

Les nannoconidés, indicateurs environnementaux des océans et mers épicontinentales du Jurassique terminal et du Crétacé inférieur

Nannoconus
Micrite
Crétacé inférieur
Paléoenvironnement
Téthys

Nannoconus
Micrite
Early Cretaceous
Paleoenvironment
Tethys

Georges BUSSON et Denise NOËL

Laboratoire de Géologie, Muséum National d'Histoire Naturelle (CNRS, SDI 0189), 43 rue de Buffon, 75005 Paris.

Reçu le 19/11/90, révisé le 9/04/91, accepté le 16/04/91.

RÉSUMÉ

Les nannoconidés sont des micro-organismes (quelques dizaines de microns) marins, à test calcaire, cosmopolites et non pas seulement téthysiens comme on l'a cru longtemps à tort. Leur rôle lithogénétique a été primordial dans la construction des calcaires fins, pélagiques, du Jurassique terminal et du Crétacé inférieur ; que ces calcaires se présentent en masses homogènes ou en bancs réglés, séparés ou non par des couches marneuses. Leur affiliation biologique et, par voie de conséquence, leur mode de vie, sont des éléments fort mal connus et que nous tenterons ici d'approfondir, car ils sont indispensables pour essayer de mieux comprendre tout à la fois la genèse de ces calcaires et leur distribution dans le temps et dans l'espace. Il nous paraît exclu de continuer à considérer les nannoconidés comme des coccolithophoridées. Par contre, un rapprochement avec les dinoflagellés calcaires nous semble être une hypothèse vraisemblable et elle permet d'expliquer les particularités environnementales des accumulations de nannoconidés.

Deux facteurs du milieu ont été de première importance : 1) l'absence d'argile a été déterminante. En effet, de nombreux exemples montrent qu'à cette époque les nannoconidés -contrairement aux coccolithophoridées- ont proliféré dans les «mers propres», à faible charge argileuse. Les premiers ont ainsi formé l'essentiel des calcaires micritiques ; les seconds ont largement participé à la fraction carbonatée des marnes. Des eaux peu chargées en argile impliquent des apports en nutriments continentaux faibles et une relative stabilité de la colonne d'eau. Or, à titre de comparaison, les dinoflagellés actuels sont connus pour leur aptitude à se multiplier dans des eaux plutôt pauvres en nutriments et pour développer des floraisons lorsque le milieu marin est peu agité ; 2) la profondeur des bassins dans lesquels les nannoconidés ont proliféré ne devait pas excéder une valeur limite. Nous en développons deux preuves : a) alors que les nannoconidés sont abondants dans les dépôts épicontinentaux, ils sont rares dans les sédiments océaniques, dont on les a longtemps cru absents, à tort. En ces sites océaniques, même les calcaires sans argile du Crétacé inférieur ne sont pas primordialement constitués de *Nannoconus* mais se présentent comme des craies à coccolithophoridées ; b) en domaine épicontinental, les calcaires à *Nannoconus* semblent, dans beaucoup de bassins, l'apanage d'une frange hémipélagique, disparaissant parfois au coeur de ces bassins, au profit d'accumulations

exclusivement marneuses. Cette limitation par la profondeur s'explique si l'on considère les nannoconidés comme des organismes méroplanctoniques qui, à l'instar de certains dinoflagellés actuels développant des kystes, possédaient, dans leur cycle vital, un stade benthique. L'existence supposée d'un stade benthique permettrait d'expliquer également l'absence ou la grande rareté des nannoconidés dans les sédiments hypoxiques, voire anoxiques de type black shales. De telles conditions anoxiques auraient entravé les potentialités de germination ou de mouvement de remontée des kystes.

Dans les calcaires à *Nannoconus*, les radiolaires sont les uniques représentants du microplancton animal. L'incompatibilité évidente entre les nannoconidés et les autres formes de vie planctonique, coccolithophoridées, foraminifères, ne peut s'expliquer avec vraisemblance par les effets d'une dissolution sélective. Nous pensons qu'elle a eu pour origine des phénomènes d'«empoisonnement» des eaux de surface par les proliférations de nannoconidés, à l'instar d'eaux rouges causées par les dinoflagellés actuels. Ces proliférations de nannoconidés ont également entraîné des perturbations de la vie au fond, peut-être du fait d'une accumulation excessive de ces corpuscules, inhibant ainsi l'installation des organismes benthiques.

Enfin, la différenciation domaine téthysien/domaine boréal n'est peut-être pas exclusivement d'origine climatique. Des différences dans l'alluvionnement, résultant d'arrière-pays profondément dissemblables dans ces deux domaines, pourraient être à l'origine de développements sélectifs de la nannoflore, régissant ainsi un plus ou moins grand développement des faciès calcaires.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 4, 333-356.

ABSTRACT

Nannoconids as paramount environmental recorders of Late Jurassic-Early Cretaceous oceans and epeiric seas

Nannoconids are marine, calcareous organisms which played a paramount, lithogenetic role in the formation of Late Jurassic and Early Cretaceous fine-grained, pelagic limestones. These limestones occur as homogeneous units or as successive, rhythmic beds with or without interbedded marly layers. This paper is based upon: a) our own studies of limestones and limestone-marl alternations which have been sampled both in land sections (South-East of France, Central Italy) and in oceanic cores (DSDP leg 1-40-41); b) data from an extensive literature dealing with these facies; c) data from literature on living Dinoflagellates.

Most Nannoconids are observed as isolated bodies in sediments. Then their biological affiliation is not evident. We no longer consider them to be Coccolithophorids. We propose to compare them with calcareous Dinoflagellates, the life and ecological behaviour of which could allow explanation of the unusual characteristics of accumulations of Nannoconids.

1) Several examples of limestone/marl sediments lead us to confirm that Nannoconids proliferated in marine waters having reduced land derived input: then fine-grained limestones were deposited. These Nannoconids coincided with an inhibition of Coccolithophorids. Nannoconids disappeared when detrital input was high. Coccolithophorids replaced them and their calcareous plates constituted the fine calcareous component of marls.

2) Proliferations of Nannoconids apparently inhibit also the development of planktic foraminifera which are rather rare in many non argillaceous, marine limestones. They developed more commonly and were more diversified -along with Coccolithophorids- when marine waters were richer in clay material and marls were deposited. Benthic foraminifera also are sparse and less diversified in limestone beds than in marls. Besides Nannoconids, planktonic organisms are only represented by Radiolarian faunas in which species diversity follows the lithologic changes from limestones to marls. To explain the compatibilities between flora and fauna, we argue that selective dissolution, that would have dissolved only coccoliths and not the Nannoconids, is not reasonable. We favour a likely poisoning both of the surface marine waters, as happens when some modern Dinoflagellates

develop red tides, and of the deep marine water because *Nannoconus* could have blanketed the sea floor impeding colonization by benthic life.

3) For a long time Nannoconids were thought to be confined to the Tethyan realm. Rather they are cosmopolitan and in no way limited to tropical areas. They are not absent from oceanic, Early Cretaceous deposits but less abundant and scattered in the sediment. Most of the time they are also badly preserved because of only slight lithification. They did not build up massive, extensive, thick deposits as they did in coeval epicontinental areas. Likely because water depth was greater in oceans than in epicontinental basins.

4) In epicontinental environments, *Nannoconus*-rich sediments are located near the continents. It is an unlikely explanation that such localization is solely due to nutrient input which would have been higher near the continents because *Nannoconus* accumulations always coincide with lowest continental alluviation. We show that proliferation of Nannoconids should have been impeded by a great water depth and in some cases by a more or less hypoxic or anoxic environment.

From the literature dealing with modern, marine Dinoflagellates we have learned the following: 1) the formation of cysts, that are able to be fossilized, represents a reproductive system which greatly helps diffusion and migration of species. But such cysts can germinate and re-sow the surface waters only when they have settled in shallow water, in a thermic fluctuation zone, above the thermocline; 2) Dinoflagellates are able to develop in nutrient depleted waters; 3) blooms occur and persist during periods of stability of the water column. This set of data suggest the following interpretation of *Nannoconus*-rich limestones: a) sea waters with low, land derived argillaceous content and low nutrient content were favourable to the growth of Nannoconids; b) their blooms, like the red tides of some modern Dinoflagellates, can explain the exclusion of most of the other living organisms, not only the planktic ones (Coccolithophorids, some Radiolaria, planktic Foraminifera) but also at times the benthic ones; c) we favour the hypothesis that Nannoconids could have been meroplanktonic organisms, as are some modern Dinoflagellates. Below a critical depth, cysts which have been formed by these organisms and settled on the bottom lose any possibility of transport to the surface again and thus to germinate. This hypothesis can also explain their absence in hypoxic or anoxic facies such as black shales; d) the differentiation between tethyan realm and boreal realm is also evoked in the light of possible differences in volumetric detrital influx originating from significantly different hinterlands. Such different alluviations control, in turn, the proliferation of *Nannoconus* and thus the genesis of fine-grained limestones.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 4, 333-356.

INTRODUCTION

Les nannoconidés sont des nannofossiles calcaires fréquents dans de nombreux sédiments pélagiques d'âge principalement Jurassique terminal à Crétacé moyen. Leur abondance dans certaines craies du Crétacé supérieur (Aubry, 1970 ; Mortimore et Fielding, 1989) ou dans des calcaires crayeux du Sénonien (D.N. in El Kholy, 1972) a également été signalée. Il n'en sera pas question dans la présente étude, focalisée sur les calcaires à grain fin d'âge Tithonique à Barrémien. Les *Nannoconus* se rencontrent presque toujours sous la forme de corpuscules isolés et les caractères morphologiques des différents taxons définis pour ces corpuscules ne permettent pas une affiliation biologique évidente (cf. infra). Les incertitudes au sujet de leur biologie vont jusqu'à leurs conditions de vie planctoniques, admises par les auteurs, sans preuves directes.

Or le rôle constructeur de ces organismes microscopiques a été de premier ordre pendant la plus grande partie de la période envisagée, soit pendant environ 35 millions d'années. Bralower *et al.* (1989) viennent ainsi d'affirmer, après bien d'autres, qu'au Jurassique terminal et au Crétacé inférieur, les nannofossiles calcaires ont été les constituants lithogénétiques majeurs des sédiments profonds. En effet, sur d'immenses aires géographiques -sur lesquelles nous reviendrons ci-dessous-, ils semblent quasiment omniprésents. Rappelons ainsi leur abondance dans le Sud-Est de la France, en Autriche, en Italie (Toscane, Marches, Ombrie, etc.), dans la zone ionienne, en Roumanie, en Afrique du Nord, dans les Baléares, dans les Chaînes Bétiques, au Mexique, Cuba, etc. (cf. infra). D'abord sous-estimés dans les forages océaniques, ils apparaissent, à la lumière d'études plus récentes, comme des constituants relativement plus fréquents. Les études à terre ont révélé depuis longtemps qu'ils sont caractéris-

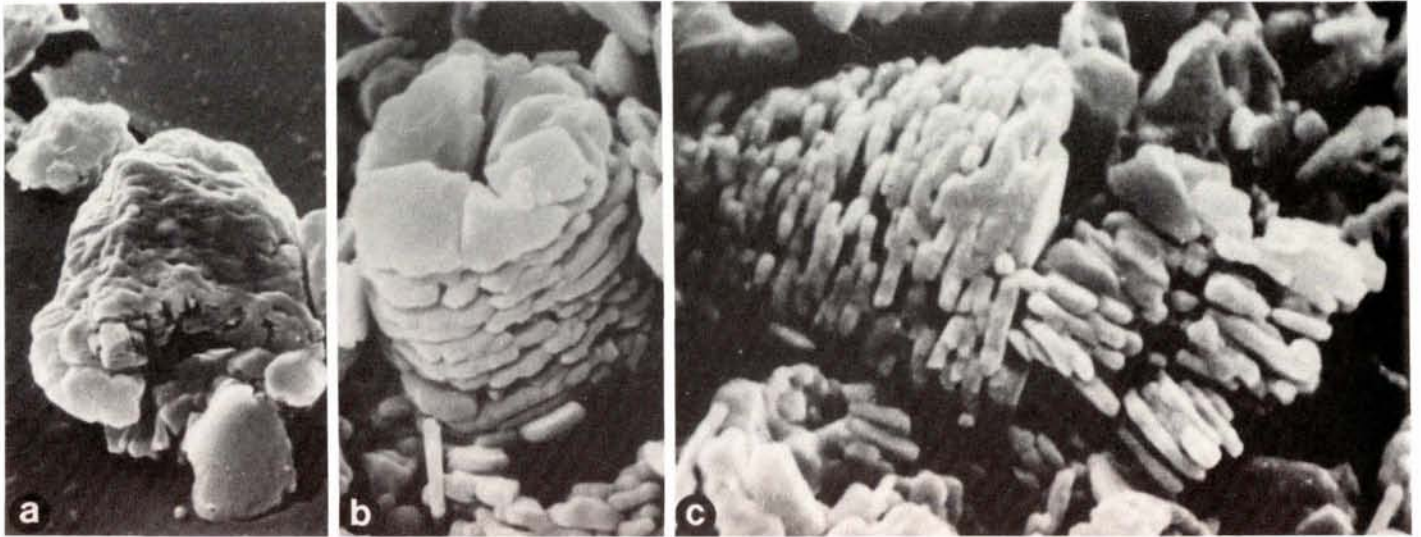


Figure 1

Nannoconus sp. isolés vus au microscope électronique à balayage. a) provenant d'un calcaire marneux du Barrémien d'Angles (Alpes de Haute-Provence). G x 7.000 environ ; b et c) provenant de sédiments océaniques, DSDP leg 1-5A-4-1-26-27 cm. Hauterivien. Atlantique central. G x 10.500 environ ; b) corpuscule entier dont on voit l'extrémité du canal central ; c) côte à côte, un corpuscule entier et un corpuscule brisé plus ou moins longitudinalement, montrant le canal central qui traverse de part en part le *Nannoconus*. On remarquera la grande différence d'état de ces corpuscules. Dans les faciès épicontinentaux (a), les éléments constitutifs de *Nannoconus* sont soudés les uns aux autres par la lithification poussée du sédiment. Dans les faciès océaniques (b et c), les éléments constitutifs apparaissent seulement superposés et faiblement jointifs, ce qui explique la fragilité des corpuscules.

SEM photomicrographs of *Nannoconus* sp. a) from a marly limestone -Barremian-Angles (Alpes de Haute-Provence). G. X 7.000 ; b-c) from oceanic sediments -DSDP leg 1 - 5A - 4 - 1 - 26 - 27 cm. Hauterivian - Central North Atlantic - G X 10.500. b = external view of a whole *Nannoconus* in which the end of the central canal can be seen ; c = edge to edge, a whole *Nannoconus* and a longitudinally broken one showing the central canal at arrow. Note the quite different preservation state of the fossils. In epicontinental facies (a) the constitutive elements of the *Nannoconus* are "welded" one to the other by strong lithification of the sediment. In oceanic facies (b,c), constitutive elements are only superposed and slightly joined by pressure interpenetration.

tiques des faciès «bassins» ; c'est-à-dire des dépôts plus centraux, plus épais, plus fins, plus pélagiques que ceux des plates-formes. Ils forment dans ces dépôts, parfois très extensifs, la masse même des calcaires fins. Ceux-ci peuvent s'organiser en bancs, alternant de façon plus ou moins régulière avec des passées argileuses parfois appelées interbancs ; ou bien ils forment des masses homogènes ou des bancs réglés mais entre lesquels les insolubles sont extrêmement réduits, en ensembles épais de plusieurs mètres ou de plusieurs dizaines de mètres. A titre d'exemple des premiers, citons les alternances calcaires-marnes du Valanginien vocontien (Ferry, 1979 ; Darmedru *et al.*, 1982 ; Darmedru, 1984), les calcaires des alternances carottées dans le Pacifique au site DSDP 463 (Ferry et Schaaf, 1978). Au titre des seconds, évoquons les calcaires tithoniques de l'ermitage d'Esparron, près de Grenoble (Noël, 1978), les calcaires de la Maiolica (Tithonique-Barrémien) des Marches, d'Ombrie (par exemple Farinacci, 1964 ; Noël et Busson, 1990), les calcaires fins d'âge Crétacé inférieur des états de Tamaulipas et de Vera Cruz au Mexique (Trejo, 1960).

Par contre, nous considérons que, lorsque ces mêmes auteurs affirment qu'avant le Tithonique inférieur les nanofossiles ne se trouvaient pas en proportion susceptible de constituer des roches, ils laissent pour compte le rôle lithogénétique exceptionnel d'autres organismes tels que les schizosphères au Lias.

