

EVOLUTION DES FAUNES DE VERTÉBRÉS À LA LIMITE TRIAS-JURASSIQUE: APPORTS DE LA LORRAINE

Gilles CUNY¹

RESUME. L'étude des vertébrés fossiles des sites lorrains de Saint-Nicolas-de-Port, Provenchères-sur-Meuse et Hettange-Grande ne permet pas de mettre en évidence une crise biologique de type catastrophique à l'extrême fin du Trias dans l'aire géographique considérée. Entre le Norien et l'Hettangien, on observe plutôt un rééquilibrage écologique des faunes dû à la transgression rhétienne. Cependant, la définition d'un étage Rhétien en Europe demeure malaisée, ce qui ne facilite pas l'étude de la vitesse des renouvellements fauniques.

MOTS-CLEFS: Norien, Rhétien, Hettangien, vertébrés, Lorraine (France), crise biologique.

ABSTRACT. The study of vertebrate fossils from the main sites of the Triassic-Jurassic boundary in Lorraine (Saint-Nicolas-de-Port, Provenchères-sur-Meuse, Hettange-Grande) does not allow to recognize a biological crisis of catastrophic type. Instead, the faunas show a slow ecological change between the Norian and the Hettangian as the result of the Rhaetian transgression. However, the definition of a Rhaetian stage in Europe remains difficult, which poses additional problems for the study of the rate of this faunal change.

KEY-WORDS: Norian, Rhaetian, Hettangian, Vertebrates, Lorraine (France), biological crisis.

1. INTRODUCTION

Depuis quelques années l'étude des renouvellements fauniques de la fin du Trias connaît un regain d'intérêt important. Certains y voient une crise majeure dans l'histoire de la vie sur Terre (Fowell & Olsen, 1993; Fraser, 1992; Olsen & Sues, 1986; Olsen, 1988, Olsen *et al.*, 1990) tandis que d'autres considèrent que nous avons affaire à deux crises séparées, l'une à la fin du Carnien, l'autre à l'extrême fin du Trias (Benton, 1986a,b, 1991; Gilliland, 1992; Johnson & Simms, 1989). Enfin, une minorité ne voit rien de bien exceptionnel durant cette période de temps (Weems, 1992). Il est malheureusement toujours très délicat de mener des études globales à une échelle suffisamment fine pour disséquer des phénomènes aussi complexes que ceux dont il est question ici. C'est pourquoi il y a maintenant cinq ans, j'ai essayé de mener une étude aussi fine que possible, non pas à une échelle globale, mais à une échelle plus réduite, c'est-à-dire restreinte à la France et au Luxembourg (Cuny, 1993b, en préparation). Dans cette aire géographique restreinte, nous ne disposons malheureusement pas de données concernant le Carnien. Le travail a donc été

limité à une étude des renouvellements fauniques de l'extrême fin du Trias, c'est-à-dire entre le Norien et l'Hettangien. Pour cela, près de 40 sites ont été passés en revue (Fig. 1), dont seuls 13 sont suffisamment bien connus pour être retenus (Cuny, 1993b, en préparation). Parmi ces 13 sites, 3 des plus importants se situent dans le bassin lorrain: Saint-Nicolas-de-Port, Provenchères-sur-Meuse et Hettange-Grande. A travers ces trois sites, je me propose donc dans cet article de suivre les modifications subies par les faunes de vertébrés entre la fin du Trias et le début du Jurassique.

2. LE PROBLÈME DE LA DÉFINITION DU RHÉTIEN

Une telle étude se heurte cependant rapidement à un problème majeur: celui de la définition du Rhétien, dernier étage du Trias, mais également le plus mal défini. Avoir un problème pour définir la période de temps durant laquelle on suppose qu'une crise importante a eu lieu rend toute étude aléatoire. Je ne peux reprendre ici un historique complet des différentes

¹ University of Bristol, Department of Geology, Wills Memorial Building, Queen Road, Bristol BS8 1RJ, U.K.

