordeaux, pré-tirage.
- CLAPARÈDE, E. et J. LACHMANN, 1858-61, Etudes sur les infusoires et les rhizopodes. *Mém. Inst. genevois*, t. V et VI. Genève.
- CUSHMAN, J. A., 1948, *Foraminifera, their classification and economic use*. 605 p., 4^e édition. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., U.S.A.
- DEMARCO, G., 1962, Etude critique générale sur la valeur des étages du Paléogène définis dans le Bassin parisien. *Colloque Paléogène à Bordeaux*, pré-tirage.
- DORF, E., 1955, Plants and the Geologic Time Scale IN *Crust of the Earth (a symposium)*. *The Geol. Soc. America*, Spec. Paper 62, pp. 575-592.
- DUJARDIN, F., 1835, Observations sur les rhizopodes et les infusoires. *Acad. Sci. Paris, Comptes Rendus*, Vol. 1, pp. 338-340.

- EHRENBERG, C. G., 1854, *Mikrogeologie*. 374 pp. L. Voss, Leipzig.
- GLAESSNER, M. F., 1945, *Principles of micropaleontology*. p. 296, Melbourne Univ. Press.
- 1958, New Trends in Micropaleontology, and Petroleum Exploration. *Journ. Pal. Soc. India*, Vol. 3, pp. 216-218.
- 1963, Major trends in the evolution of the Foraminifera IN *Evolutionary trends in Foraminifera*, pp. 9-24, Elsevier Publ. Comp.
- et M. WADE, 1959, Revision of the foraminiferal Family Victoriellidae. *Micropal.*, Vol. 5, pp. 193-212.
- GRABERT, B., 1959, Phylogenetische Untersuchungen an Gaudryina und Spiroplectinata (Foram.) besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb. *Abh. senckenberg. naturforsch. Gesell.*, Vol. 498, pp. 1-71.
- HEBERER, G., 1954, *Die Evolution der Organismen*. Stuttgart.
- HILLEBRANDT, A. von, 1964, Zur Entwicklung der planktonischen Foraminiferen im Alttertiär und ihre stratigraphische Bedeutung. *Pal. Zeitschr.*, Vol. 38, pp. 189-206.
- KRISTAN-TOLLMANN, E., 1960, Rotaliidea (Foraminifera) aus der Trias der Ostalpen. *Geol. Bundesanstalt, Wien, Jahrb. Sonderband*, Vol. 5, pp. 47-78.
- 1963, Entwicklungsreihen der Trias-Foraminiferen. *Pal. Zeitschr.*, Vol. 37, pp. 147-154.
- LOEBLICH, A. R., jr. et H. TAPPAN *et al.*, 1964, Sarcodina chiefly « Thecamoebians » and Foraminifera IN *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part C. Protista 2, editor R. C. Moore, The Univ. of Kansas Press.
- et H. TAPPAN, 1964, Foraminiferal Facts, Fallacies, and Frontiers. *Bull. Geol. Soc. America*, Vol. 75, pp. 367-392.
- MCINTYRE, D. B., 1963, Precision and Resolution in Geochronometry IN *The Fabric of Geology*, C. C. Albritton, editor, Addison-Wesley Publ. Comp., Reading, Mass., U.S.A.
- OBERHAUSER, R., 1960, Foraminiferen und Mikrofossilien « incertae sedis » der ladinischen und karnischen Stufe der Trias aus den Ostalpen und aus Persien. *Geol. Bundesanstalt, Wien, Jahrb. Sonderband*, Vol. 5, pp. 5-46.
- ORBIGNY, A. D. D', 1826, Tableau méthodique de la classe des céphalopodes. *Ann. Sci. Nat.*, Vol. 7, pp. 245-314.
- POKORNY, V., 1958, *Grundzüge der zoologischen Mikropaläontologie*. Berlin, V.E.B. Deutsch. Verlag der Wissenschaften.
- REISS, Z., 1963, Reclassification of perforate Foraminifera. *Geol. Survey of Israel, Bull. No. 35*, 128 pp.
- REUSS, A. E., 1862, Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen. *K. Akad. Wiss., Wien, math.-naturwiss. Cl., Sitzungsber.*, Vol. 44 (1861), pp. 355-396.
- SCHINDEWOLF, O. H., 1950, *Der Zeitfaktor in Geologie und Paläontologie*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 114 pp.
- SENES, J., 1958, Kritische Bemerkungen zu den Stratotypen des Oligozäns und Miozäns und zur Frage der Neostatotypen. *Geol. sbornik SAV*, r. IX, c.1.
- SIGAL, J., 1952, Ordre des Foraminifera IN Piveteau, J., *Traité de Paléontologie*, Vol. 1. Masson et Cie., Paris.
- 1963, Foraminifères du Trias. Essai sur l'état actuel des connaissances. *Mém. B.R.G.M.*, No. 15, pp. 543-551.
- SIMPSON, G. G., 1944, *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia Univ. Press, New York (Trad. allemande 1951, Göttingen).
- 1950, L'orthogenèse et la théorie synthétique de l'évolution IN *Paléontologie et Transformisme. Sciences d'aujourd'hui*. Collection dir. par André George, éditions Albin Michel, Paris.
- SLOSS, L. L., 1950, Rates of Evolution. *J. Paleont.*, Vol. 24, pp. 131-139.
- SOLLAS, W. J., 1921, On *Saccamina carteri* Brady, and the minute structure of the foraminiferal shell. *Quart. Jour., Geol. Soc. London*, Vol. 77, pt. 3. pp. 193-212.
- TOLMACHOFF, J. P., 1928, Extinction and extermination. *Bull. Geol. Soc. America*, Vol. 39, pp. 1131-1148.
- WOOD, A., 1949, The structure of the wall of the test in foraminifera; its value in classification. *Quart. Journ., Geol. Soc. London*, Vol. 104, pt. 2.