L'interprétation environnementale de ces corpuscules est rendue délicate par l'ignorance de leur appartenance systé-

matique précise et, de ce fait, par la difficulté de comparaison avec des organismes homologues actuels. Les affinités biologiques des nannoconidés constituent donc une question-clé pour la connaissance des océans et des mers de cette longue période du Phanérozoïque. Le milieu marin dans lequel ils se sont développés, les faunes et les flores avec lesquelles ils sont associés ou avec lesquelles ils apparaissent incompatibles, la répartition dans le temps, la localisation dans l'espace, en région épicontinentale, et dans les océans, quelques enseignements tirés des dinoflagellés actuels seront les principaux points dont la synthèse nous permettra de tenter de mieux comprendre leur signification environnementale.

ÉLÉMENTS SUR LA BIOLOGIE DES *NANNOCONUS*

L'appartenance systématique des nannoconidés est d'autant plus incertaine que, dans l'immense majorité des cas, ils ne se rencontrent que sous forme de corpuscules isolés (fig. 1). Ces corpuscules n'ont en effet été que très rarement observés en association, qui correspondrait à la structure squelettique de la forme vivante : 1) en sections *grosso modo* longitudinales, formant des sortes de rosettes (Trejo, 1960 ; 1969 ; Déres et Acheriteguy, 1980 ; fig. 2), dans des lames minces de calcaires fins, d'âge Crétacé inférieur ; 2) plus exceptionnellement encore, dans des sédiments laminés riches en matière organique de l'Albien moyen à supérieur du Cameroun (Lambert, 1988), où les

Nannoconus forment des agrégats sphériques, qui ont été observés isolés, donc en volume, tant en microscopie photonique qu'en microscopie électronique à balayage. Seule une faible lumière (fig. 3) est perceptible à l'intérieur de ces agrégats sphériques, et l'on peut donc s'interroger sur la place effective et la masse de la matière vivante associée aux *Nannoconus* ; ceci d'autant plus que certaines espèces, telles que *N. steinmannii*, *N. colomii*, par exemple, les premières dans l'enregistrement géologique, ne présentent qu'un canal axial peu développé. Les observations de Lambert (*op. cit.*) mettent en outre en évidence l'existence d'une part, d'un «petit élément conique» (*ibid.*, pl. 15, fig. 4) fermant l'ouverture proximale de chaque *Nannoconus* et considéré comme un élément d'attache entre les différents corpuscules de l'agrégat ; d'autre part, d'une sorte de «couvercle», obturant partiellement l'ouverture distale de la cavité centrale, très développée dans l'espèce observée (*N. fragilis*, *ibid.* pl. 16, fig. 1). D'après Lambert, les *Nannoconus*, rencontrés généralement isolés dans les sédiments, ne seraient donc pas complets : ils auraient perdu à la fois leur petit élément conique basal et leur couvercle distal. *A contrario*, on peut se demander si certains *Nannoconus*, par exemple *N. longus* (Perch-Nielsen, 1988, pl. 1, fig. 34-35), décrits avec comme caractéristique un apex bulbeux sans cavité, ne sont pas, en fait, des spécimens plus complets, ayant conservé, dans ce cas, le petit élément conique basal décrit par Lambert.

En conclusion, compte tenu des caractéristiques des groupements de *Nannoconus* rappelés ci-dessus, qui n'évoquent en rien une coccosphère avec sa large cavité centrale, siège de la cellule vivante, le rapprochement proposé par certains auteurs (ex. Colom, 1956 ; Déres et Acheriteguy, 1980) entre *Nannoconus* et coccolithes n'apparaît plus défendable. Bien que, comme nous l'avons précisé ci-dessus, il ne sera pas question ici des sédiments du Crétacé supérieur riches en *Nannoconus*, peut-être convient-il d'évoquer certaines de ces espèces de *Nannoconus* parce qu'elles ont donné lieu à des affiliations biologiques hypothétiques. En effet, Aubry (1974, p. 19) a étudié des *Nannoconus* de la craie du Crétacé supérieur

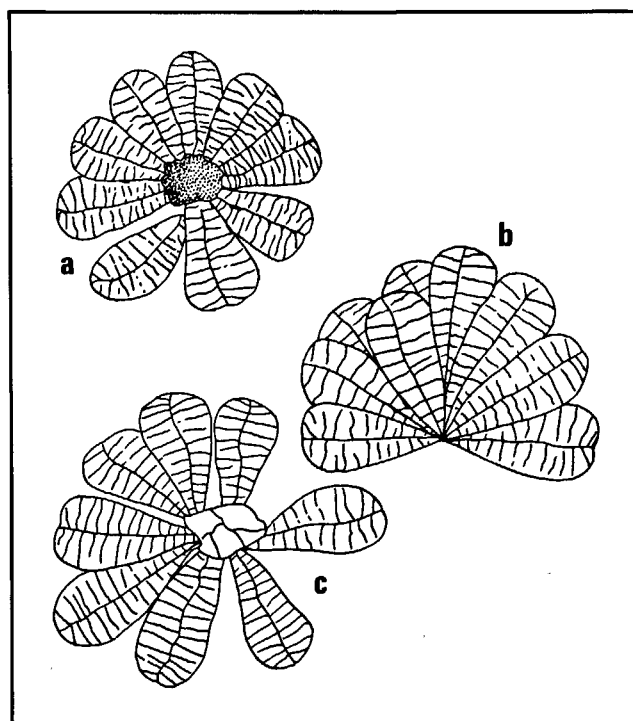


Figure 2

Nannoconus steinmannii observés en lame mince, groupés en «rosette» dans des calcaires fins du Mexique d'âge Crétacé inférieur. a) Puits San Vicente n° 1 (État de Tamaulipas, Mexique). b et c) Puits San Miquel del Rincon n° 1 (État de Vera Cruz, Mexique ; d'après Trejo, 1960, fig. 1).

Drawings of Nannoconus steinmannii in thin section from fine-grained, early Cretaceous limestones (Mexico). Nannoconus occur in "a rosette" grouping : a) Borehole San vicente n° 1 (Tamaulipas state, Mexico) ; b-c) Borehole San Miquel del Rincon n° 1 (Vera Cruz state, Mexico). After Trejo 1960, Fig. 1.

présentant des «constructions plus ou moins marquées en une ou plusieurs régions de leur test» (*N. dauvilleri*, *N. multicaudus*). Interprétant ces constructions comme des «manifestations de multiplication végétative sous forme de division de tests et de bourgeonnements», l'auteur écrivait : «Les *Nannoconus* ne sauraient être regardés maintenant, ni comme les analogues, encore moins les homologues des

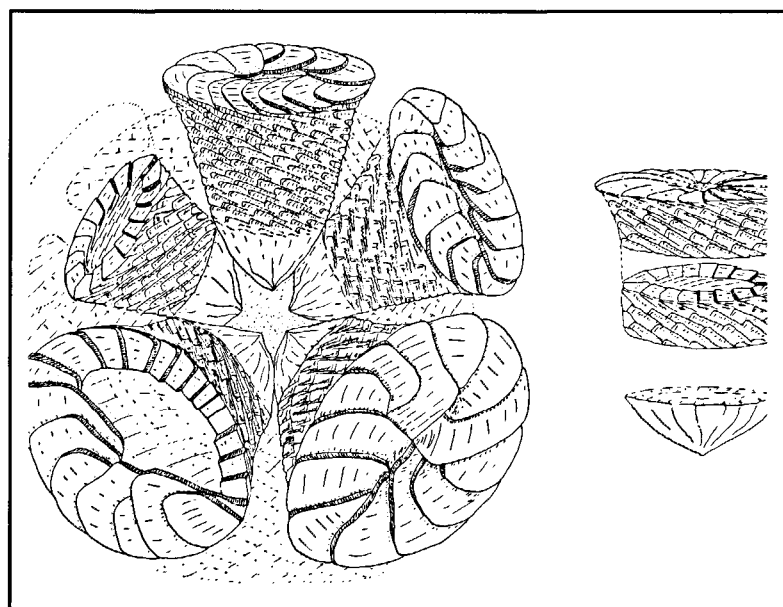


Figure 3

Reconstitution d'après des observations en microscopie optique (Lambert, 1987, pl. 16, fig. 2) et en microscopie à balayage (*ibid.*, pl. 16, fig. 1) de l'organisme dont la dissociation a fourni les *Nannoconus* habituellement isolés dans les couches sédimentaires. On remarque que les petits cônes basaux sont coalescents au coeur de l'organisme. Les angles de ces cônes basaux sont tels qu'il faut admettre l'existence d'une lumière centrale, de forme irrégulière. Dessin inédit de B. Lambert.

Drawing made through observations in light microscope (Lambert 1987, pl. 16, fig. 2) and in SEM (ibid, pl. 16, fig. 1). It shows the reconstruction of the organism the dissociation of which gives isolated Nannoconus bodies which generally occur in sediments. Note that the small basal cones are coalescent in the central part of the organism. The angular interrelationship of these basal cones are such that we must account for the existence of an irregular, central void. Lambert's unpublished drawing.

coccolithes (...). Ils doivent plutôt être considérés comme des protozoaires autonomes, sans doute planctoniques...C'était une hypothèse, tout comme une éventuelle «parenté à rechercher parmi les algues calcaires» (*ibid.*, p. 20).

Nous pensons qu'un rapprochement avec les dinoflagellés calcaires peut constituer une hypothèse nouvelle, plausible, dont nous montrerons la fécondité. Notons tout d'abord que les nannoconidés occupent la même niche éco-sédimentologique que les schizosphères au Lias. Or, on considère avec quelque vraisemblance que les schizosphères étaient des dinoflagellés à test calcaire (références dans Noël et Busson, 1990). Il est vrai cependant que l'on ne peut écarter l'hypothèse d'autres affiliations des *Nannoconus*, y compris, éventuellement, avec un groupe taxonomique actuellement éteint.

Par ailleurs, on peut aussi s'interroger sur le degré de flotabilité de ces organismes. Le mode de vie planctonique qui leur est unanimement supposé se justifie principalement par la faune compagne qui leur est habituellement associée (présence de calpionelles, de radiolaires en particulier), et par le contexte faciologique et paléogéographique (calcaires vaseux de centre de bassin plus ou moins dépourvus de faune benthique, *etc.*).

Colom, en 1955, écrivait qu'il n'y a aucune preuve directe de leur mode de vie planctonique. Bréhéret (1983), étudiant le niveau «Paquier» dans l'Albien vocontien, a noté la présence de minuscules lentilles faites de *Nannoconus* : Cet auteur confirme (*in litteris*) que ces lentilles sont des déjections de brouteurs planctoniques, hypothèse d'autant plus probable que les conditions de fond étaient anoxiques. Il y aurait là une démonstration indirecte du mode de vie planctonique des nannoconidés eux-mêmes.

LE CONTEXTE LITHOLOGIQUE ET SÉDIMENTAIRE

Nous avons établi, il y a déjà plus de vingt ans (Noël, 1968), en étudiant au microscope électronique à balayage les alternances de calcaires et de marnes du Barrémien d'Angles (Alpes de Haute-Provence), que, dans ce cas, les nannoconidés étaient systématiquement abondants dans les bancs calcaires, au point d'en être parfois l'élément constitutif par excellence ; et que, *a contrario*, chaque interbanc marneux contenait une nannoflore ne comportant pratiquement que des coccolithes. Cette constitution biologique, indéfiniment répétée au rythme des bancs et interbancs, a été retrouvée dans des alternances crétacées de calcaires et de marnes d'âge et de localisation géographique variés (par exemple dans la fosse vocontienne, Ferry, 1979 ; Cotillon *et al.*, 1980 ; Darmedru *et al.*, 1982 ; dans l'océan Pacifique, Ferry et Schaaf, 1978). Nous y reviendrons ci-dessous ; mais il s'avère dès maintenant que c'est un fait général. Dès 1968, grâce à des observations de Reyre (*in* Noël, 1968), nous savions également que les palynomorphes d'origine continentale étaient surtout abondants

dans les interbancs et les formes marines plus nombreuses dans les bancs calcaires. Aussi, dès cette époque, nous avons interprété ces alternances comme une succession rythmée d'environnements marins différents. D'une part, des phases de mers «propres» voyaient la prolifération des nannoconidés ; d'autre part, des périodes pulsatoires d'arrivées argileuses créaient, dans ces mers crétacées, des conditions défavorables au développement des nannoconidés et, au contraire, favorable à l'épanouissement des coccolithophoridées. Plus récemment, des auteurs (Darmedru *et al.*, 1982) ont proposé une autre interprétation : les argiles arriveraient de façon assez constante dans le bassin -comme une sorte de bruit de fond- et, en fait, les bancs calcaires ne correspondraient qu'à une accélération éphémère de l'élaboration carbonatée. Nous pensons prouver le contraire grâce à l'observation suivante :

Si l'on considère le phénomène alternant à beaucoup plus grande échelle, unités décamétriques ou hectométriques, il s'avère que les faits sont les mêmes. Ainsi, dans les bassins des Marches et d'Ombrie, nous avons observé, après bien des auteurs (par exemple, Grünau et Studer, 1956 ; Farinacci, 1964) que l'épaisse formation Maiolica (pouvant dépasser 300 m), d'âge Crétacé inférieur, se présente en bancs calcaires réglés (teneur en Ca CO₃ de l'ordre de 90 % et plus), mais le plus souvent sans interbancs argileux : la roche s'avère pétrie majoritairement ou parfois exclusivement de *Nannoconus* sur la plus grande partie de cette épaisse colonne lithologique (fig. 4). Au-dessus, les schistes à fucoides, épais de 11 à 114 m, avec une valeur courante de 30 à 60 m (Erba, 1986), d'âge Aptien-Albien, dans lesquels la proportion d'argile est toujours notable (teneur en Ca CO₃ variant de 25 à 75 %, avec une moyenne d'environ 50 % ; *ibid.*) renferment une nannoflore globalement dominée par les coccolithes (fig. 5).

De même, dans le bassin subalpin, le contraste est remarquable entre la corniche massive des calcaires blancs du Tithonique, par exemple l'ermitage d'Esparron près de Grenoble (Noël, 1978), constitués quasi exclusivement de *Nannoconus* (fig. 6) et les marno-calcaires sus-jacents du Berriasien dans lesquels les coccolithes deviennent plus abondants (fig. 7).

Sur un plan très général, Tappan, dans son ouvrage didactique (1980, p. 729), consigne que les nannoconidés sont en général associés avec un minimum de matériel détritique en provenance du continent.

Bref, les *Nannoconus* représentent des proliférations de mers sans argile et ces proliférations ont coïncidé avec l'inhibition du développement des coccolithophoridées. Au cours des périodes de présence argileuse dans les eaux marines, au contraire, les nannoconidés disparaissaient.

FAUNES ET FLORES ASSOCIÉES ET EXCLUES

Les coccolithophoridées ne sont pas les seuls organismes à disparaître dans les bancs calcaires faits de *Nannoconus*.



Figure 4

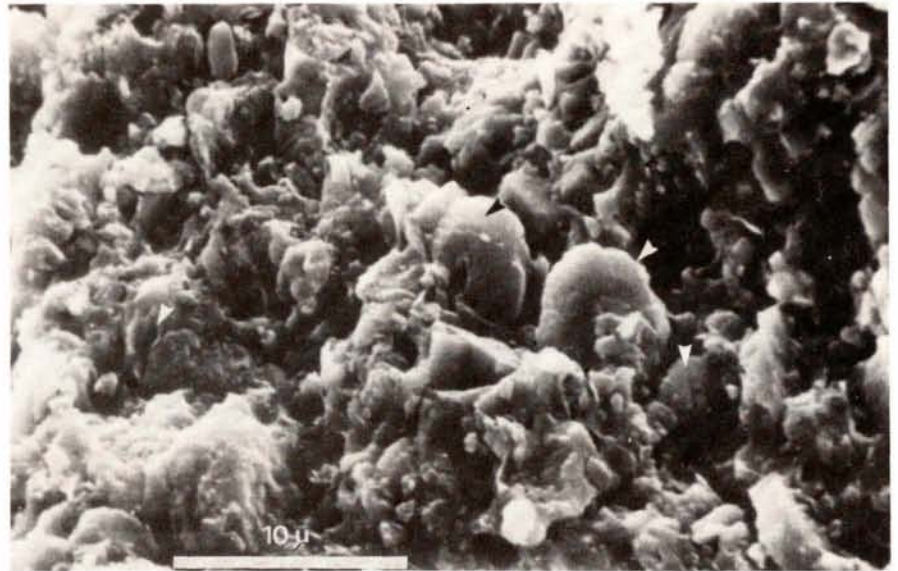
Nanofaciès d'un calcaire de la partie sommitale de la Majolica formé quasi uniquement de *Nannoconus*. Coupe *Appechiese strada* (près de Piobbico), Marches, Italie. Aptien. G x 3 000 environ.

SEM photomicrograph of the nanofacies of a limestone from the top of the Majolica Unit almost entirely composed by Nannoconus. Appechiese strada section (near Piobbico). Marche, Italy. Aptian, G X 3 000.

Figure 5

Nanofaciès de schiste à fucoïdes, dans lesquels les coccolithes sont abondants (flèches), encroûtés par de l'argile qui estompe les structures. Coupe *Appechiese strada* (près de Piobbico), Marches, Italie. Aptien. G x 3 000 environ.