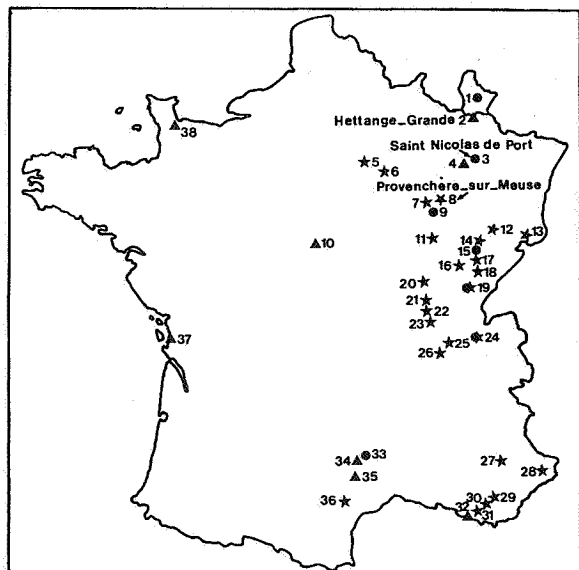


Figure 1. Carte de répartition des sites ayant livrés des vertébrés à la limite entre le Trias et le Jurassique en France et au Luxembourg. 1: Medernach, 2: Hettange, 3: Saint-Nicolas-de-Port, 4: Xeuilly, 5: Artonges, 6: : Dontrien, 7: Chalindrey, 8: Provenchères-sur-Meuse, 9: Violot, 10: Saint-Amand, 11: Sombornon, 12: Velleminfroy, 13: Belfort, 14: Miserey, 15: Beure, 16: Moissey, 17: Vorges, 18: Nans-sous-Sainte-Anne, 19: Lons-le-Saunier, 20: Antully, 21: Milly, 22: Pierreclos, 23: Bussières, 24: Saint-Rambert-en-Bugey, 25: Saint-Cyr-au-Mont-d'or, 26: Dommartin, 27: Digne, 28: Courmettes, 29: Cuers, 30: Solliès, 31: Vieux-Beausset, 32: Sanary, 33: Alzon, 34: Saint-Laurent-de-Trèves, 35: Lodève, 36: Saint-Chinian, 37: Le Veillon, 38: Airel. Cercles: gisements noriens, étoiles: gisement rhétiens, triangles: gisements hettangiens.

définitions de cet étage, cela a été fait par ailleurs (Cuny, 1993b), et il me suffira de dire qu'à l'heure actuelle, bien qu'il soit reconnu comme valide par la Subcommission on Triassic Stratigraphy de l'International Union of Geological Sciences, cet étage ne dispose pas de stratotype et que sa définition demeure sujette à caution (Tozer, 1993 *contra* Baud, 1993). Compte tenu que le présent travail ne concerne qu'une aire géographique limitée, j'ai utilisé le terme Rhétien sous son ancienne définition qui correspond en fait à la zone à *Rhaetavicula contorta*. Cependant, dans l'est de la France et au Luxembourg, le Rhétien apparaît sous son faciès souabe et sa définition devient essentiellement lithologique, *Rhaetavicula contorta* étant le plus souvent absent des gisements qui ont livré des vertébrés. Il se présente alors comme un faciès transgressif dont la base est marqué par un «bone-bed» (Lebouche-Bernet-Rolland, 1972). En l'absence de données palynologiques, cette définition est cependant parfois difficile à appliquer comme nous le verrons pour le site de Saint-Nicolas-de-Port. Elle possède de plus un inconvénient majeur, celui de substituer à un Étage, c'est-à-dire une unité de temps

bien définie, un faciès, qui est nécessairement diachronique suivant le lieu où l'on travaille. A partir de là, il ne faut pas perdre de vue qu'un travail tel que celui qui est présenté ici demeurera extrêmement difficile à corréliser avec des études équivalentes trop éloignées géographiquement.

3. LES FAUNES NORIENNES: EXEMPLE DE SAINT-NICOLAS-DE-PORT

En France et au Luxembourg, les faunes noriennes ont généralement un cachet terrestre très prononcé et sont dominés par le dinosaure prosauropode *Plateosaurus*. C'est notamment ce que l'on observe dans le Jura (Cuny, 1993b; Cuny & Mazin, 1993). Le site de Saint-Nicolas-de-Port nous apporte une faune beaucoup plus diversifiée, qui permet de se faire une idée plus précise de cette faune norienne.

Cependant, Saint-Nicolas-de-Port a souvent été considéré comme d'âge Rhétien sur la base de données lithologiques car il présente un faciès franchement transgressif (Laugier, 1971 ; Russell *et al.*, 1976; Sigogneau-Russell, 1983; Hahn *et al.*, 1989). La palynologie permet souvent de confirmer un âge Rhétien pour ce type de dépôts grâce à l'existence de marqueurs stratigraphiques tels *Rhaetipollis germanicus*, *Granuloperculatipollis rudis* et *Rhaetogonyaulax rhaetica* (Rauscher, 1992), bien qu'Adloff & Doubinger (1982, 1983) indiquent que cette définition n'est valable que sur un domaine géographique limité. Malheureusement, les études palynologiques menées sur le site de Saint-Nicolas-de-Port se sont toutes révélées stériles.

Sur la base des faunes de vertébrés, l'âge de ce site peut apparaître extrêmement difficile à déterminer car les faunes rhétiennes se caractérisent essentiellement, non pas par des formes propres, mais plutôt par la disparition des grands tétrapodes typiques du Keuper européen (Cuny, 1993b). Le raisonnement stratigraphique est alors basé sur des faits négatifs (absence de tel ou tel taxon) et il est donc relativement moins fiable qu'en présence de formes dont le statut de marqueur stratigraphique ne puisse être mis en doute. C'est là toute la difficulté de raisonner sur un étage représenté par un faciès transgressif mais malheureusement, on ne dispose pas pour l'instant d'un canevas stratigraphique suffisamment bien défini pour résoudre ce problème de manière définitive.

La liste faunique complète de ce site est donnée en annexe. La première remarque que l'on peut faire en voyant cette liste est l'extrême richesse de ce site en microrestes de mammifères, richesse qui a valu à

Saint-Nicolas-de-Port sa renommée. Cela indique cependant une influence continentale importante sur le dépôt des sédiments, les Vosges étant certainement émergés à cette époque (Maubeuge, 1992). Malheureusement, cette faune mammalienne est dans sa majeure partie inédite et ne peut donc apporter beaucoup d'informations sur l'âge de ce site (Sigogneau-Russell *et al.*, 1986; Sigogneau-Russell & Hahn, 1994). On remarquera ensuite l'absence du genre *Hybodus*, qui pourtant domine la plupart des dépôts de ce type durant le Norien et le Rhétien. Il est remplacé dans le rôle de sélacien prédateur de type arracheur par le néosélacien *Rhomphaiodon nicolensis*. *Rhomphaiodon* a été reconnu comme un néosélacien sur la base de la structure de son émail dentaire, mais morphologiquement, ses dents sont pratiquement identiques à celles d'*Hybodus* (Duffin, 1993). Il est donc possible que dans d'autres sites, en l'absence d'étude en microscopie électronique, une confusion entre hybodontes et néosélaciens existe. Il faut également noter la présence de *Nemacanthus monilifer*, qui était jusqu'à présent considéré comme un marqueur du Rhétien, mais dont la présence a depuis été observée dans le site Norien de Medernach (obs. pers.). La plupart des autres taxons reconnus dans ce gisement ont une répartition stratigraphique englobant aussi bien le Norien que le Rhétien. Cependant, en opposition avec la liste faunique récemment publiée par Sigogneau-Russell & Hahn (1994), je n'ai jamais pu observer dans le matériel mis à ma disposition les genres *Birgeria*, *Colobodus*, *Gyrolepis* et *Sargodon* (cf. Cuny & Ramboer, 1991). Concernant la liste des sélaciens donnée par Sigogneau-Russell & Hahn (1994), je renvoie au travail de Duffin (1993). De plus, je ne partage pas l'assertion de Sigogneau-Russell & Hahn (1994) selon laquelle: «*At present, none of the group discovered at SNP permits a precise biostratigraphic assessment*» pour quatre raisons:

1. Duffin (1993) note que les dents de *Rhomphaiodon nicolensis* sont très proches de dents décrites par Jaekel (1914) en provenance du Knollenmergel d'Halberstadt tandis que la présence de cette espèce ne peut être démontrée dans aucun site rhétien. La faune de Saint-Nicolas-de-Port apparaît donc très proche de celle d'Halberstadt (voir également Buffetaut & Wouters, 1986).
2. On observe une grande diversité des amphibiens temnospondyles avec trois super-familles représentées tandis qu'à ma connaissance deux au moins de ces deux super-familles (Capitosauroida et Metoposauroida) n'ont pour l'instant jamais été enregistré dans le Rhétien européen.
3. La répartition stratigraphique du phytosaure *Rutiodon (Angistorhinopsis) ruetimeyeri*, contrairement aux idées énoncées par Huene (1922) ne semble pas dépasser le Knollenmergel (cf. Buffetaut & Wouters, 1986; Galton, 1986). Il faut

cependant noter que l'attribution de l'espèce *ruetimeyeri* au genre *Rutiodon* tel que défini par Ballew (1989) peut paraître discutable. Mais cela dépasse le cadre du présent travail. Il faut en tous cas noter que jusqu'à présent les phytosaures, grâce à la vitesse à laquelle ils ont évolué, se sont révélés de bons marqueurs stratigraphiques (Lucas & Hunt, 1993).

4. La présence relativement commune de dents attribuables au dinosaure *Plateosaurus* (Fig. 2) est également typique du Knollenmergel (Cuny, 1993b; Sander, 1992).

La faune de Saint-Nicolas-de-Port peut alors s'interpréter comme une faune plus proche de celle du Knollenmergel allemand que de celle du Rhétien européen comme par exemple celle de Provenchères-sur-Meuse, avec d'une part des taxons marqueurs du sommet du Norien comme les genres *Rutiodon ruetimeyeri* et *Plateosaurus*, mais également avec une grande diversité de formes terrestres et la présence de faunes amphibiens que l'on suppose mal supporter les eaux salées, comme les amphibiens temnospondyles.

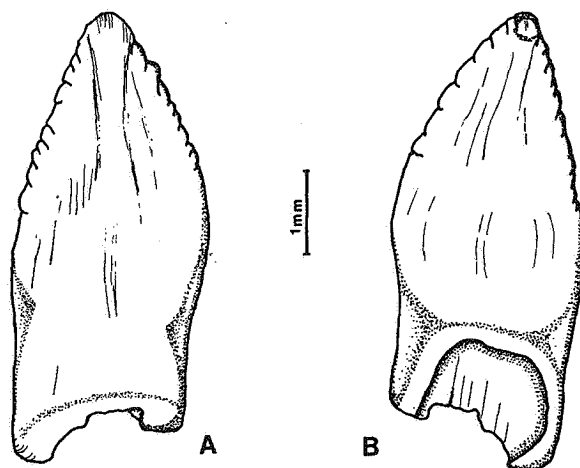


Figure 2. Dent de *Plateosaurus* (Saint-Nicolas-de-Port) en vue labiale (A) et linguale (B). Collection de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (IRSNB), n° RAS094G.

4. LES FAUNES RHÉTIENNES: EXEMPLE DE PROVENCHÈRES-SUR-MEUSE

Provenchères-sur-Meuse est un site connu depuis au moins 1868 (Sautier, 1868) et qui a livré la faune la plus riche et la plus diversifiée que l'on puisse attribuer de manière sûre au Rhétien tel que je l'ai défini dans ce travail. Les fossiles issus des quatre carrières du bourg sont aujourd'hui dispersés dans de nombreuses institutions et collections privées, ce qui ne

facilite pas une révision exhaustive (Cuny, sous presse). Ce site, outre des micro-restes de vertébrés (écailles et dents de poissons pour la plupart) a également livré une mésofaune constituée de fragments osseux et de dents dont la taille varie entre un et plusieurs centimètres mais qui manquent cruellement de caractères diagnostiques, interdisant toute détermination au-delà du niveau familial. Cela explique que la liste faunique proposée en annexe soit aussi ouverte du point de vue de la taxinomie.