SEM photomicrograph of the nanofacies of a Scisti a Fucoidi sample in which coccoliths are abundant (at arrows), enclosed by clay which shadows the structures. From the same outcrop as Figure 4, Aptian - G X 3 000.



Ces calcaires purs, ou plus ou moins purs, présentent des caractéristiques remarquables, tant en ce qui concerne les vestiges d'organismes planctoniques que benthiques qu'ils renferment.

Considérons d'abord les faits à l'échelle d'ensembles stratigraphiques importants (formations, étages). Rappelons tout d'abord les résultats apportés par Colom (1948 ; 1955 ; 1967). A la suite d'études approfondies des formations mésozoïques des Baléares et des chaînes bétiques et de comparaisons avec de nombreuses coupes mésogéennes, cet auteur définit le type Majolica des calcaires fins des régions profondes du «géosynclinal de la Téthys». Dans le Valanginien, l'Hauterivien et la partie inférieure du Barrémien, ces calcaires sont caractérisés par la «trilogie» *Nannoconus*, *Tintinnoïdiens* et radiolaires. Colom rappelle que dans ces formations les ammonites sont souvent représentées par des formes lisses de type *Phylloceras* et *Lithoceras*. En outre, il insiste sur l'absence dans ces calcaires :

1) des globigérines, pourtant présentes dans les mêmes régions, depuis la base du Dogger jusqu'au sommet du

Crétacé ; 2) des faunes néritiques de mollusques, d'Echinides, etc., présentes dans les dépôts antérieurs et postérieurs ainsi que dans les équivalents latéraux du type Majolica ; 3) des coccolithes. La disparition de toute la faune et la flore néritiques, si remarquable dans les équivalents moins profonds, est telle qu'elle justifie pour cet auteur le terme de zone «abiotique». Colom impute ces manques à l'action d'une dissolution due à une profondeur de dépôt suffisamment forte pour que ces aires méritent d'être qualifiées de bathyales. Il note que l'on pourra objecter à cette hypothèse la conservation des *Nannoconus*, sans répondre avec précision à cette objection, pourtant particulièrement pertinente.

La quasi-absence de foraminifères planctoniques dans les calcaires à calpionelles du Tithonique-Berriasien a de même été mentionnée par Fries *et al.* (1986). Pour ces auteurs, les calpionelles auraient joué un «rôle d'inhibiteur vis-à-vis du plancton». Le fait que cette exclusion ne soit pas limitée aux seuls niveaux à calpionelles infirme cette hypothèse : ce sont, ici encore, les *Nannoconus* (dont les auteurs cités ne parlent pas du tout) qui sont responsables de cette absence de foraminifères planctoniques.



←Figure 6

Nannofaciès de calcaire du Tithonique de l'ermitage d'Esparron (près de Grenoble). G x 2 400. La mosaïque, réalisée avec une succession de clichés faits sur une surface polie et attaquée de la roche, montre la prépondérance absolue des *Nannoconus* dans la constitution du sédiment.

SEM photomicrograph of the nannofacies of Tithonian limestone, ermitage d'Esparron (near Grenoble, Isère). G X 2 400. The photograph is made up of a montage of adjacent pictures made on a polished and etched surface of the rock. *Nannoconus* are the main rock builders of the sediment.



←Figure 7

Nannofaciès de calcaire plus argileux du Berriasien de la même coupe. G x 2 300. Les coccolithes apparaissent plus nombreux (flèches).

SEM microphotograph of the nannofacies of a marly limestone from the same section as Figure 6. Berriasian, G X 2 300. Coccoliths are more common than in Figure 6 (at arrows).

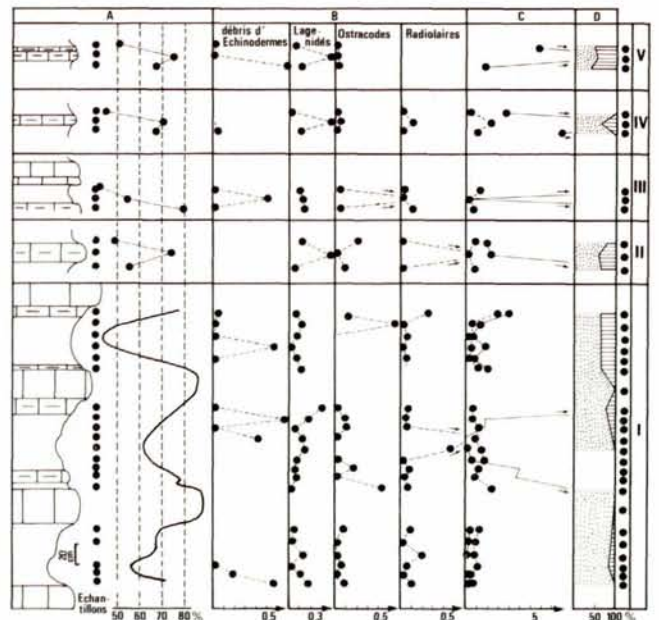
Figure 8

Répartition de plusieurs types de constituants au sein d'alternances néocomiennes de la série de Vergons (Alpes de Haute-Provence). I-II) Hauterivien supérieur ; III) Hauterivien inférieur ; IV) Valanginien supérieur ; V) passage Valanginien inférieur-Valanginien supérieur. A) courbes calcimétriques ; B) courbes de répartition des organismes les plus grossiers ; C) variation du rapport fréquence des éléments planctoniques / fréquence des éléments benthiques ; D) proportions relatives des principaux constituants de la matière organique (pointillés : M.O. d'origine continentale ; traits horizontaux : M.O. d'origine marine + matière d'origine inconnue ; d'après Cotillon *et al.*, 1980, fig. 9).

Les séries alternantes calcaires-marnes du bassin vocontien, d'âge valanginien et hauterivien par exemple, fournissent également des données nombreuses et importantes (fig. 8). Il a été déjà rappelé ci-dessus que dans ces alternances la nannoflore des bancs calcaires est principalement faite de *Nannoconus* tandis que les interbancs argileux ne contiennent pratiquement que des coccolithes. La ségrégation qui affecte les faunes de radiolaires n'est pas moins remarquable. Darmedru *et al.* (1982) ont observé que, dans les bancs calcaires, le plancton animal est presque exclusivement représenté par des radiolaires (calcifiés ou parfois pyriteux). Précisons que plus les sédiments sont calcaires, plus ils sont riches en radiolaires sphériques. Il a même été noté que les morphotypes à surface pustuleuse augmentent en abondance linéairement avec le contenu en calcaire. Les morphotypes à surface réticulée n'évoluent pas de façon significative. Par contre, les radiolaires coniques montrent un épanouissement relatif pour des valeurs seulement moyennes de la teneur en Ca-CO₃. Enfin, dans les interbancs marneux les radiolaires disparaissent, tout comme le font les *Nannoconus*.

Les résultats de ces auteurs ont porté aussi sur les faunes benthiques. Darmedru (1982), Darmedru *et al.* (1982) et Darmedru (1984), étudiant le Valanginien vocontien, ont signalé que, dans les bancs calcaires, les foraminifères n'étaient représentés que par des épistomines, seuls foraminifères à posséder de leur vivant un test aragonitique. Dans les interbancs argileux, les foraminifères benthiques

Graphic representations of several key constituents in neocomian alternations of limestones and marls of Vergons (Alpes de Haute Provence). I-II = Late Hauterivian ; III Early Hauterivian ; IV Late Valanginian ; V Early-Late Valanginian passage. A) Ca CO₃ content ; B) % distribution of the coarsest organisms ; C) ratio of planktonic, benthonic variations ; D) relative proportions of the main constituents of organic matter (dotted part = continental organic matter ; horizontal bars = marine + unknown origin organic matter). After Cotillon *et al.*, 1980, Figure 9.



sont plus diversifiés : essentiellement des espèces qui, pour construire leur test, agglutinent des matériaux détritiques fins, siliceux (Lituolidés, Textulariidés, Trochoamminidés, Ataxophragmiidés), mais aussi des foraminifères à test hyalin (Nodosariidés, Polymorphinidés, Discorbidés). Cependant, dans ces interbanes marneux, les individus sont petits et la spécialisation des foraminifères (*Trochammina*, *Gavelinella*) évoque un milieu plutôt défavorable à la vie de la microfaune benthique. Seuls les groupes les moins exigeants ont pu se développer.

L'exclusion *Nannoconus*-foraminifères planctoniques se retrouve également dans les schistes à fucoïdes des Apennins du centre. Dans l'étude du sondage de Piobbico qui a traversé cette formation, Erba (1986) a différencié plusieurs types de faciès : calcaires, marnes, argiles calcaires, niveaux à radiolaires condensés, niveaux à foraminifères condensés, différents types de black shales. Des observations sur ce sondage synthétisées dans la note de Premoli Silva *et al.* (1989), nous avons tiré les constatations suivantes. Dans les faciès calcaires (65 à 80 % de Ca CO₃), les *Nannoconus* sont abondants, les foraminifères planctoniques rares. Dans les marnes, au contraire (50 à 55 % de Ca CO₃), les *Nannoconus* sont rares, mais les foraminifères fréquents. Il en est de même en ce qui concerne les différents types de black shales (caractérisés essentiellement par leur structure sédimentaire avec ou sans lamination et la présence éventuelle d'indices de bioturbation) : quand les *Nannoconus* sont absents (black shales type 4 - montrant quelques laminations submillimétriques et pas de bioturbation - et type 5 - avec quelques laminations submillimétriques et pas de bioturbation), les foraminifères sont fréquents. Notons en outre que lorsque les coccolithes sont abondants et les *Nannoconus* absents (black shales type 7 - laminations millimétriques et bioturbation- et type 8 - intense bioturbation), les foraminifères sont fréquents. L'exclusion biologique concerne donc bien les *Nannoconus* et les foraminifères planctoniques et non pas l'ensemble de ce que l'on a coutume de dénommer nannofossiles calcaires, c'est-à-dire coccolithes plus *Nannoconus*.

On peut conclure sur ces quelques exemples. Lors des phases de mers «propres» - à faible charge argileuse - *Nannoconus* et radiolaires proliféraient, excluant plus ou moins complètement coccolithophoridées et foraminifères planctoniques. Au contraire, dans les phases argileuses, c'était les coccolithophoridées et les foraminifères planctoniques qui étaient les principaux représentants des micro-organismes planctoniques.

Par ailleurs, l'examen des calcaires à *Nannoconus* montre, dans le cas du Valanginien vocontien, que le benthos est pratiquement réduit à un genre de foraminifère. Dans de nombreux autres cas, les éléments benthiques tendent à se raréfier, et sont même quelquefois quasiment absents, alors que ce benthos est moins rare dans

les interbanes argileux. Ces derniers faits sont attestés à des échelles différentes par des exemples classiques comme ceux de la Maiolica des Marches et d'Ombrie, du Tithonique du bassin subalpin, des Oberalm beds (Jurassique supérieur-Crétacé inférieur des Alpes autrichiennes, Garrison, 1967), ou du calcaire de Vigla, en Grèce occidentale (Bernoulli et Renz, 1970), *etc.*, dans lesquels la rareté des foraminifères benthiques et des autres formes de vie de fond est connue.

INTERPRÉTATION

1) De nombreux auteurs ont supposé que ces dépôts se sont effectués sous la profondeur de compensation de la calcite (CCD *auctorum*), ou tout du moins au-dessous de lysocline de la calcite (profondeur à laquelle se produit une augmentation du taux de dissolution de la calcite biogène). Disparaîtraient alors les espèces de foraminifères les plus solubles, alors que les nannofossiles calcaires résisteraient encore. Dans cette hypothèse, les *Nannoconus* se seraient simplement comportés comme des formes plus résistantes à la dissolution que d'autres tests calcaires. C'était, déjà en 1967, ainsi que nous l'avons vu ci-dessus, l'hypothèse avancée par Colom, et c'est une opinion qui continue à avoir ses partisans (*cf.*, par exemple, Premoli Silva *et al.*, 1989), à l'aval du grand retentissement qu'ont connu les études modernes sur la CCD en domaine océanique actuel. Trois observations permettent de réfuter cette hypothèse :

a) Dans les séries alternantes calcaires-marnes que nous venons d'évoquer, des foraminifères benthiques - par exemple les épistomines dans le Valanginien vocontien - existent dans les bancs, et n'auraient pas résisté à un milieu de sédimentation situé sous la CCD. En outre, les foraminifères planctoniques sont mieux représentés dans les

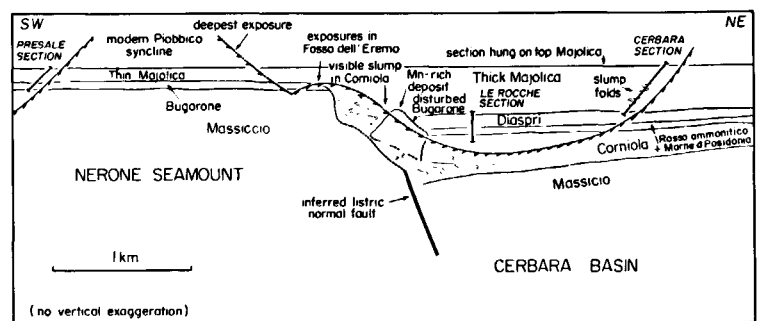


Figure 9

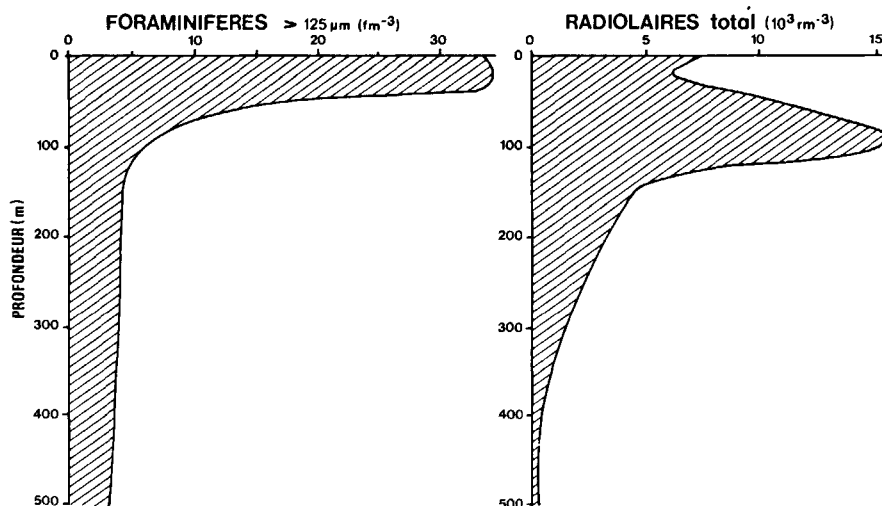
Profil à travers le synclinal de Piobbico montrant la Maiolica épaisse en faciès bassin (bassin de Cerbara) opposée à une Maiolica beaucoup plus mince en faciès seamount (Monte Nerone). La coupe montre également la succession des faciès depuis les calcaires Massiccio du Lias jusqu'à la Maiolica du Crétacé inférieur. On pourra comparer cette succession des faciès avec ceux du bassin du Cap Vert, leg 41, site 367 (fig. 12 ; d'après Alvarez, 1989, fig. 8).

Profile across the Piobbico syncline showing the basinal facies from a thick Majolica section (Cerbara basin) opposed to a seamount facies from a thinner Majolica section (Monte Nerone). The sections show the facies sequence from liassic Massiccio limestones up to Early Majolica limestone. It is noteworthy to compare the facies sequence with the one of Cape Verde basin, leg. 41 site 367, Figure 12 (after Alvarez, 1989, Fig. 8).

Figure 10

Distributions typiques selon la profondeur des foraminifères et des radiolaires dans la partie supérieure de la colonne d'eau (d'après Berger, 1976, fig. 29-15 modifiée).

Typical depth distributions of foraminifera and radiolaria in modern upper waters (down to 500 m). After Berger, 1976, Fig. 29-15, modified.



interbanes marneux que dans les bancs calcaires. Il n'est pas vraisemblable d'imaginer que la profondeur du bassin de sédimentation non plus que la CCD se soient livrées à de tels mouvements répétés de montée et de descente.

b) Des formations comme la Maiolica ne sont pas strictement cantonnées aux parties les plus profondes des bassins. Par exemple dans le Monte Nerone (Apennins, Marche), la Maiolica s'observe en position seamount, avec une épaisseur moindre qu'en position bassin (100 m vs 300 m ; Alvarez, 1989 ; fig. 9). Dans cette même région, ce même auteur a en outre montré qu'à Fondarca, sur le flanc sud du Monte Nerone, la Maiolica transgressait (onlap) graduellement sur la marge du bassin qui peut présenter une pente de 30° (*ibid.*, fig. 7). A l'évidence, il n'est pas possible d'invoquer des processus de dissolution dus à une profondeur de type océanique dans de tels contextes paléogéographiques.

c) De façon plus générale, l'extension du concept de CCD océanique à ces bassins épicontinentaux nous semble éminemment contestable. Les dépôts océaniques actuels sous-jacents à la CCD ne présentent aucun caractère en commun avec les dépôts centraux des bassins épicontinentaux mésozoïques où ils sont ainsi évoqués, ni du point de vue de la lithologie, ni du point de vue des cortèges faunistiques et floristiques.