On retrouve dans ce site toute une faune de requins et de poissons osseux qui dominent largement et qui présente une grande diversité: hybodonte de type arracheur (*Hybodus*, Fig. 3A) et broyeur (*Lissodus*), Palaeonisciformes carnivores (dents de type «*Birgeria*» et «*Saurichthys*») et de type broyeur (*Paralepidotus?*, *Sargodon*). Cet assemblage est tout à fait caractéristique de tous les gisements rhétiens que l'on trouve en France (Cuny, 1993b). Il est même caractéristique des assemblages de la base du Rhétien où les formes comme *Paralepidotus* n'ont pas encore été complètement remplacées par des poissons broyeurs plus évolués dont *Sargodon* est l'archétype (Cuny, 1993a). En plus de cette faune de poissons on remarque la présence de reptiles marins, plésiosaures et ichthyosaures, qui sont régulièrement signalés dans les gisements rhétiens à travers l'Europe. Certaines dents avaient été attribuées par les auteurs anciens (Sauvage, 1907) à *Termatosaurus alberti*, espèce caractéristique du Rhétien. Cependant, une révision de ces dents (Bardet & Cuny, 1993, Cuny, sous pres-

se) montre qu'elles ne possèdent aucun caractère diagnostique et qu'elles doivent par conséquent être attribuées à un Plesiosauria indéterminé (Fig. 3B), sans plus de précisions. Le Rhétien perd ainsi l'un des rares taxons de vertébrés considéré pendant un temps comme un marqueur de l'étage.

En plus de cette faune somme toute classique, Provenchères-sur-Meuse offre des taxons tout à fait inhabituels. On notera ainsi chez les Sélaciens la présence de *Palaeobates?* et d'un holocéphale, formes suffisamment rares dans ces niveaux pour que leur présence soit signalée. Ces spécimens déposés à l'Université Claude Bernard Lyon I (n° 93300 et 93308) mériteraient une étude soignée dans un avenir proche. On remarque également dans la collection privée de Marc Thomassin la présence d'un fragment de mâchoire (Fig. 4) très proche de ceux attribués au Palaeonisciformes géant *Severnichthys* dans le Rhétien d'Aust Cliff (Storrs, 1994).

Les phytosaures, qui occupaient la niche écologique de nos actuels crocodiles, sont représentés à Provenchères-sur-Meuse par quelques dents, deux vertèbres caudales et un ilion (?). Ce matériel est cependant moins bien conservé qu'à Saint-Nicolas-de-Port, et si les dents apparaissent différentes de celles de *Rutiodon ruetimeyeri*, elles n'offrent aucun caractère diagnostique permettant de les rattacher à un genre en particulier.

Parmi les autres restes osseux énigmatiques, on note la présence de deux vertèbres caudales qui appartaient selon toute vraisemblance à un dinosaure prosauropode. Cependant, les prosauropodes possèdent un squelette post-crânien qui varie très peu d'une famille à l'autre, si bien qu'il n'est pas possible d'attribuer ces vertèbres à une famille en particulier. Là encore, ce manque d'éléments diagnostiques est gênant pour bien interpréter cette faune. En effet, durant le Norien, les faunes de prosauropodes européennes ont été dominées par la famille des Plateosauridae tandis que le Rhétien a vu apparaître en Angleterre deux nouvelles familles: les Thecodontosauridae et les Melanorosauridae (GALTON, 1990). Or, nous ne pouvons préciser ici si nous avons affaire à un Plateosauridae rescapé du Norien ou à un Melanorosauridae provenant d'Angleterre. Les Thecodontosauridae peuvent cependant être éliminés du fait de leur aspect beaucoup plus gracile que le matériel trouvé à Provenchères-sur-Meuse.

Pour conclure, en comparant les faunes de Saint-Nicolas-de-Port et de Provenchères-sur-Meuse, on remarquera que ces dernières présentent une influence marine beaucoup plus nette.

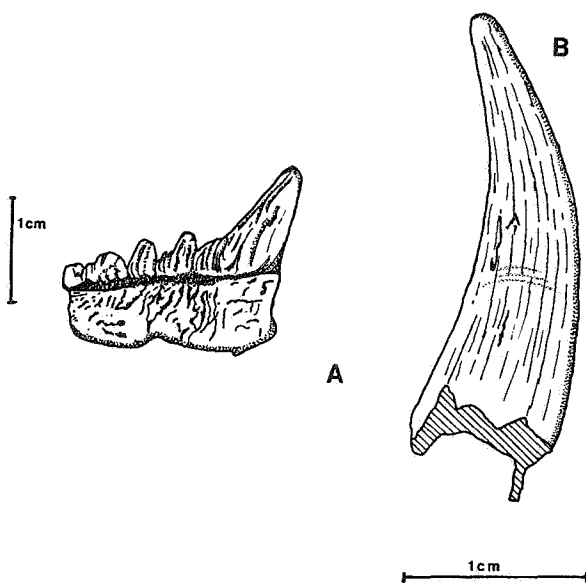


Figure 3. A: *Hybodus cloacinus*, moitié de dent en vue linguale (Provenchères-sur-Meuse). Collection Petitclerc, Université Pierre et Marie Curie (UPMC). B: Dent de Plésiosaure indéterminé (Provenchères-sur-Meuse), attribuée à *Termatosaurus alberti* dans la collection Petitclerc (UPMC).