2) Qu'en est-il des possibles différences dans les conditions de vie au fond ? Nous avons vu que, dans le Valanginien vocontien, Darmedru (1982 ; 1984) a signalé que dans les bancs marneux, souvent riches en pyrite, la petite taille des individus coïncide avec une faible concentration des organismes et une spécialisation des foraminifères. Pour cet auteur, ces caractéristiques évoquent un milieu plutôt défavorable à la vie de la microfaune benthique, appauvri en oxygène, et dans lequel seuls les groupes les moins exigeants peuvent se développer. Bréhéret (1984) signale que, dans le bassin barrémobédoulien de la région d'Angles, les interbanes marneux entre les bancs calcaires épais à *Nannoconus* sont souvent laminés, riches en matière organique et pauvres en *Nannoconus* ; ce qui évoque des conditions de vie difficiles. Mais comment considérer alors le milieu de vie où

s'accumulaient les boues calcaires à *Nannoconus*, souvent encore plus pauvres en vestiges benthiques ?

Nous pensons que, pendant ces phases calcaires, les fonds marins pouvaient présenter également un certain déficit en oxygène. Cette hypothèse tend pourtant à être infirmée par le fait que les bancs calcaires ne présentent aucune lamination fine qui caractérise habituellement les dépôts hypoxiques ou anoxiques. Ils peuvent même, *a contrario*, présenter des bioturbations parfois abondantes. En fait, si des indices de bioturbation ont effectivement été signalés (exemple : Néocomien vocontien, in Cotillon *et al.*, 1980), peu d'auteurs se sont réellement intéressés à l'intensité de cette bioturbation et à ses effets. Herbert *et al.* (1986), sur le sondage de Piobbico dans les schistes à fucoïdes, estiment cependant que, s'il y a eu bioturbation dans les calcaires, celle-ci n'a pas été assez vigoureuse pour effectuer, sauf dans le cas de quelques bancs calcaires individuels, une véritable homogénéisation du sédiment. Ces auteurs indiquent que la plupart des terriers sont limités à 3 cm de pénétration. Bref, il est difficile de conclure à l'existence d'une certaine hypoxie pendant ces phases calcaires, et *a fortiori* à celle d'une hypoxie plus forte que celle qui a pu régner lors des interbanes argileux.

3) Les nannoconidés n'ayant ni représentants ni homologues dans notre monde actuel, nous ignorons tout de leurs exigences vitales, et nous en sommes donc réduits à des hypothèses pour expliquer exclusion et cohabitation. On connaît depuis longtemps, dans la nature actuelle, des développements avec excrétion très toxique imputable à quelques espèces d'algues bleues et de dinoflagellés (Nielsen, 1955 ; Redfield *et al.*, 1963, in Tappan et Loeblich, 1971). Ne peut-on supposer, de la même façon, que les proliférations de *Nannoconus* se comportaient dans les mers crétacées comme les eaux rouges ou les marées jaunes dont sont responsables, périodiquement, les proliférations actuelles de dinoflagellés qui empoisonnent les eaux, éliminant la plupart des autres formes de vie ? Mais, alors que les eaux rouges s'observent comme des phénomènes éphémères dans la nature actuelle, les proliférations de *Nannoconus* ont pu avoir une pérennité pour créer des bancs, voire des couches beaucoup plus épaisses, couches pouvant être décimétriques dans certains cas. Il est pos-

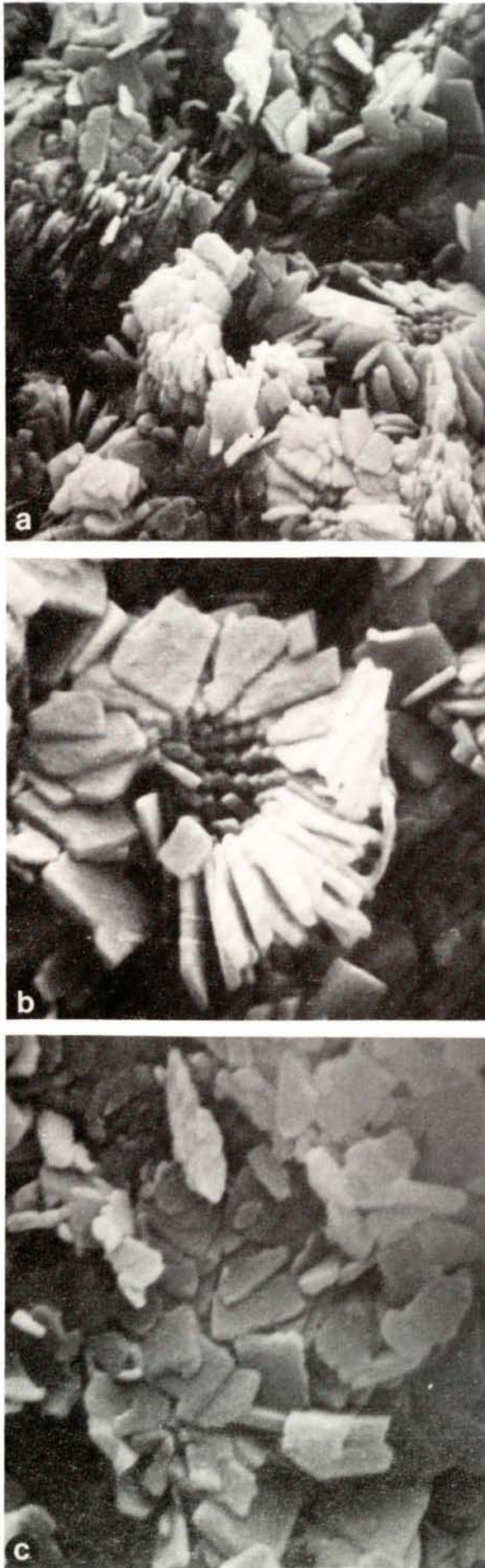


Figure 11

Nannoconus très peu lithifiés dans une lamine blanche, millimétrique, vue au MEB. DSDP, leg 40, site 361-33-3-31-32 cm. Albien : a) vue d'ensemble des corpuscules (G x 6 500). b) un corpuscule à plus fort grossissement (G x 13 000) montrant la faible cohésion des éléments constitutifs entre eux. c) zone avec les éléments constitutifs de *Nannoconus* dissociés les uns des autres. La forme générale du corpuscule n'est plus observable (G x 13 000).

SEM photomicrographs of slightly lithified *Nannoconus* from a millimetric white lamina. DSDP leg. 40, site 361 ; 33, 3, 31, 32 cm. Albien : a) general view of the *Nannoconus*. G. X 6 500 ; b) photomicrograph of *Nannoconus* at a higher magnification (G. X 13 000) showing the weak cohesion of the constitutive elements ; c) dissociation of the calcareous plates of *Nannoconus*. The general shape of the *Nannoconus* is no longer perceptible. (G. X 13 000).

sible que ces «eaux rouges» à *Nannoconus* aient été plus défavorables aux coccolithophoridées et aux foraminifères planctoniques qu'aux radiolaires ; peut-être du fait d'habitats à des profondeurs différentes pour les uns et pour les autres (fig. 10). On peut même supposer que les nannocnidés ont pu servir de nourriture aux radiolaires dont ils facilitaient ainsi la prolifération.

Nous pensons que la raréfaction ou la disparition de la faune benthique peut également être imputée à un empoisonnement des eaux de fond pendant cette sédimentation calcaire. Dans la mesure où les nannocnidés sont des organismes planctoniques, il nous faut admettre, soit que leur extrême prolifération en surface a eu des effets jusque dans les eaux de fond, soit que par la chute rapide des organismes ou des formes d'enkystement auxquels les *Nannoconus* pourraient correspondre, ces corpuscules ont tapissé le fond, de façon peu propice au développement d'autres organismes.

LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES NANNOCONIDÉS

La très complète revue bibliographique faite par Colom (1967) récapitule un grand nombre de références parmi celles, innombrables, signalant la présence de *Nannoconus* dans le domaine téthysien. Les faits sont classiques ; nous n'y revenons pas ici. Cette revue précède le début des forages océaniques profonds qui allaient renouveler nos connaissances sur cette répartition. Nous n'évoquerons à ce sujet que quelques idées et concepts importants tirés de ces répartitions océaniques et épicontinentales.

En 1975, Berger et Roth considèrent que le genre *Nannoconus* semble être presque complètement restreint à la province téthysienne et que, en outre, il semble beaucoup plus commun dans les aires côtières et les petits bassins qu'ailleurs. En domaine océanique, ces mêmes auteurs (*ibid.*, fig. 5) les cantonnent aux marges tropicales de l'Atlantique et dans les autres océans, dans des sites exceptionnels (un site dans le Pacifique, le site 167 : Roth (1973) ; un site, le 263, dans l'Océan Indien).

Thierstein (1976) inféode à nouveau les *Nannoconus* aux latitudes tropicales et sub-tropicales. Il revient sur la richesse en *Nannoconus* de la paléoprovince de la Téthys et sur l'extrême rareté de ceux-ci dans le Pacifique. Opposant le caractère marginal de la première et le caractère océanique du second, il en conclut que ce sont les conditions environnementales qui semblent être responsables de leur absence dans les sédiments océaniques profonds, plutôt que la dissolution, puisqu'ils ont été observés dans des assemblages très fortement altérés. Il réaffirme que les développements des *Nannoconus* ont été favorisés par des mers épicontinentales et par des zones de plateau continental très étendues, où leur abondance relative décroît au fur et à mesure que s'accroît la distance aux bordures continentales.

Roth (1978) s'interroge sur cette localisation côtière (near shore), si remarquable chez les *Nannoconus*. Il évoque, parmi les conditions favorables, une fertilité plus élevée, une plus grande turbidité, une salinité plus variable.

En 1978, Noël et Melguen découvrent dans l'Albien du bassin du Cap (DSDP leg 40, site 361) des *Nannoconus*, formant par leur accumulation des lamines blanches, millimétriques (fig. 11). Au sein de black-shales sombres (cf. *infra*), elles observent, dans ces sédiments océaniques peu lithifiés, l'extrême fragilité de ces corpuscules qui sont souvent désagrégés, ce qui aboutit à l'empilement désordonné des éléments constitutifs (*ibid.*, Pl. 4, fig. 3). Elles attirent l'attention sur le fait que la forme de ces éléments constitutifs (en parallélépipèdes très aplatis, à face triangulaire), ainsi que l'angle interne des éléments (c'est-à-dire celui orienté vers l'axe de la cavité centrale du corpuscule), voisin de 72°, peuvent amener à confondre, en frottis, ces éléments constitutifs de *Nannoconus* désagrégés avec des éléments triangulaires de pentolithes de *Braarudosphaera* dissociés. A l'évidence, ces deux observations vont dans le même sens, et suggèrent que, dans les forages océaniques, des *Nannoconus* ont pu très souvent échapper lors de l'observation de frottis de routine.

Ferry et Schaaf (1978) comparent le Crétacé des montagnes du Pacifique moyen (site 463) à celui de la fosse vocontienne. Sur un échantillonnage très limité de l'Aptien-Albien (quatre échantillons de calcaire et deux de marnes), ils retrouvent remarquablement l'alternance classique évoquée ci-dessus : les niveaux calcaires contiennent *Nannoconus* et radiolaires, alors que les niveaux argileux n'en renferment pas. Nous en concluons que, même dans ce site océanique, la présence d'argile dans les eaux marines a eu le même effet inhibiteur à l'égard du développement des organismes de cette famille.

Dès 1979, Perch-Nielsen signale que la moitié des taxons de *Nannoconus*, qui étaient naguère considérés comme restreints aux latitudes tropicales et sub-tropicales, ont été maintenant trouvés dans le domaine boréal. Se fondant sur de nombreuses découvertes (dont celles du Spitzberg, de la côte brésilienne, du plateau des Falklands, etc.), elle conclut au caractère cosmopolite de la famille, trop longtemps considérée comme cantonnée au domaine tropical.

L'année suivante, la note de Déres et Acheritéguy (1980) précise et confirme largement cette conclusion (fig. 12). Les données de cette étude sur la répartition des *Nannoconus* sont très riches car tirées à la fois d'une étude bibliographique approfondie et des nombreuses observations inédites d'une importante société pétrolière aux activités d'explorations internationales. Ainsi, sur la carte que publient ces auteurs, se remarquent tout particulièrement des sites dans l'est du Canada, dans l'off-shore du Labrador, de Terre-neuve, dans les off-shores est et ouest de l'Afrique du Sud, etc. En domaine océanique, ces fossiles ont été observés en Atlantique, à 58° de latitude Nord (actuelle), aussi bien que près de l'Antarctique, à 68° de latitude Sud. Dans le Pacifique, plusieurs sites sont rappelés, toujours localisés dans cet océan en latitude basse ou moyenne. Le cantonnement des *Nannoconus* à l'aire tropicale, si longtemps prôné par les auteurs, n'est plus défendable.

Roth et Bowdler (1981), tout en rappelant les découvertes de *Nannoconus* aux hautes latitudes de l'hémisphère Sud (Proto-Decima 1974 ; Proto-Decima *et al.*, 1978 ; Wise et Wind, 1977 ; Noël et Melguen, 1978), continuent à en souligner le caractère exceptionnel. Les *Nannoconus* sont avant tout des marqueurs de marges continentales, de plateaux peu profonds et de mers épicontinentales. Pour ces auteurs, les *Nannoconus* sont localisés sur des plateaux peu profonds, avec un apport terrigène peu important, et principalement dans les mers épicontinentales. Soulignons que la condition représentée par cet «apport terrigène peu important», rejoint, à une autre échelle de considération des faits, l'exclusion ci-dessus signalée entre *Nannoconus* et argile.

Roth et Krumbach (1986) définissent deux conditions favorables pour le développement des *Nannoconus* : une faible profondeur d'eau et la proximité de continents, sans pour autant interpréter le rôle de la profondeur dans la localisation de ces organismes planctoniques.

Concluons sur les données apportées par ces quelques jalons. Contrairement à ce que l'on avait cru, les nannocoidés ne sont pas cantonnés à la Téthys ni aux latitudes tropicales (fig. 12). Ils ne sont pas absents du Crétacé océanique du fait de dissolutions. En fait, ils existent dans de nombreux sites océaniques, mais ils y sont rares et dispersés. Non lithifiés, les corpuscules se désagrègent facilement et passent inaperçus, tout spécialement lors de l'observation en frottis. Tout ceci va dans le même sens : ils existent, mais n'ont pas formé les accumulations massives, extensives, épaisses, omniprésentes dans le domaine épicontinental contemporain. Qu'est-ce qui a ainsi entravé le pullulement de ces organismes planctoniques en milieu océanique ?

Une observation est encore plus étonnante. Les coupes offertes par le Crétacé inférieur de certains sites océaniques ont montré d'épaisses couches de calcaires purs à nannofossiles. C'est par exemple le cas de la «White Chalky Limestone Unit» dans l'Atlantique Nord central qui a été carottée dans plusieurs sites DSDP (Jansa *et al.*,

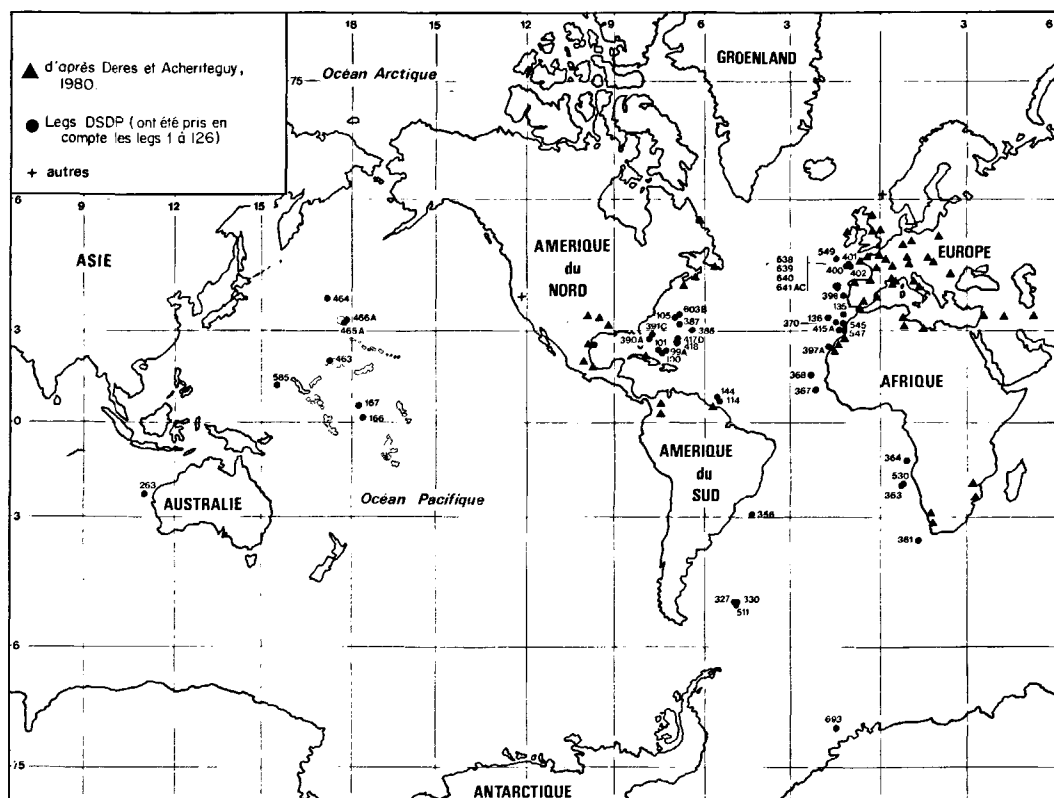


Figure 12

Carte de répartition mondiale des *Nannoconus* ssp. synthétisant principalement les données de Déres et Acheriteguy (1980) et celles de tous les sites DSDP-IPOD-ODP ayant livré des *Nannoconus*. Nous avons pris en compte les résultats des legs 1 à 126. Nous avons choisi de positionner les sites sur une carte géographique actuelle. En effet, l'intervalle couvert (Tithonique-Crétacé inférieur et moyen) ne pouvait s'accommoder d'une seule reconstruction océanique. En outre, les reconstructions proposées par les auteurs changent au fur et à mesure des progrès de nos connaissances. Le positionnement actuel, au contraire, pourra toujours être facilement utilisé. Cette carte établit le caractère cosmopolite de la famille des nannoconidés et sa localisation.

Distribution map of Nannoconus ssp. wich includes Deres and Acheriteguy's data (1980) and data from all the DSDP - IPOD - ODP sites where Nannoconus have been reported (legs 1 to 126). We have chosen to localize the sites on a present day geographic map. As a matter of fact, the interval (Tithonian-Early and Mid Cretaceous) could not be considered with only one paleoceanic reconstruction. Moreover, the paleoceanic reconstructions vary with our knowledge. On the contrary, the localization on a present day geographic map can always be easily used. This map shows the cosmopolitan distribution of the Nannoconids and their localization in deposits from sites both in oceans and on lands.

1978) : par exemple, bassin du Cap Vert (site 367), Cat Gap (sites 4-5-99 A-100), ride Blake-Bahama (site 101A), plaine abyssale Hatteras (site 105). La base de cette unité (comportant 60 à 96 % Ca CO₃ ; *ibid.*) est toujours d'âge Tithonique ; la limite supérieure variant de l'Hauterivien au Barrémien suivant les sites considérés (*ibid.*, tab. 4, p. 1001).

Il est remarquable que la «White Chalky Limestone Unit» et la Maiolica se sont déposées sur des successions jurassiques tout à fait comparables, en Italie et dans ces forages de l'Atlantique Nord central (fig. 13). Ainsi, on a mis en parallèle les microfaciès à radiolaires, puis à filaments, puis à *Saccocoma* (cf. aussi Noël et Busson, 1990) de la «Reddish brown argillaceous limestone Unit» avec les «Rosso ad Aptychi» d'Italie, la «White Chalky Limestone Unit» avec la Maiolica. En fait, aussi bien les illustrations de la White Chalky Limestone Unit dans la littérature (par exemple : Jansa *et al.*, 1978, pl. 5, fig. 3-5-6 ; Bernoulli 1972, pl. 10, fig. 8 à 10 ; ou encore les restes de la gangue

de calpionelles illustrées par Luterbacher, 1972, pl. 8, fig. 2-3-4), que nos propres observations (fig.14), montrent une différence essentielle entre ces deux faciès contemporains. La Maiolica est pétrie quasi exclusivement de *Nannoconus*, les sédiments de la «White Chalky Limestone Unit» sont au contraire une craie à coccolithophoridées, faciès qui se généralisera au Crétacé supérieur, mais qui est quasiment inconnu en milieu épicontinental dans le Crétacé inférieur.

Nous avons évoqué avec quelques détails la «White Chalky Limestone Unit», il en est de même pour la «Blake Bahama Formation» (Robertson et Bliefnick, 1983 : site 534A, fig. 10 par exemple).

Remarquons en outre que ces craies à coccolithes renferment, comme la Maiolica, d'abondants moules de radiolaires calcitisés qui eux n'ont pas été affectés par la particularité des sites océaniques.

Quelle est donc la particularité de ces sites océaniques susceptible d'expliquer l'absence ou la rareté des *Nannoconus* dans des conditions de milieu qui leur semblent favorables à tous égards ? La seule différence qui nous semble probable avec le milieu épicontinental contemporain, et riche en *Nannoconus*, est la profondeur d'eau, qui a dû être plus grande dans ces océans en formation qu'elle n'a été dans les bassins épicontinentaux.

LES COUCHES À NANNOCONUS EN ENVIRONNEMENT ÉPICONTINENTAL

Dans la mesure où l'on a considéré les dépôts à *Nannoconus* comme caractéristiques des bassins épicontinentaux, des plate-formes (shelf), des marges, c'est l'abondance des nutriments en provenance des continents qui devait naturellement et le plus simplement, pour la plupart des auteurs, expliquer la localisation de cette famille et, au contraire, sa relative rareté dans le domaine océanique franc. Nous allons tenter de préciser un peu les conditions responsables de la variabilité des développements de Nannoconidés en prenant des exemples situés dans des contextes paléogéographiques différents, voire contrastés.

Les dépôts calcaires de la Maiolica des Marches et d'Ombrie

Nous ne retiendrons que quelques grands faits qui réunissent un consensus des auteurs bien plus large que les seules références citées.

a) Les contrastes d'épaisseurs présentés par ces dépôts de la Maiolica sont considérables, même entre des coupes très proches (Lowrie et Alvarez, 1984 ; Alvarez, 1989 ; etc.) : par exemple de l'ordre de 100 m d'épaisseur sur des reliefs

LITHOZONE DESIGNATION		AGE
Varicolored zeolitic clay unit		Paleocene-Maestrichtian
Greenish claystone unit		Campanian - U. Cenomanian
Black bituminous shale unit		Campanian - Cenomanian Albian
variegated claystone subfacies	Grayish green claystone intraclast sandstone	
White chalky limestone unit		E. Aptian Barremian Barremian-Hauterivian Portlandian
Reddish brown argillaceous limestone unit	Saccocoma microfacies Filament microfacies Radiolarian microfacies	Kimmeridgian
Greenish gray limestone unit		Oxfordian

Figure 13

Lithozones reconnues dans le Mésozoïque du sud de l'Atlantique Nord (d'après Jansa *et al.*, 1977, tab. 1, modifié). La succession des faciès observés s'avère très comparable à celle affleurant dans les Apennins (cf. fig. 8).

Lithozones recognized in Southern North Atlantic. After Jansa et al., 1977, tab. 1, modified. The sequence of facies is very similar to that found in the Apennine area (cf. fig. 8).

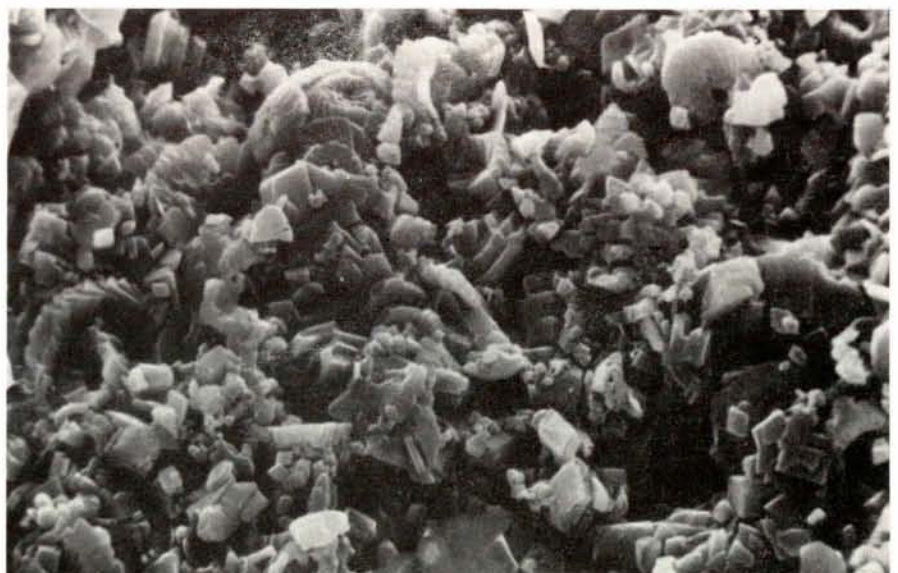
sous-marins (seamounts) et plus de 300 m en position «bassin», les unes et les autres pouvant être distantes de moins de 5 km. Alvarez (1989), ainsi que bien d'autres auteurs, pensent que les reliefs au début du dépôt de la Maiolica, pouvaient présenter une dénivellée de l'ordre de 300 m par rapport au fond des bassins. Ce serait donc là une profondeur minimale pour le dépôt au moins des premières couches de cette formation.

b) Le faciès n'est pas totalement identique dans les dépôts qui ont coiffé les reliefs sous-marins d'une part, et dans les dépôts en position bassin d'autre part. Ainsi Cecca (1982) note que dans les séries lacuneuses de l'Apennin central, on trouve, à côté d'une abondante faune de calpionelles,

Figure 14

Nannofaciès de craie de la «White Chalky Limestone Unit». DSDP, leg 41-367-3-2-4-9-10 cm. G x 3 000. La roche est une craie à coccolithes et coccosphères, dans laquelle ne s'observent que quelques *Nannoconus* dispersés. Elle n'est en rien comparable aux calcaires fins contemporains du domaine épicontinental, par exemple la Maiolica, pétrie de *Nannoconus* (comparer avec la fig. 4).

SEM photomicrograph of a freshly broken surface of a sample from the "white chalky limestone Unit". DSDP leg. 41 - 367 - 32 - 4 - 9 - 10 cm. G X 3000. The chalky nannofacies assemblage is composed of coccoliths and coccospheres with some scattered Nannoconus. It is very different from coeval, fine-grained limestones from epicontinental area e.g. Majolica, made of Nannoconus (compare with Fig. 4).



des ammonites (en bon état de conservation), des aptychus, des bélémnites, mais aussi des brachiopodes, des restes d'échinodermes, de gastropodes, *etc.* Au contraire, dans les coupes complètes (*a priori* en position «bassin»), à côté des ammonites nombreuses, quoiqu'en mauvais état de conservation, la faune est rare, à l'exception des aptychus. Ces différences faunistiques confirment l'évidence intuitive tirée des études de terrain : il y a eu une différence bathymétrique entre les dépôts des reliefs sous-marins ou des marges et les dépôts en position bassin.

c) Or il est remarquable que le microfaciès de cette Maiolica varie peu, au moins dans certains cas, dans ces sites paléogéographiques et bathymétriques contrastés. Alvarez (1989) évoque, dans toutes les coupes, l'existence de calcaire blanc, pur, à cassure conchoïdale très lisse. Il semble donc que, dans ce cas, les dépôts à *Nannoconus* aient été indifférents à l'égard de la profondeur. Ils se seraient déposés sur les reliefs sous-marins, où cette contribution planctonique importante est remarquable. Ils se sont aussi déposés massivement et de façon très générale dans les bassins des Marches, d'Ombrie, de Lombardie, *etc.* Ce dernier fait, à lui seul, atteste d'ailleurs que ces bassins, au Crétacé inférieur, n'étaient absolument pas assimilables à un océan, même embryonnaire : il s'agit d'un domaine épicontinental indiscutablement caractérisé.

Bassins épicontinentaux argileux et calcaires

Nous ne ferons qu'évoquer brièvement deux cas, dont chacun méritera largement une étude approfondie. Le premier porte sur le Crétacé basal de la Tunisie nord-orientale (Combémoré et *al.*, 1985 ; Memmi, 1989). Des corrélations, minutieusement fondées sur l'étude des ammonites, des calpionelles, des ostracodes, ont permis de préciser des relations chronologiques entre des faciès contrastés. On sait que, sur les hauts fonds de Tunisie septentrionale tels que le Zaghouan, les faciès récifaux et peri-récifaux ont persisté jusqu'à la base du Valanginien. Vers le Nord, dans des coupes telles que celles offertes par le Bou Kornine, l'ensemble Tithonique-Berriasien est pélagique, consistant en une alternance de calcaires et de marnes, ces dernières surtout abondantes dans le Berriasien. Ici comme ailleurs, les premières reconnaissances ont montré que les bancs calcaires contenaient des *Nannoconus*, tandis que les assises marneuses ne semblent pas en recéler. En position plus distale encore, plus «bassin», dans des coupes telles que Bene Klab, Oued Guelta, Jebel Zaress, Jebel Oust, les dépôts deviennent encore plus argileux, et les bancs calcaires disparaissent dès le Berriasien moyen.

Le Crétacé basal du Sud-Est de la France semble offrir une évolution remarquablement similaire, que l'on schématisera à partir d'innombrables études de détail (par exemple Le Hégarat et Remane, 1968 ; Thierstein, 1973). En position marginale, par exemple sur la bordure ardéchoise, le Crétacé basal est partiellement calcaire (Berrias) ou formé d'alternances de calcaires et de marnes avec les associa-

tions nanno-floristiques habituelles (*Nannoconus* dans les premiers, coccolithophoridées dans les seconds). En position plus orientale, c'est-à-dire plus distale, les bancs calcaires deviennent de moins en moins abondants, au sein d'une série marneuse. Et l'on sait que ces marnes berriasiennes du bassin, où les *Nannoconus* sont peu abondants et moins diversifiés, s'avèrent au contraire relativement riches en coccolithophoridées, dont la diversité et l'état de conservation témoignent à la fois de floraisons prospères et de dissolutions nulles ou très limitées.

Les exemples d'une telle disposition pourraient être multipliés. Une section longitudinale révèle les mêmes faits paléocéologiques et sédimentologiques. Les zones hautes (rivage continental, hauts fonds, *etc.*) sont coiffées de dépôts calcaires, néritiques, benthiques, parfois récifaux et péri-récifaux. A l'aval immédiat de ces édifices ou de ces plate-formes calcaires, s'observe souvent un prisme aggradant, largement construit des débris résédimentés et qui participe déjà au domaine hémipélagique. En position plus distale encore, s'observent des dépôts hémipélagiques caractérisés, souvent, par l'alternance des bancs calcaires à *Nannoconus* et des interbancs marneux à coccolithophoridées. Enfin, en position tout à fait distale, tout à fait «bassin», les bancs calcaires tendent à s'effiloche et à disparaître dans des accumulations marneuses où la nannoflore n'est plus représentée que par des coccolithophoridées. L'interprétation de ces faits est pourtant particulièrement délicate. L'«enracinement» de ces dépôts à *Nannoconus* au plus près des continents a pu être imputée à l'apport de nutriments véhiculés par le ruissellement et l'alluvionnement continentaux.

Cette interprétation pourtant ne nous paraît pas satisfaisante. Tout d'abord, elle est peu plausible dans la mesure où les proliférations à *Nannoconus* coïncident systématiquement avec les périodes d'étiages de l'alluvionnement continental. Nous avons vu en effet que, dès que l'alluvionnement continental reprenait, attesté par les apports argileux responsables des interbancs et par la présence des palynomorphes d'origine continentale, les *Nannoconus* disparaissaient. D'ailleurs, à certaines époques (Tithonique), les dépôts à *Nannoconus* se sont généralisés à toute l'aire du bassin subalpin sans plus rester cantonnés aux aires périphériques, et s'avèrent libres par conséquent à l'égard des apports nutritifs continentaux. Une autre hypothèse, qui ne peut être écartée, fait appel à l'influence inhibitrice des argiles à l'égard des *Nannoconus*, constructeurs de bancs calcaires. Dans la mesure où les aires les plus distales, les plus «bassin», sont si riches en argile, on peut penser que ce facteur a joué pour entraver les floraisons de *Nannoconus* et le développement subséquent de bancs calcaires. Ces considérations font apparaître le problème majeur, que nous n'aborderons pas dans cette note, de l'origine et de la signification de ces masses parfois énormes de phyllites argileuses, qui emplissent les aires distales et les dépôts-centres, tout en provenant, selon toute vraisemblance, des arrière-pays (hinterlands) continentaux.