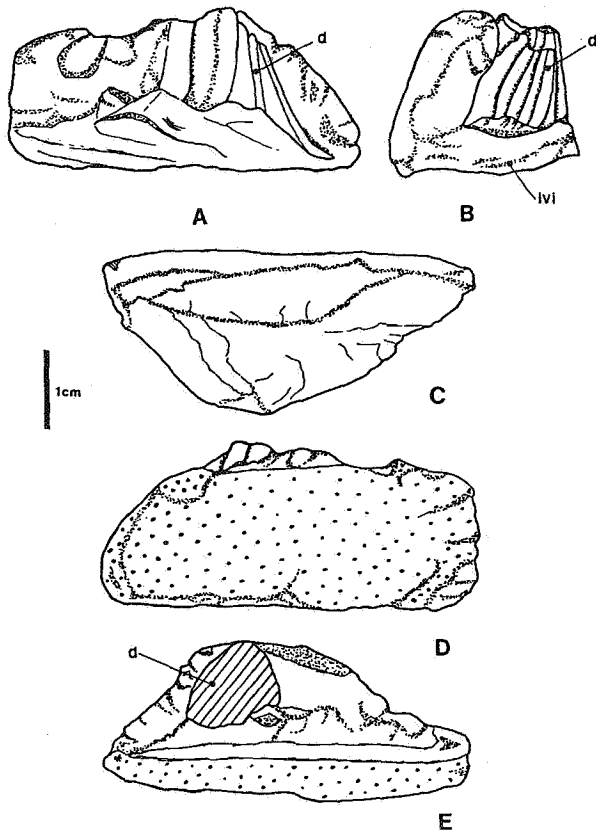


Figure 4. Fragment de mâchoire de *Severnichthys* sp. de la collection THOMASSIN (Provençhères-sur-Meuse) en A: vue linguale, B: vue craniale ? ou caudale ?, C: vue ventrale ? ou dorsale ?, D: vue labiale, E: vue occlusale, d: dent, lvi: lame ventro-interne.

5. LES FAUNES HETTANGIENNES : EXEMPLE D'HETTANGE-GRANDE

Comme la plupart des gisements hettangiens européens, Hettange-Grande présente un faciès nettement plus marin que les deux précédents. Hettange-Grande, stratotype de l'Hettangien, est surtout connu pour sa richesse en invertébrés (Terquem, 1855; Terquem & Piette, 1868) et n'a livré que peu de restes de vertébrés. Une liste en est donnée en annexe. Ces quelques vertébrés sont cependant très riches d'enseignements. On remarque tout d'abord la présence d'un holocéphale, *Myriacanthus paradoxus*, qui comme je le disais plus haut, sont des formes plutôt rares à cette époque. Or cet holocéphale est seul, puisque jusqu'à présent, aucun sélaciens ou poissons osseux associé n'a été signalé. Il pourrait s'agir d'une lacune dans la collecte des fossiles, car au siècle dernier, les paléontologues ne s'intéressaient guère aux dents centimétriques ou millimétriques, qui sont pourtant riches d'enseignements.

La découverte la plus étonnante est certainement celle de trois dents de phytosaures (Huene & Maubeuge,

1954). Ces animaux sont en effet censés s'éteindre à la fin du Trias. Une étude géochimique devrait bientôt pouvoir permettre de démontrer si ces dents sont ou non remaniées. Cependant, leur excellent état de préservation ainsi que les données sédimentologiques (Maubeuge, comm. pers.) ne semblent pas indiquer de remaniement.

La présence de dinosaures théropodes ou de ptérosaures, signalé par les auteurs anciens (Gervais, 1859; Terquem, 1855; Terquem & Piette, 1868) ne peut être démontré avec certitude car le matériel décrit à cette époque semble avoir été égaré.

Dans l'ensemble cependant, on ne peut qu'être étonné du grand nombre de vertébrés à affinités terrestres que l'on trouve dans ce gisement marin, et de leurs relations étroites avec les faunes du Trias.