Reste un troisième facteur pour expliquer la disparition des bancs à *Nannoconus* dans les positions les plus distales : c'est l'intervention de la profondeur. Ce serait la profondeur du bassin qui se serait avérée optimale dans un domaine de couronne intermédiaire entre les marges - trop occupées par les proliférations benthiques - et les dépôts-centres, apparemment trop profonds. Soulignons déjà l'analogie de cette conclusion tirée de ces bassins épiconcontinentaux avec ce que nous avons conclu de l'examen du domaine océanique, où une profondeur trop forte nous semblait avoir été l'obstacle principal à une activité lithogénétique importante des *Nannoconus*. Comment, en vérité, une profondeur d'eau importante a-t-elle pu entraver des organismes que tout le monde jusqu'alors s'est accordé à considérer comme d'écologie purement planctonique ? C'est ce problème que nous tenterons d'élucider ci-dessous.

Nannoconus et black-shales

Un autre fait important est la quasi-absence des *Nannoconus* dans les faciès black shales. Cette absence est d'autant plus remarquable que les lits à coccolithes sont au contraire particulièrement fréquents dans les couches finement laminées riches en matière organique du Mésozoïque et du Cénozoïque (Busson et Noël, 1972 ; Noël et Busson, 1980). Les rares fois où des *Nannoconus* ont été signalés, ils sont les constituants quasi exclusifs de lamines blanches, d'épaisseur millimétrique ou inframillimétrique, intercalées dans les marnes sombres qui, elles, renferment des coccolithes. C'est le cas dans l'Albien inférieur du bassin du Cap (site DSDP 361 : Noël et Melguen 1978, pl. 4, fig. 1 à 4 ; vs pl. 3, fig. 1-4). Cette même exclusion *Nannoconus*/black shales s'observe dans les «Marnes bleues» vocontiennes d'âge albien, si minutieusement étudiées par Bréhéret (1983). Dans les black shales très abondants, dans une série épaisse au total de plus de 700 m, un seul, le niveau Paquier, s'est révélé riche en *Nannoconus* monospécifiques (*N. truitti*), parfois sous forme de lamines plus ou moins continues. Bréhéret a noté que - dans ce niveau Paquier - les passées à *Nannoconus* s'avéraient pauvres en foraminifères planctoniques, alors que les autres couches mettent en évidence un pullulement de foraminifères planctoniques. L'une des passées est même qualifiée de nannoconite (Bréhéret, *ibid.*). Observons d'ailleurs que dans la succession du Crétacé inférieur et moyen de la fosse vocontienne, c'est à la base de ces Marnes bleues que les *Nannoconus* disparaissent pratiquement totalement. Or, ces Marnes bleues tiennent leur couleur (pyrite, matière organique) de conditions légèrement hypoxiques, correspondant à de nombreux horizons noirs. Bréhéret (*in litteris*) ajoute une précision : même dans ces Marnes bleues, quelques *Nannoconus* sont présents dans certaines des couches un peu plus calcaires qui ponctuent la série. L'exemple de cette formation illustre donc la double inhibition qui joue contre cette famille de nanno-fossiles : présence trop abondante d'argile et installation fréquente de conditions hypoxiques ou anoxiques.

Nous concluons de ces faits que la prolifération des *Nannoconus* n'a pas seulement été entravée par une profondeur d'eau trop grande ; elle semble aussi avoir été empêchée par des conditions de fond anoxiques, ou du moins plus ou moins hypoxiques (pyrite, matière organique). De rares contre-exemples, tels que celui du niveau Paquier, ne s'inscrivent pas formellement en faux contre cette conclusion. Les facteurs qui règlent ce type de sédimentation sont suffisamment complexes pour rendre compte d'une exception dont l'existence n'empêche pas de tirer parti des phénomènes plus généraux et plus habituels. Dans la série des schistes à fucoides, riches en passées de black shales, Erba (1986) a signalé la présence de *Nannoconus* (surtout dans la moitié inférieure de la série), mais ceux-ci ne constituent jamais de lamines blanches individualisables au sein des black shales eux-mêmes. Ces passées à *Nannoconus* correspondent à des phases de rémission des conditions anoxiques ou hypoxiques.

QUELQUES DONNÉES SUR LES DINOFLAGELLÉS MARINS ACTUELS

Nous avons vu ci-dessus que si la position systématique des *Nannoconus* n'était pas déterminée avec certitude, une hypothèse plausible serait de les interpréter comme des restes de dinoflagellés calcaires planctoniques. Il est donc légitime, pour tenter de s'expliquer les singularités de leur répartition dans les mers du Jurassique terminal et du Crétacé inférieur, de considérer les conditions de vie des formes qui peuplent les océans actuels. Dans une littérature d'une extrême richesse, nous avons dû trier quelques faits simples qui nous ont semblé pouvoir rendre compte de certains des caractères révélés par les dépôts à *Nannoconus*.

Parmi les formes éminemment susceptibles de se retrouver dans les sédiments, figurent les kystes. Pour des auteurs tels que Wall (1971), les formes d'enkystement peuvent apparaître sous l'effet de la température, la longueur du jour, le manque de nutriments. Ils s'observent souvent dans des cultures surchargées. Ces kystes sont résistants et durables : ils constituent donc des systèmes reproducteurs qui aident grandement à la diffusion et à la migration des espèces. Reid (1978) note que ces kystes, qui apparaissent surtout dans les 30 m supérieurs de la tranche d'eau, peuvent être associés à des floraisons phytoplanctoniques et à des eaux rouges. Cet auteur note surtout le contraste entre la rareté de ces formes enkystées dans les échantillons du plancton et leur grand nombre, au contraire, dans les sédiments fins néritiques du fond et même dans les sédiments intertidaux des îles britanniques. Il impute ce contraste au fait que les sédiments bénéficient d'une accumulation de plusieurs années de production.

Le genre *Thoracosphaera* - parmi les formes actuelles - est intéressant, puisqu'il existe sans aucun doute depuis le sommet du Crétacé et qu'il apparaît comme un organisme

relativement proche de formes plus anciennes telles que les schizosphères, malgré la présence de deux valves emboîtées chez ces dernières. Ce genre *Thoracosphaera*, longtemps rattaché aux coccolithophoridées, s'est révélé être un dinoflagellé à test calcaire (Fütterer, 1976). Sa forme coccoïde l'a fait tout d'abord considérer comme un kyste. Toutefois, des travaux récents (cf. par exemple Tangen *et al.*, 1982 ; Inouye et Pienaar, 1983 ; Sournia, 1986) insistent sur le fait que l'organisme qui possède cette coque n'est pas un kyste. Vivant dans la couche photique, il renferme des chloroplastes et représente donc un stade végétatif qui se conserve dans les sédiments grâce à sa coque calcaire.

Des auteurs tels que Harland (1988) signalent des floraisons de dinoflagellés dans lesquelles on a dénombré plus de 2 500 000 individus par litre d'eau de mer. Ces organismes autotrophes sont bien équipés pour l'utilisation optimale de la photosynthèse : certains se déplacent vers la surface quand la lumière est faible, et s'enfoncent lorsqu'elle devient trop vive (Harland, 1988). Divers auteurs ont par ailleurs souligné l'aptitude des dinoflagellés à développer des floraisons dans des eaux peu riches en nutriments (Harland, 1988 ; Taylor et Pollinger, 1987, qui pensent que la faculté de migration de ces organismes leur permet peut-être d'exploiter au mieux les eaux plus profondes, plus riches en nutriments, en ajustant leur position dans la colonne d'eau). L'adaptation des dinoflagellés à des milieux présentant de faibles concentrations en nutriments semble être une caractéristique constante de ce groupe. C'est le cas dans la succession annuelle des floraisons phytoplanctoniques. Tappan (1980) note ainsi que la floraison des dinoflagellés suit celle des diatomées au printemps et en automne, et que leurs besoins en nutriments sont également plus faibles que ceux des coccolithophoridées. C'est également le cas dans les systèmes d'upwellings. Ainsi, les dinoflagellés sont moins favorisés que les diatomées par des remontées d'eaux riches en nutriments. On a même remarqué que, lorsque l'intensité des upwellings fluctue, les dinoflagellés sont plus abondants pendant les périodes d'intervalle entre les remontées d'eaux (Barth et Gomez, 1973 ; Wangersky, 1977, *in* Taylor et Pollinger, 1987). En outre, dans la nature actuelle, les floraisons de dinoflagellés se produisent lorsque la colonne d'eau offre des conditions durables de stabilité, par temps calme et ensoleillé. La dissipation de ces floraisons peut résulter de mouvements d'eaux violents (flushing), turbulents, qui dispersent les organismes et causent un changement rapide et général des conditions de milieu en raison du mélange. On est évidemment conduit à rapprocher ces observations du fait très constant que dans les alternances calcaires-marnes, les *Nannoconus* - qui nous paraissent pouvoir être rapprochés des dinoflagellés - pullulent dans les périodes peu ou pas argileuses, tandis que les coccolithophoridées sont préférentiellement présentes aux périodes de présence argileuse qui, *a priori*, doivent coïncider avec des apports plus abondants en nutriments et avec des conditions plus instables de la colonne d'eau.

Le point le plus important concerne les relations du milieu de vie de certains de ces organismes avec la profondeur.

Tappan (1980), Harland (1988), sont parmi les auteurs qui ont qualifié certains dinoflagellés de méroplanctoniques : A. Sournia fait cependant observer que même quand les dinoflagellés produisent des kystes, ceux-ci n'assurent qu'un mode de reproduction et de dispersion supplémentaire : la reproduction courante se fait dans le plancton (communication orale). A l'inverse des espèces holoplanctoniques, ces organismes possèdent un stade benthique dans leur cycle de vie. Ce composant peut être le kyste qui donne un enregistrement sédimentaire. Le méroplancton est cantonné dans les zones côtières, peu profondes, car les spores germinatives doivent être capables de regagner la zone photique en surface. Taylor et Pollinger (1987) précisent que la longueur du temps nécessaire aux kystes benthiques pour se sédimenter, leur isolement par rapport aux conditions de surface et l'improbabilité de leur remontée vers la surface vont à l'encontre de l'usage des kystes benthiques par les organismes planctoniques dans les eaux plus profondes. Ils rappellent que certains flagellés océaniques - dont *Thoracosphaera* - semblent avoir modifié leur stade kyste pour que celui-ci soit leur stade prédominant, planctonique, photosynthétiquement et reproductivement actif. Ils mentionnent enfin que les sédiments océaniques renferment étonnamment peu de types de kystes. En outre, Wall (1971) écrit que les kystes tombés au fond ne peuvent germer que s'ils se maintiennent dans une zone de fluctuation thermique et par conséquent au-dessus de la thermocline.

De ce fait, les spores qui tombent sur des fonds supérieurs à 200 m ont peu de chance de germer et celles qui tombent dans les 40 m supérieurs ont au contraire les meilleures chances. Il s'avère donc que la profondeur de la tranche d'eau est un facteur limitant de première importance pour ces formes de vie méroplanctoniques. Dans les zones dépassant une profondeur limite, les kystes peuvent se sédimenter du fait des mouvements passifs, soit des kystes eux-mêmes, soit des cellules qui leur ont donné naissance ; mais dans ces aires la prolifération ne saurait être réalimentée en continu par un apport à partir du fond.

ESSAI SUR LES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES ET PALÉOGÉOGRAPHIQUES

Floraisons de nannoconidés et eaux sans argile

Dans la mesure où il y a coïncidence entre les pullulements de ces *Nannoconus* - que nous tendons à rapprocher des dinoflagellés - et des eaux dépourvues d'argile, il semble éminemment probable que ces proliférations se sont faites en période de faible apport de nutriments. Tappan (1980, p. 727) écrivait : «Nannoconids generally are associated with a minimum of land-derived detritus, hence a similar lack of nutrient influx is probable». Nous avons vu que, dans la nature actuelle, les floraisons de dinoflagellés, et éventuellement le pullulement de leur forme d'enkystement, peuvent également coïncider avec des eaux faiblement pourvues en nutriments.

De nombreuses observations géologiques, dont certaines ont été évoquées dans le texte ci-dessus, établissent que ces proliférations ont été exclusives de la plupart des autres formes de vie, non seulement planctoniques (coccolithophoridées, certaines formes de radiolaires, foraminifères planctoniques, *etc.*), mais même parfois benthiques. Ici encore, ces proliférations dans les eaux marines crétacées nous ont paru comparables aux floraisons de dinoflagellés : les eaux rouges correspondant souvent à ces floraisons sont connues pour leurs effets inhibiteurs sur la plupart des formes de vie marines.

Ces rapprochements montrent le caractère fécond de l'attribution encore hypothétique des nannoconidés à des dinoflagellés planctoniques, et tendent à l'étayer.

Les nannoconidés comme organismes méroplanctoniques (ou pseudo-benthiques)

Pour des organismes unanimement considérés comme planctoniques, les nannoconidés présentent des répartitions singulières, tant dans le domaine océanique qu'épicontinental. Dans de nombreux sites océaniques, les *Nannoconus* ne sont pas absents. Ils n'ont pas été dissous dans un dépôt opéré sous la CCD. Ils sont seulement rares, dispersés, et n'ont pas été consolidés par une lithification du sédiment. Or cette absence de pullulement est d'autant plus remarquable que, dans certains cas, des couches calcaires pures, assez épaisses, s'observent au Crétacé inférieur : il en est ainsi, par exemple, de l'unité White Chalky Limestone, véritable craie observée dans différents sites de l'Atlantique Nord (*cf.* ci-dessus). Et, fait frappant, ces craies, à l'instar de la craie blanche du Sénonien, sont faites plus de coccolithophoridées que de *Nannoconus*. La pauvreté des pullulements des *Nannoconus* ne peut donc être mise sur le compte d'un manque de nutriments. On a vu ci-dessus la sobriété des *Nannoconus*, et au demeurant les nutriments ont été suffisants pour assurer la production d'un autre phytoplancton, les coccolithophoridées. Fait plus extraordinaire encore, l'absence d'argile, facteur déterminant partout ailleurs au Crétacé inférieur pour piloter la production nannophytoplanctonique vers les *Nannoconus* plutôt que vers les coccolithes, n'a pas joué ici en domaine océanique. Une hypothèse qui a pu être faite est donc que la profondeur a été excessive pour permettre, dans ces sites océaniques, le développement des *Nannoconus*.

En domaine épicontinental, certains cas semblent mettre en évidence que les couches à *Nannoconus* sont surtout représentées dans une frange hémipélagique. On s'explique une plus grande rareté sur les marges où ces organismes ont pu être contrariés ou dilués par des apports détritiques, et surtout par les proliférations benthiques. Mais leur amenuisement dans les dépôts-centres semble, ici encore, ne pouvoir être imputé qu'à une profondeur d'eau excessive. Il est courant que les parties les plus profondes, les plus centrales des bassins, aient en effet reçu

peu de dépôts calcaires et soient restées vacantes ou apparaissent comme le «dépositaire» des seules phyllites argileuses.

Dans la mesure où nous récusons la responsabilité de l'éloignement des sources continentales de nutriments, cette exclusion des aires les plus profondes (sites océaniques, dépôts-centres de petits bassins épiconinentaux) s'avérait surprenante dès lors qu'il s'agit d'organismes planctoniques. Mais ceci s'est éclairé par la considération des mécanismes mis en évidence par l'étude des organismes méroplanctoniques de la nature actuelle. Nous avons vu que certains taxons de dinoflagellés avaient été qualifiés de méroplanctoniques, possédant dans leur cycle vital un stade benthique. Au-delà d'un certain seuil de profondeur, les kystes produits par ces espèces et tombés sur le fond perdent toute possibilité de poussée germinative et de retour à la surface. Il est évident que, dès lors, les aires situées partout où cette profondeur-limite est dépassée ont toute chance d'être beaucoup plus pauvres en ces organismes, même dans la tranche d'eau de surface. Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble qu'un mécanisme de ce type soit le plus approprié pour rendre compte des particularités de la distribution des *Nannoconus*. Et ceux-ci, tout en étant des organismes planctoniques, pourraient avoir un comportement leur méritant l'appellation de pseudo-benthiques. L'observation par Bréhéret - rappelée ci-dessus - de pelotes fécales de brouteurs planctoniques toutes faites de *Nannoconus* donne à penser que le stade calcifié n'était pas limité à l'éventuel stade benthique.

Soulignons enfin qu'un mode de vie méroplanctonique pour les nannoconidés pourrait rendre compte d'une autre de leurs singularités : leur absence - malgré des exceptions telles que celle du niveau Paquier - dans les faciès anoxiques ou hypoxiques, surprenante comme nous l'avons dit ci-dessus si on la compare à l'abondance des coccolithophoridées dans les mêmes faciès. Dans la mesure en effet où le cycle vital de ces organismes impliquait une phase benthique, on peut penser que celle-ci était contrariée, ou même anihilée, par l'existence d'eaux de fond dépourvues ou appauvries en oxygène. Les mécanismes d'un tel phénomène ne peuvent être que l'objet d'hypothèses. Les kystes ont pu s'avérer incapables de survivre dans de tels milieux. Ou bien encore, la seule absence d'hydrodynamisme actif dans ces corps d'eau où le manque d'oxygène est le plus souvent imputable à la stratification, pourrait à elle seule expliquer la suppression des capacités germinatives, entravant la remontée des kystes à l'origine de la fertilisation des eaux de surface.