6. EVOLUTION DES FAUNES DE VERTÉBRÉS AU TRIAS TERMINAL

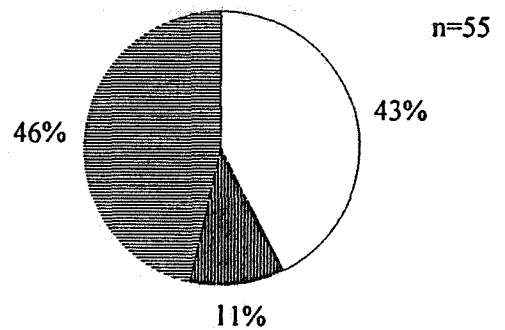
Il est difficile d'analyser l'évolution d'un ensemble d'écosystèmes à partir de seulement trois gisements. Cependant les trois gisements décrits rapidement ci-dessus et pris à titre d'exemple sont significatifs d'une évolution que l'on voit se dessiner lorsqu'on étudie l'ensemble des sites de cette période en France et au Luxembourg. La figure 5 montre la répartition des faunes de vertébrés en fonction de leurs modes de vie (terrestres, amphibiens ou marins) telle qu'elle apparaît lors de l'étude menée sur l'ensemble de la France et du Luxembourg (Cuny, 1993b). Il est intéressant de noter que le pourcentage de faunes d'affinités terrestres, important durant le Norien, devient beaucoup plus négligeable durant le Rhétien. On observe également une chute significative du pourcentage des faunes amphibiens entre ces deux étages, due à la disparition des amphibiens temnospondyles, ou tout au moins à leur raréfaction drastique. L'ensemble de ces données semble suggérer une extinction, ou tout au moins une chute brutale de diversité, des amphibiens temnospondyles et des grands reptiles herbivores à la limite entre le Norien et le Rhétien, tandis que les animaux terrestres de petite taille sont peu touchés (Cuny, 1993b, en préparation). Par contre, on voit apparaître avec le début du Rhétien une plus grande diversité des faunes de poissons et de reptiles marins. Ce schéma est en fait directement lié à la transgression rhétienne. Cette transgression a réduit les surfaces émergées de l'archipel européens qui ne pouvaient plus supporter des populations de grands herbivores. Ceci explique la disparition des Plateosauridae en Europe avant la fin du Trias. Les animaux terrestres de petites tailles (Mammifères et Lépidosauromorphes) seront moins touchés par ce phénomène compte tenu de leur besoin nutritionnel

moindre et on en retrouve quelques fossiles dans le Rhétien, notamment dans le Jura (Cuny, 1993b). La disparition des amphibiens temnospondyles amphibiens et la survivance des phytosaures peut certainement s'expliquer par une plus grande sensibilité des amphibiens à l'augmentation de la salinité liée à la transgression. En effet, chez les amphibiens, seuls les Trematosauroides ont réussi à s'adapter au milieu marin (Carroll, 1988), et la plupart des autres temnospondyles sont considérés comme des animaux d'eaux douces (Hunt *et al.*, 1993) tandis qu'on a déjà enregistré des phytosaures en milieu marin (Buffetaut, 1993). Enfin cette transgression offre une voie de dispersion pour toutes les faunes marines, poissons et reptiles, qui vont donc se diversifier considérablement. C'est ainsi que l'on verra des poissons de type broyeur quelque peu archaïques comme les Perleididae ou *Paralepidotus* être remplacés par des formes plus évoluées comme *Sargodon tomicus*.

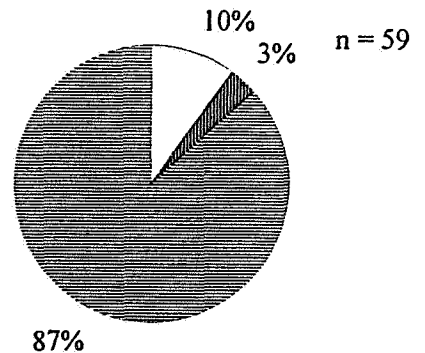
Dans ce schéma, Saint-Nicolas-de-Port est extrêmement intéressant car sédimentologiquement il présente déjà les traces de la transgression rhétienne, mais sa faune reste encore typiquement norienne avec la présence d'amphibiens temnospondyles, de *Rutiodon ruetimeyeri*, et de *Plateosaurus* ainsi qu'une faune de poissons relativement peu diversifiée. Il faut cependant remarquer l'apparition dans ce gisement de *Nemacanthus monilifer* et de Pycnodontes. Les pycnodontes sont connus dès le Norien en Lombardie, dans un environnement marin, mais sont absents dans les autres sites noriens de France et d'Allemagne. Ces animaux semblent donc être les premiers marqueurs de l'influence de la transgression rhétienne sur les faunes noriennes. Cependant, globalement, les faunes de Saint-Nicolas-de-Port restent typiques du Norien. Nous sommes donc en présence d'un gisement qui semble faire le lien entre les faunes pré-transgression et post-transgression rhétienne, indiquant que ce réaménagement écologique n'est pas un phénomène catastrophique, mais étalé dans le temps et présentant des stades intermédiaires.

Les faunes hettangiennes présentent quant à elles des caractères étonnants. Sur la fig. 5, on voit en effet, contre toute attente, une remontée du pourcentage de faunes terrestres. Cependant l'extrême pauvreté du registre fossile de cet étage pour les vertébrés rend toute interprétation délicate. De plus, comme nous l'avons vu à Hettange-Grande, les restes osseux et dentaires sont parfois d'interprétations difficiles car basées sur d'anciennes descriptions, le matériel semblant être actuellement égaré. La survivance de formes que l'on croyait éteintes à la fin du Trias (les Phytosaures) semble malgré tout bien attestée. Cela semble ainsi confirmer l'absence de tout phénomène de type catastrophique à la limite Trias-Jurassique en Europe.

Distribution des modes de vie durant le Norien



Distribution des modes de vie durant le Rhétien



Distributions des modes de vie durant l'Hettangien

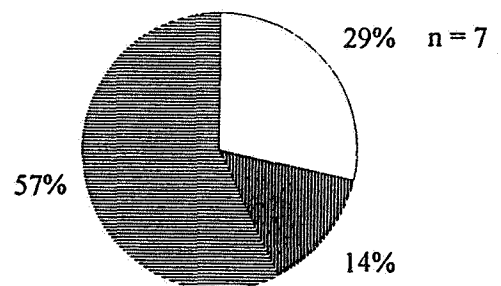


Figure 5. Répartition des modes de vie des vertébrés fossiles découverts en France et au Luxembourg entre le Norien et l'Hettangien. N représente le nombre total d'occurrences de taxons pris en compte pour chaque étage. Pointillés: taxons terrestres, hachures verticales: taxons amphibies, hachures horizontales: taxons aquatiques.

7. CONCLUSION

L'étude des faunes de vertébrés entre le Norien et l'Hettangien indique que les renouvellements fauniques qui ont eu lieu en France à la fin du Trias n'ont rien de catastrophiques, mais sont dus à un rééquilibrage écologique directement lié à la transgression rhétienne qui a réduit la surface et la diversité des écosystèmes terrestres. Les gisements du bassin lorrain nous sont d'une grande utilité pour une meilleure appréhension de ces phénomènes de rééquilibres

car un site comme Saint-Nicolas-de-Port, d'âge Norien, nous montre les toutes premières étapes de l'effet de la transgression sur les faunes pour obtenir les faunes caractéristiques du Rhétien de Provenchères-sur-Meuse. Enfin, Hettange-Grande confirme le caractère graduel de ces extinctions en reculant significativement dans le temps la disparition des phytosaures. Bien sûr, comme le montre un site comme Provenchères-sur-Meuse, l'étude des fossiles fragmentaires typiques du Rhétien n'est pas aisée, et il reste encore de nombreux points obscurs dans le schéma présenté ici, points obscurs qui ne pourront être éclaircis que par la découverte de matériel complémentaire, d'où la nécessité de ne pas abandonner les activités de terrain en région lorraine.

8. REMERCIEMENTS

Cet article a vu le jour sous l'impulsion de Pascal Godefroit que je tiens à remercier.

Je remercie également tous les amateurs qui ont bien voulu me laisser accès à leurs collections pour me permettre de réaliser ce travail: Dominique Delsate, Jean-Claude Lepage, Geert Ramboer ; Marc Thomassin et Georges Wouters ainsi que les responsables des collections publiques Marc Barbier (Musée de Saint-Dizier), Benoît Decron (Musée de Langres), J.H. Delance (Université de Dijon), Daniel Goujet (M.N.H.N.), Daniel Pajaud (Université Paris 6), André Pharisat (Université de Besançon), Abel Prieur et M. Sirven (Université Claude Bernard, Lyon I) pour leur accueil.

Je remercie également Monsieur le Professeur Hilly pour ses conseils, ainsi que Michael J. Benton et Pascal Godefroit qui ont relu et amélioré le manuscrit original.

Tous les dessins de cet article sont de Claude Briand.

9. BIBLIOGRAPHIE

ADLOFF, M.C. & DOUBINGER, J., 1982. Etude palynologique du Rhétien et de l'Hettangien de cinq sondages situés dans les environs de Mersch (Luxembourg). *Bulletin d'information des géologues du Bassin de Paris*, 19(2): 9-20.

ADLOFF, M.C. & DOUBINGER, J., 1983. Etude palynologique dans des séries Rhéto-liaisiennes de la bordure N.E. du Bassin de Paris (Luxembourg). *Terra Cognita*, 3(2/3): 210.

BALLEW, K.L., 1989. A phylogenetic analysis of Phytosauria from the Late Triassic of the Western United States. In: Lucas S.G. & Hunt A.P. (eds.).

Dawn of the age of dinosaurs in the American Southwest. New Mexico Museum of Natural History, Albuquerque: 309-339.

BARDET, N. & CUNY, G., 1993. Triassic reptile faunas from France. In: Evolution, ecology and biogeography of the Triassic Reptiles, *Paleontologia Lombarda della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, Nuova serie, vol. 2: 9-18.

BAUD, A., 1993. About E.T. Tozer's chronostratigraphic considerations: a reply. *Albertiana*, Münster, 12: 3-4.

BENTON, M.J., 1986a. The Late Triassic tetrapod extinction events. In: Padian K. (ed.). *The beginning of the age of dinosaurs*. Cambridge University Press, 303-320.

BENTON, M.J., 1986b. More than one event in the Late Triassic mass extinction. *Nature*, 321: 857-861.

BENTON, M.J., 1991. What really happened in the Late Triassic? *Historical Biology*, 5: 263-278.

BUFFETAUT, E., 1993. Phytosaurs in time and space. In: Evolution, ecology and biogeography of the Triassic Reptiles, *Paleontologia Lombarda della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, Nuova serie, vol. 2: 39-44.

BUFFETAUT, E. & WOUTERS, G., 1986. Amphibian and reptile remains from the Upper Triassic of Saint-Nicolas-de-Port (Eastern France) and their biostratigraphic significance. *Modern Geology*, 10: 133-145.

BUTLER, P.M. & MACINTYRE, G.T., 1994 - Review of the British Haramiyidae (? Mammalia, Allotheria), their molar occlusion and relationships. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 345: 433-458.

CARROLL, R.L., 1988. Vertebrate paleontology and evolution. *W.H. Freeman & Co*, New-York, 698 pp.