Concernant encore la profondeur de ces dépôts à nannoconidés, à l'inverse de beaucoup d'auteurs, nous ne fournissons pas d'indications bathymétriques chiffrées pour ces dépôts de vases à *Nannoconus*. Récemment Alvarez (1989) rappelait, au sujet des dépôts de la Maiolica, quelques jalons dans ces tentatives de chiffrer les profondeurs afin de répondre à la soif moderne de modélisation. «... The most critical uncertainty in interpreting the Umbria-Marche stratigraphy is the water depth in which

the pelagic sediments were deposited. Depths as great as 2 500-4 000 m, based on interpretations of the ancient calcite compensation depth (CCD), have been favored by Garrison et Fischer (1969), Bosellini et Winterer (1975), et d'Argenio et Alvarez (1980). Much shallower depths, from tens to hundreds of meters, were favored by Colacicchi *et al.* (1970) and more recently by Colacicchi *et al.* (in press), who give a detailed review of this problem». Ne peut-on s'étonner que, des années (voire des décennies) durant, se publient ainsi des chiffres qui varient de 4 000 à 10 m (*sic*) ? Il nous semble que, si des données suffisantes existaient pour préciser de tels chiffres bathymétriques, un accord aurait dû se faire ou au moins aboutir à l'extinction de l'une ou de l'autre des valeurs extrêmes. Et si les données suffisantes n'existent pas, quelle signification peuvent alors avoir ces chiffres qui ne représentent plus que du pseudo-quantitatif, là où il est même difficile d'avancer des estimations qualitatives ? Observons d'ailleurs que, comme nous l'avons rappelé ci-dessus, dans la mesure où ces dépôts de calcaires Maiolica sont à peu près analogues au coeur des dépôts-centres et sur les reliefs sous-marins (seamounts), il nous paraît évident que ces dépôts se sont faits sous les profondeurs les plus variées, suivant les sites considérés. Par ailleurs, dans le texte ci-dessus, nous avons récusé le rôle, dans la formation de ces calcaires, de dissolutions opérées sous la CCD, suivant une hypothèse qui est largement à l'origine des estimations chiffrées les plus fortes.

Différences climatiques vs différences d'alluvionnement

La distinction tout à fait fondamentale entre domaine boréal et domaine téthysien doit peut-être être réexaminée à la lumière des données sur ces constructeurs de roches fondamentaux qu'ont été des organismes comme les nannoconidés. Il est classique, nous l'avons vu ci-dessus, d'opposer un domaine téthysien, où les *Nannoconus* sont la caractéristique quasi permanente des faciès pélagiques, à un domaine boréal qui en est très pauvre. Comme nous l'avons vu, on a d'abord cru qu'ils en étaient absents ; quand on les a mis en évidence, on les a observés en tant que corpuscules isolés, dispersés dans la roche et tout à fait secondaires parmi la nannoflore (couches de Speeton, Nord-Est de l'Angleterre, Taylor, 1978) ; ou de localisation étroite et d'importance marginale (Mutterlose, 1987; Mutterlose et Harding, 1987) ou d'arrivée tardive (Spitzberg, Falklands, *cf.* ci-dessus, *etc.*). Mutterlose a pu écrire (1987) que : «in the Tethys the Nannoconaceae dominate over coccoliths (s.s.) while the coccoliths replace Nannoconids in the Boreal realm». Compte tenu de ce contraste, les termes de boréal et de téthysien évoquent des différences selon les latitudes et ainsi une origine climatique à ces différences biogéographiques qui, bien entendu, ne sont pas limitées à la nannoflore calcaire. Pourtant, le jeu d'un autre mécanisme ne doit pas être écarté.

Nous avons vu que l'absence d'argile apparaît comme une condition rigoureuse au développement des nannoconidés,

et donc à la production de bancs calcaires. Or, de nombreuses séries téthysiennes sont remarquables au Crétacé inférieur par l'absence d'argile. Une des plus caractéristiques est peut-être la formation Maiolica, si répandue dans toute la moitié septentrionale de l'Italie, et où l'ensemble des étages Berriasien, Valanginien, Hauterivien, Barrémien n'est pas représenté par plus de quelques pourcents d'argile sur une épaisseur de dépôt qui dépasse couramment les 300 m. Une absence d'argile aussi totale, aussi extraordinaire, ne peut être imputée à la mise en sommeil de toute déformation tectonique. De nombreux auteurs, *a contrario*, ont insisté sur le jeu de blocs faillés existant à ces époques, et responsables de resédimentation et de contrastes d'épaisseurs importants et rapides, en particulier sur les bordures de bassin (Bally *et al.*, 1986). La cause principale paraît être le fait que les arrière-pays (hinterlands) étaient, à cette époque, recouverts sur d'immenses superficies par la transgression des plateformes carbonatées du Jurassique. Il apparaît, au contraire, que dans de nombreuses régions du domaine boréal, en particulier dans l'Europe du Nord, les apports argileux n'ont pas cessé, dans des bassins qui s'inscrivaient dans un arrière-pays assez différent. Dans certains cas, ces bassins pouvaient se localiser à proximité de régions de socle ; dans d'autre cas, ils s'inscrivaient dans un Jurassique plus argileux, et de ce fait apte à délivrer un matériel détritico-phylloïde. Sans dénier toute importance aux phénomènes climatiques dans le déterminisme des contrastes biologiques, il importe donc de prendre en considération les différences radicales que mettent en évidence la nature et l'importance des apports alluvionnaires présents dans ces différents bassins. Il ne faut pas oublier enfin que, si ces différences dans l'alluvionnement ont pu concourir à piloter différemment les floraisons nannoplantoniques, celles-ci, à la base des chaînes alimentaires, ont pu avoir une action dans des différenciations faunistiques - nectoniques en particulier - qui, elles non plus, ne sont donc peut-être pas intégralement d'origine climatique.

CONCLUSION

Dans l'étude de ces nannofossiles calcaires qui sont les nannoconidés, l'exploitation patiente et minutieuse de la microscopie optique avait déjà montré la fréquence et l'importance volumétrique de ces organismes, en particulier dans les «aires géosynclinales» de la Téthys. De nombreux auteurs, par exemple Brönnimann (1955), Durand-Delga (1955), Dérès et Acheriteguy (1980), ont fait progresser les possibilités d'utilisation, pourtant difficiles, de ces corpuscules en stratigraphie. Mais le considérable saut d'échelle d'observation autorisé par la microscopie électronique à balayage, il y a un peu plus de vingt ans, devait logiquement entraîner de nouveaux progrès. Ainsi, la synthèse des trop rares données existantes sur la morphologie des squelettes d'organismes, dont la dissociation a fourni ces corpuscules, nous permet de dénier toute crédibilité à l'hypothèse attribuant ces organismes à des coccolithophoridées. Le rapprochement qui nous paraît le plus plausible

pourrait être fait avec les dinoflagellés marins calcaires. En outre, la connaissance admirablement précise de la constitution la plus fine d'un calcaire que permet le M.E.B. apporte enfin des possibilités d'évaluation des différentes sortes de nannofossiles. Nous avons cherché à réaliser une synthèse de ces données pétrographiques fines avec les connaissances toujours plus précises et plus étendues que les forages DSDP et ODP apportent sur le Crétacé océanique. Nous avons aussi cherché à tenir compte de certaines des observations réalisées par les biologistes sur les dinoflagellés marins actuels.

Pendant tout le Jurassique terminal et le Crétacé inférieur - soit pendant 35 millions d'années - et dans tout le domaine téthysien épicontinental, les nannoconidés ont extraordinairement proliféré lors de toutes les phases de mer propre. Ils sont ainsi parmi les premiers contributeurs lithogénétiques de l'histoire de la terre ; cela d'autant plus que des aptitudes diagénétiques particulières ont permis la transformation des vases initiales en des calcaires durs et fins au point d'en être souvent porcelanés (Noël et Busson, 1990). Et, lors de ces phases de mer propre, ils n'ont alors permis de se développer qu'à de rares organismes (certaines formes de radiolaires, tintinoïdiens, céphalopodes - en particulier les formes lisses d'ammonites -, rares formes de foraminifères benthiques, *etc.*). Dès que les eaux se chargeaient en argile, ils disparaissaient, permettant alors le retour et l'épanouissement des coccolithophoridées, des foraminifères planctoniques, de formes plus diversifiées de foraminifères benthiques, *etc.* De façon frappante, ces phénomènes fondamentaux d'association et d'exclusion entre les argiles, d'une part, et certains organismes et entre ces différents organismes d'autre part, se vérifient aussi bien à l'échelle d'alternances calcaires-marnes centimétriques à métriques qu'à l'échelle de formations plurihectométriques ou à l'échelle de bassins entiers (les uns à remplissage calcaire et argileux, les autres surtout argileux), voire de provinces mondiales (domaine téthysien *versus* domaine boréal). La généralisation de ces faits à des échelles de temps et d'espace aussi grandioses et aussi diverses élimine certaines interprétations antérieurement proposées : par exemple, le fait que, dans les alternances calcaires-marnes, l'arrivée des phyllites argileuses représenterait un bruit de fond permanent et les bancs carbonatés une simple augmentation temporaire de la productivité de nannofossiles calcaires ; ou l'hypothèse suivant laquelle la productivité des coccolithophoridées serait constante et leur abondance seulement diluée dans les bancs calcaires par le développement accéléré des *Nannoconus*, *etc.*

Les données océaniques ont été d'une grande fécondité. Contrairement à ce que l'on a pu croire lors des premières explorations, les nannoconidés ne sont pas absents de ce domaine. Ils ne sont pas strictement cantonnés à la Téthys. Ils n'ont pas été dissous sous la CCD. Ils ne sont pas cantonnés aux latitudes les plus basses. En fait, ils sont d'observation plus difficile que dans les faciès épicontinentaux, car ils s'avèrent non consolidés dans des sédiments peu lithifiés, et surtout ils sont rares et dispersés. En effet, même en phase de mer parfaitement propre et dans la

période de leur épanouissement maximal (du Tithonique au Barrémien), ils ne construisent pas de masses importantes de sédiments : dans les océans, ces calcaires propres sont représentés par des craies à coccolithophoridées, faciès qui ne se généraliseront qu'au Crétacé supérieur en domaine épicontinental. La seule hypothèse qui nous a paru plausible pour expliquer ces faits singuliers est celle d'une profondeur de dépôt excessive en ces océans embryonnaires.

Or, une telle inhibition des nannoconidés par une profondeur excessive de la tranche d'eau apparaît aussi susceptible d'expliquer des faits également singuliers constatés en domaine épicontinental ; en particulier, le cantonnement fréquent des bancs de calcaires à *Nannoconus* dans une frange hémipélagique et leur disparition progressive, mais indiscutable, dans la partie la plus profonde des bassins.

Une comparaison avec les conditions de vie des dinoflagellés marins actuels s'est révélée fructueuse. Ceux-ci s'avèrent d'une grande sobriété, laissant souvent les périodes les plus riches en nutriments à d'autres organismes marins. Cette observation répond au paradoxe que constitue l'extraordinaire productivité des bancs calcaires à *Nannoconus* pendant les périodes sans argile, c'est-à-dire *a priori* les moins riches en apports nutritifs continentaux. Le grand développement des dinoflagellés actuels a fréquemment été relié à des périodes de stabilité de la tranche d'eau. Or, une telle stabilité n'est-elle pas plus probable lors des phases de mers propres que lors du transport et du déplacement des phyllites argileuses ? La prolifération de certaines espèces de dinoflagellés actuels est une des causes de ces eaux rouges toxiques à l'égard de la plupart des autres organismes marins : cela ne rappelle-t-il pas ces exclusions remarquables qui caractérisent les couches à *Nannoconus* que Colom qualifiait de « zones abiotiques ». Enfin, certains dinoflagellés marins actuels ont un comportement quelque peu méroplanctonique : ce fait n'est-il pas la clef de cette limitation dans l'espace de l'extension des *Nannoconus* à des aires n'ayant pas excédé une certaine profondeur, limitation incompréhensible *a priori* pour du phytoplancton. Leur absence ou leur grande rareté dans les faciès black-shales - par ailleurs parfois si riches en coccolithophoridées - pourrait aussi tenir à ce stade benthique qui caractérise la vie du méroplancton, soit que l'anoxie de fond ait été létale à l'égard des organismes de ce stade, soit que la stratification des eaux se soit opposée à la remontée des formes germinatives.

Tous ces faits nous apparaissent comme des arguments, et non les moindres, pour conforter l'hypothèse d'un rapprochement des nannoconidés avec des dinoflagellés marins calcaires.

Une meilleure connaissance des conditions de vie des nannoconidés est importante dans la mesure où ceux-ci sont, de loin, les premiers constructeurs des calcaires « profonds » du domaine épicontinental. Elle permet d'ouvrir une voie de recherche nouvelle pour la compréhension des différences biologiques entre domaine téthysien et boréal.

Les contrastes climatiques, immanquablement évoqués par des différences de situations latitudinales, n'ont sans doute pas été les seuls. Des hinterlands périphériques différents ont pu imposer à cette sédimentation du Crétacé inférieur de véritables conditions ataviques. Ainsi, les bassins, inscrits dans les aires déjà immensément recouvertes par les plates-formes carbonatées jurassiques, ayant été dépourvues d'apports de phyllites argileuses, ont laissé le champ libre à la prolifération des nannoconidés : n'existent alors que des calcaires massifs de type Maiolica. Au contraire, les bassins inscrits dans des hinterlands moins carbonatés - par exemple des bassins d'Europe septentrionale ou d'Afrique du Nord - ont hérité de plus de phyllites argileuses et se sont surtout avérés favorables à la vie de coccolithophoridées, engendrant des séries à dominante marneuse.

On a pu opposer par ailleurs (Busson, 1986) des «temps brassés» aux «temps confinés» : ces derniers, couvrant la plus grande partie des temps phanérozoïques, ont été caractérisés par l'abondance de la matière organique, même en domaine océanique, par la fréquence des faunes ou des flores restreintes, par la grande extension des évaporites sur les plates-formes, etc. ; au contraire, les «temps brassés», au Néogène et au Quaternaire, sont remarquables par la généralisation des faciès marins ouverts, oxydés, par la régression des évaporites en domaine épicontinental, etc. Les faciès pélagiques du Crétacé inférieur auxquels nous nous intéressons ici nous semblent s'inscrire assez bien dans cette grande distinction. Nous avons vu en effet, sur des exemples vocontiens, qu'entre les bancs à *Nannoconus*, les interbancs marneux montrent souvent des indices de confinement (lamination, richesse en matière organique, spécialisation des foraminifères benthiques, etc.). Mais les couches à *Nannoconus* elles-mêmes, caractéristiques du domaine pélagique, du cœur des bassins marins, ne témoignent-elles pas aussi de conditions confinées ? La monospécificité fréquente de ces nannofossiles constructeurs, les exclusions très étendues à l'égard des autres organismes marins [coccolithophoridées, foraminifères planctoniques, la plupart des foraminifères benthiques et la quasi-totalité des autres organismes benthiques (échinides, mollusques, etc.)], l'absence très complète de tout matériel détritique, même très fin, nous apparaissent à cet égard tout à fait significatives.

Remerciements

La présente étude a été rendue possible, en particulier par les crédits du Centre National de la Recherche Scientifique (Unité associée 1209 et SDI 189) ; par des crédits de l'Action Spécifique Programmée «Évolution des climats et sédimentation» (Muséum National d'Histoire Naturelle) ; par des crédits du Muséum National d'Histoire Naturelle qui ont permis à l'un de nous de réaliser l'échantillonnage de carottes DSDP au Lamont Doherty Geological Observatory (N.Y.) ; par la disposition du microscope électronique à balayage du laboratoire de Géologie du

Muséum National d'Histoire Naturelle.

Nous remercions la National Science Foundation, qui nous a permis d'étudier des échantillons des legs 1-6-36-40-41.

L'échantillonnage des séries italiennes a été considérablement facilitée par l'aide de Fabricio Cecca, du Service Géologique d'Italie, de Guido Parisi et Angela Baldanza, de l'Université de Pérouse. Hubert Arnaud (Université de Grenoble) nous a aimablement fourni un échantillonnage du Tithonique de l'ermitage d'Esparron.

Annie Cornée a assisté l'un de nous (G.B.), de façon constante et particulièrement efficace, tant dans l'effort de documentation et de recherche que dans la mise au point du manuscrit. Alain Sournia a mis à notre disposition une importante littérature sur les dinoflagellés actuels. En outre, il a bien voulu relire ce texte, et nous fait part d'observations constructives. Jean-Gabriel Bréhéret, à qui nous avons soumis la première version du manuscrit, nous a fait bénéficier de suggestions particulièrement pertinentes. Bernard Lambert (Total - Compagnie française des Pétroles) a réalisé pour nous une reconstitution inédite d'un groupement de *Nannoconus*. Charlotte B. Schreiber (Queen's College, New-York) a bien voulu revoir les traductions anglaises. Katharina Perch-Nielsen a bien voulu rapporter sur ce texte, malgré les difficultés d'une prose insuffisamment simplifiée.

Agnès Roure a participé aux recherches documentaires, à l'élaboration de certains dessins, à la mise au point de la bibliographie et à la dactylographie d'une grande partie du manuscrit. Nicole Day nous a aidé dans les recherches documentaires. Michèle Destarac et Evelyne Cambreleng ont, respectivement, réalisé les tirages des photographies et les dessins qui illustrent cette note. Sophie Gonzalez et Annie Maurs ont contribué à la dactylographie. Jacques Sorant et Marie-Claire Laurent ont également aidé à la mise au point de ce manuscrit. A tous, nous manifestons notre reconnaissance.

RÉFÉRENCES

- Alvarez W. (1989). Evolution of the Monte Nerone Seamount in the Umbria-Marche Apennines. 1 : Jurassic-Tertiary Stratigraphy. *Boll. Soc. geol. ital.*, **108**, 3-21.
- Aubry M.-P. (1970). Importance géologique des *Nannoconus* dans les craies turoniennes de la région dieppoise. *Bull. Soc. géol. Normandie*, **60**, 1-7.
- Aubry M.-P. (1974). Remarques sur la systématique des *Nannoconus* de la craie. *Cah. Micropaleontol.*, **4**, 3-22.
- Bally A.W., L. Burbi, C. Cooper et R. Guelderoni (1986). Balanced sections and seismic reflection profiles across the Central Apennines. *Mem. Soc. geol. Ital.*, **35**, 257-310.
- Berger W.H. (1976). Biogenous deep-sea sediments: production, preservation and interpretation. In : *Chemical Oceanography*, J.P. Riley et R. Chester, éditeurs, Academic Press, London, New York,

San Francisco, 265-388.

Berger W.H. et P.H. Roth (1975). Oceanic Micropaleontology : Progress and Prospect. *Revs Geophys. Space Phys.*, **12**, 3, 561-636.

Bernoulli D. (1972). North Atlantic and Mediterranean mesozoic facies : a comparison. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **11**, 801-870.

Bernoulli D. et O. Renz (1970). Jurassic Carbonate facies and new Ammonite Faunas from Western Greece. *Eclog. geol. Helv.*, **63**, 2, 573-607.

Bralower T.J., S. Monechi and H.R. Thierstein (1989). Calcareous Nannofossil zonation of the Jurassic-Cretaceous boundary interval and correlation with the geomagnetic polarity timescale. *Mar. Micropaleont.*, **14**, 153-235.

Bréhéret J.G. (1983). Sur des niveaux de black shales dans l'Albien inférieur et moyen du domaine vocontien (sud-est de la France) : étude de nannofaciès et signification des paléoenvironnements. *Bull. Mus. natn Hist. nat., Paris, 4e sér., sect. C*, **1**, 113-159.

Bréhéret J.G. (1984). Nannofacies of laminated horizons in upper Barremian-lower Aptian of the Central North Atlantic and the occidental Tethys : indications of anoxic recurrent episodes. *IAS/ASF, Marseille, 5th European Regional Meeting of Sedimentology. Livre des Résumés (Poster)*.

Brönnimann P. (1955). Microfossils incertae sedis from the upper Jurassic and lower Cretaceous of Cuba. *Micropaleontology*, **1**, 1, 28-51.

Busson G. (1986). Époques du brassage et époques de confinement : une clef pour l'interprétation des phénomènes sédimentaires des temps phanérozoïques. *Abstracts du Symposium «Geochemistry of the earth surface and processes of mineral formation», mars 1986, Grenade, Espagne*, R. Rodriguez-Clemente et P. Fenoll Hach-Ali, éditeurs, 11.

Busson G. et D. Noël (1972). Sur la constitution de la genèse de divers sédiments finement feuilletés («laminites»), à alternances de calcaire et de matière organique ou argileuse. *C.r. Acad. Sci., Paris, sér. D*, **272**, 3172-3175.

Cecca F. (1982). Alcune ammoniti provenienti dalla «Maiolica» dell'Appennino Centrale (Umbria, Marche e Sabina). *Boll. Serv. geol. ital.*, **103**, 133-162.

Colom G. (1948). Fossil Tintinnids : Loricated infusoria for the order of the Oligotricha. *J. Paleont.*, **22**, 2, 233-263.

Colom G. (1955). Jurassic-Cretaceous pelagic sediments of the Western Mediterranean zone and the Atlantic area. *Micropaleontology*, **1**, 109-124.

Colom G. (1956). Lithofacies y micropaleontologica di las formaciones Jurássico neocomienses de la Sierra de Ricote (Murcia). *Boln Inst. Geol. min. Esp.*, **67**, 1-51.

Colom G. (1967). Sur l'interprétation des sédiments profonds de la zone géosynclinale baléare et subbétique (Espagne). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **3**, 299-310.

Combemorel R., P. Donze, G. Le Hegarat et L. Memmi (1985). Les dépôts du Jurassique terminal et du Crétacé basal en Tunisie nord-orientale. *Actes du 1er Congrès National des Sciences de la Terre, Tunis, septembre 1981*, **1**, 151-159.

Cotillon P., S. Ferry, C. Gaillard, E. Jautée, G. Latreille et M. Rio (1980). Fluctuations des paramètres du milieu marin dans le domaine vocontien (France Sud-Est) au Crétacé inférieur : mise en évidence par l'étude des formations marne-calcaires alternantes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **22**, 5, 735-744.

Darmedru C. (1982). La Microfaune dans les alternances Marne-Calcaire pélagiques du Crétacé inférieur Vocontien (Sud-Est de la France) Mise en évidence d'oscillations climatiques, *Thèse de Doctorat de 3ème cycle, Université Claude Bernard-Lyon 1*, 154 pp.

Darmedru C. (1984). Variations du taux de sédimentation et oscillations climatiques lors du dépôt des alternances marne-calcaire pélagiques. Exemple du Valanginien supérieur vocontien (S.E. de la

France). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **26**, 63-70.

Darmedru C., P. Cotillon et M. Rio (1982). Rythmes climatiques et biologiques en milieu marin pélagique. Leurs relations dans les climatiques dépôts crétacés alternants du bassin vocontien (S.E. France). *Bull. Soc. géol. Fr.*, **7**, 627-640.

Déres F. et J. Acheritéguy (1980). Biostratigraphie des nannoconidés. *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, **4**, 1, 1-53.

Durand-Delga M. (1955). Étude géologique de l'Ouest de la chaîne numidique. *Bull. Serv. Carte géol. Algérie, 2ème série, in 4ème carré, n° 24*, 2 vol.

El Kholi Y. (1972). Stratigraphie et sédimentologie de Crétacé supérieur entre le Var et la Bleone (Alpes de Haute-Provence). *Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard-Lyon 1*, 115 pp.

Erba E. (1986). I Nannofossili calcarei nell' Aptiano-Albiano (Cretacico inferiore : Biostratigrafia, Paleocceanografia e Diagenesi degli Scisti a Fucoidi del Pozzo Piobbico (Marche). *Thèse de Doctorat de Sciences de la Terre, Université de Milan, Département des Sciences de la Terre*, 313 pp.

Farinacci A. (1964). Microorganismi dei calcari «maiolica» E «Scaglia» osservati al microscopio Elettronico (Nannoconi E Coccolithophoridi). *Boll. Soc. paleont. ital.*, **3**, 172-181.

Ferry S. (1979). Alternances marne-calcaire : comparaison du contenu minéralogique et faunique des bancs et interbancs dans le Barrémien vocontien (S.E. de la France). *7ème Réunion des Sciences de la Terre, Lyon, Société Géologique de France Éd.*, 189.

Ferry S. et A. Schaaf (1978). The early Cretaceous Environment at Deep Sea Drilling Project, site 463 (Mid-Pacific mountains), with reference to the Vocontian through (French subalpine ranges), *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **62**, 669-682.

Fries G., G. Bizon et B. Beaudoin (1986). Séquences sédimentaires et évolution de la microfaune de l'Aptien au Cénomanién : l'exemple du sud-est de la France. *Bull. Cent. Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, **10**, 2, 373-403.

Futterer D. (1976). Kaekige Dinoflagellaten («Calciodinelloideae» und die Systematische Stellung der Thoracosphaeroideae. *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **151**, 119-141.

Garrison R.E. (1967). Pelagic limestones of the Oberalm beds (Upper Jurassic-Lower Cretaceous), Austrian Alps. *Bull. can. Petrol. Geol.*, **15**, 21-49.

Grünau H.R. et H. Studer (1956). Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Bianconenkalken des Südtessins. *Experientia*, **12**, 4, 141-143.

Harland R. (1988). Dinoflagellates, their cysts and Quaternary stratigraphy. *New Phytol.*, **108**, 111-120.

Herbert T.D., R.F. Stallard et A.G. Fischer (1986). Anoxic events, productivity rhythms, and the orbital signature in a mid-cretaceous deep-sea sequence from Central Italy. *Paleoceanography*, **1**, 495-506.

Inouye I. et R.N. Pienaar (1983). Observations on the life cycle microanatomy of Thoracosphaera heimii (Dinophyceae) with special reference to its systematic position. *S. Afr. Tydskr. Plantk.*, **2**, 1, 63-75.

Jansa L., J.V. Gardner et W.E. Dean (1978). Mesozoic Sequences of the Central North Atlantic. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **41**, 991-1010.

Lambert B. (1988). Nannofossiles calcaires de l'Albien supérieur et du Vraconien du Cameroun méridional. *Cah. Micropaleont.*, **2**, 2, 33-60.

Le Hegarat G. et J. Remane (1968). Tithonique supérieur et Berriasien de l'Ardèche et de l'Hérault. Corrélation des ammonites et des calpionelles. *Geobios*, **1**, 7-70.

Lowrie W. et W. Alvarez (1984). Lower Cretaceous magnetic stratigraphy in Umbrian pelagic limestones sections. *Earth planet. Sci. Letts*, **71**, 315-328.

Luterbacher H. (1972). Foraminifera from the Lower Cretaceous and Upper Jurassic of the Northwestern Atlantic. *Init. Repts Deep*

Sea Drilling Proj., **11**, 561-593.

Memmi L. (1989). Le Crétacé inférieur (Berriasien-Aptien) de Tunisie. Biostratigraphie, paléogéographie et paléoenvironnements. *Thèse Doctorat d'État ès-Sciences, Université Claude Bernard -Lyon 1*, 2 vol., 158 pp.

Mortimore R.N. et Fielding P.M. (1989). The relationship between texture, density and strength of chalk. *International Chalk Symposium, London 1989*, 47-68.

Mutterlose J. (1987). Calcareous Nannofossils and Beleminites as Warm Water Indicators from the NW-german Middle Aptian. In : Das Klima der Kreide-Zeit, E.Kemper, éditeur, *Geol. Jb.*, **A96**, 293-314.

Mutterlose J. et I. Harding (1987). The Barremian Blätterton : an Anoxic Warm Water sediment of the Lower Saxony Basin. In Das Klima der Kreide - Zeit, E. Kemper, éditeur, *Geol. Jb.*, **A96**, 187-207.

Noël D. (1968). Nature et genèse des alternances de marnes et de calcaires du Barrémien supérieur d'Angles (Fosse vocontienne, Basses Alpes). *C.r. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **266**, 1223-1225.

Noël D. (1978). Les calcaires à *Nannoconus* (dits Calcaires à Calpionelles) de l'ermitage d'Esparron (Isère), au passage Tithonique-Berriasien. Note Lab. Paléont. Univ. Genève, **13**, 109-111.

Noël D. et G. Busson (1980). Les laminites riches en matière organique et à nannoplancton : essai de typologie et signification génétique. *26^{ème} Congrès Géologique International, Paris, 1980, Symposium S06 3.3, Résumé*, **2**, 445.

Noël D. et G. Busson (1990). La genèse des calcaires fins pélagiques pendant le règne des dinokystes calcaires (Jurassique et Crétacé inférieur). *Sci. géol. Bull.*, **43**, 1-31.

Noël D. et M. Melguen (1978). Nannofacies of Cape Basin and Walvis Ridge Sediments, lower Cretaceous to Pliocene (leg 40). *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **40**, 487-24.

Perch-Nielsen K. (1979). Calcareous Nannofossils from the Cretaceous between the North Sea and the Mediterranean. Aspekte der Kreide Europas. *I.U.G.S. Ser. A*, **6**, 223-273.

Perch-Nielsen K. (1988). New Lower Cretaceous Calcareous Nannofossil species from England. *INA Newsletters*, **10**, 30-36.

Premoli Silva I., E. Erba et M.E. Tornaghi (1989). Paleoenvironmental Signals and Changes in Surface Fertility in Mid Cretaceous Corg-Rich Pelagic Facies of the Fucoid Marls (central Italy). *Geobios, mém. spéc.*, **11**, 225-236.

Proto-Decima F. (1974). Legs 27 calcareous Nannoplankton. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **27**, 589-619.

Proto-Decima F., F. Medizza et L. Todesco L. (1978). South Atlantic leg 40 calcareous Nannofossils. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **40**, 571-634.

Reid P.C. (1978). Dinoflagellate cysts in the plankton. *New Phytol.*, **80**, 219-229.

Robertson A.H.F. et D.M. Bliefnick (1983). Sedimentology and origin of Lower Cretaceous pelagic Carbonates and redeposited clastics, Blake-Bahama Formation, DSDP site 534, Western Equatorial Atlantic. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **76**, 795-828.

Roth P.H. (1973). Calcareous nannofossils - leg 17, Deep Sea Drilling Project. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **17**, 695-794.

Roth P.H. (1978). Cretaceous nannoplankton biostratigraphy and oceanography of the north western Atlantic ocean. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **44**, 731-759.

Roth P.H. et J.L. Bowdler (1981). Middle Cretaceous calcareous nannoplankton biogeography and oceanography of the Atlantic Ocean. *S.E.P.M. Spec. publ.*, **32**, 517-546.

Roth P.H. et K.R. Krumbach (1986). Middle cretaceous calcareous nannofossil biogeography and preservation in the Atlantic and Indian Oceans : Implications for paleoceanography. *Mar. Micropaleont.*, **10**, 235-266.

Sournia A. (1986). *Atlas du Phytoplankton marin. Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées, Radiophycées*. CNRS Éd., 1 vol., 219 pp.

Tangen K., L.E. Brand, P.L. Blackwelder et R.R.L. Guillard (1982). *Thoracosphaera heimei* (Lohman) Kamptner is a dinophyte : observations on its morphology and life cycle. *Mar. Micropaleont.*, **7**, 193-212.

Tappan H. (1980). *The paleobiology of plant protists. 1 vol.*, W.H. Freeman 2 Company, San Francisco.

Tappan H. et A.R.H. Loeblich (1971). Geobiologic implications of Fossil phytoplankton Evolution and Time-Space Distribution. Symposium on Palynology of the Late Cretaceous and Early Tertiary. *Geol. Soc. Am. Bull., sp. pap.*, **127**.

Taylor R.J. (1978). The biostratigraphy of Lower Cretaceous calcareous nannoplankton from North-West Europe and North Africa. Ph. D., Université de Londres (unpublished), 362 pp.

Taylor F.J.R. et U. Pollinger (1987). Ecology of Dinoflagellates. In : *The Biology of Dinoflagellates*, F.J.R. Taylor, éditeur, Bot. Monogr., **21**, Blackwell Scientific publ., 391-470.

Thierstein H.R. (1976 a). Lower Cretaceous Calcareous Nannoplankton Biostratigraphy. *Abh. Geol. B -A*, **29**, 3-52.

Thierstein H.R. (1976 b). Mesozoic Calcareous nannoplankton Biostratigraphy of marine sediments. *Mar. Micropaleont.*, **1**, 325-362.

Tréjo M. (1960). La familia Nannoconidae y su alcance estratigráfico America (Protozoa-incertae sedis). *Boll. Asoc. mexic. Geologos Petrol.*, **12**, 9/10, 259-314.

Tréjo M. (1969). *Conusphaera mexicana*, un nuevo coccolithophorido del Jurassico superior de Mexico. *Revta Inst. mexic. Petrol.*, **1**, 5-9.

Wall D. (1971). Biological problems concerning fossilizable Dinoflagellates. *Geoscience and Man*, **3**.

Wise S.W. et Wind F.H. (1977). Mesozoic and Cenozoic calcareous nannofossils recovered by DSDP leg 36 drilling on Falkland plateau S.W. Atlantic sector of Southern Ocean. *Init. Repts Deep Sea Drilling Proj.*, **36**, 269-491.