CUNY, G., 1993a. Apports du site de Lons-le-Saunier (Jura, France) à l'étude de la transgression rhétienne. *Premier Congrès Européen de Paléontologie, Abstracts*, Lyon, 7-9 juillet 1993, p. 32.

CUNY, G., 1993b. Evolution des faunes de vertébrés à la limite Trias-Jurassique en France et au Luxembourg: implications à l'Europe occidentale. *Thèse, Mémoire des Sciences de la Terre n° 93.21, Université Pierre et Marie Curie Paris 6*, 234 p.

CUNY, G., sous presse. Révision des faunes de vertébrés du site de Provenchères-sur-Meuse (Trias terminal, Nord-Est de la France). *Palaeovertebrata*.

CUNY, G. & MAZIN, J.M., 1993. The Late Triassic (Upper Keuper) dinosaur locality of Lons-le-Saunier (Jura, France): first results of excavations. *Revue de Paléobiologie*, vol. spéc, 7: 45-53.

CUNY, G. & RAMBOER, G., 1991. Nouvelles données sur la faune et l'âge de Saint-Nicolas-de-Port. *Revue de Paléobiologie*, 10(1): 69-78.

- DUFFIN, C.J., 1993. Late Triassic sharks teeth (Chondrichthyes, Elasmobranchii) from Saint-Nicolas-de-Port (north-east France). *Belgian Geological Survey, Professional Paper*, 264: Elasmobranches et Stratigraphie: 7-32.
- FOWELL, S.J. & OLSEN, P.E., 1993. Time calibration of Triassic-Jurassic microfossil turnover, eastern North America. *Tectonophysics*, 222: 361-369.
- FRASER, N.C., 1992. Late Triassic faunal successions of central Pangaea. *Virginia Journal of Science*, 43(1B): 73-84.
- GALTON, P.M., 1986. Prosauropod dinosaur *Plateosaurus* (= *Gresslyosaurus*) (Saurischia : Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Switzerland. *Geologica et Palaeontologica*, 20: 167-177.
- GALTON, P.M., 1990. Basal Sauropodomorpha - Prosauropoda. In : Weishampel D.B., Dodson P. & Osmolka H. (eds.). *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley: 320-344.
- GERVAIS, P., 1859. Zoologies et Paléontologie françaises. Nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe. Arthus Bertrand, Paris, 544 p.
- GILLILAND, P.M., 1992. Holothurian faunal changes at the Triassic-Jurassic boundary. *Lethaia*, 25(1): 69-84.
- HAHN, G., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & WOUTERS, G., 1989. New data on Tereteinidae - Their relations with Paulchoffatiidae and Haramiyidae. *Geologica et Palaeontologica*, 23: 205-215.
- HAHN, G., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & GODEFROIT, P., 1991. New data on *Brachyzostrodon* (Mammalia; Upper Triassic). *Geologica et Palaeontologica*, 25: 237-249.
- HUENE, F. von, 1922. Neue Beiträge zur Kenntnis der Parasuchier. *Preuss. geol. Landesanstalt Jahrb.*, 42 (1921): 59-160.
- HUENE, F. von & MAUBEUGE, P.L., 1954. Sur quelques restes de Sauriens du Rhétien et du Jurassique lorrains. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (6), 4 : 105-109.
- HUNT, A.P., SANTUCCI, V.L. & WALL, W.P., 1993. Paleogeology of Late Triassic metoposaurid amphibians: evidence from Petrified Forest National Park. *Park Science*, 3(4): 12.
- JAEKEL, O., 1914. Über die Wirbeltierfunde in der oberen Trias von Halberstadt. *Paläont. Z.*, 1: 155-215.
- JOHNSON, A.L.A. & SIMMS, M.J., 1989. The timing and cause of Late Triassic marine invertebrate extinctions: evidence from scallops and crinoids. In : Donovan S.K. (ed.). *Mass extinctions: processes and evidence*. Belhaven Press, London, p. 174-194.
- LAUGIER, R., 1971. Le Lias inférieur et moyen du Nord-Est de la France. *Sci. Terre Mém.*, 21: 1-300.
- LEBOUCHE-BERNET-ROLLANDE, M.C., (1972). Etude stratigraphique du Rhétien du Sud-Est de la France (Bordure du Massif Central et Dauphiné). *Thèse, Université de Paris-Sud (Orsay)*, 334 p.
- LUCAS, S.G. & HUNT, A.P., 1993. Tetrapod biochronology of the Chinle Group (Upper Triassic), Western United States. In : Lucas S.G. & Morales M. (eds.). *The nonmarine Triassic. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 3: 327-329.
- MAUBEUGE, P.L., 1992. Stratigraphie sur l'âge des Argiles de Levallois (Rhétien Supérieur) dans le bassin de Paris. *Bulletin des Académie et Société Lorraines des Sciences*, 31(3): 105-130.
- OLSEN, P.E., 1988. Paleontology and paleoecology of the Newark Supergroup (Early Mesozoic, eastern North America). In : Manspeizer W. (ed.). *Triassic-Jurassic rifting, part A*. Elsevier, Amsterdam, 185-230.
- OLSEN, P.E., FOWELL, S.J. & CORNET, B., 1990. The Triassic-Jurassic boundary in continental rocks of eastern North America: a progress report. In : Sharpton V.L. & Ward (Eds). *Global catastrophes in Earth history; an interdisciplinary conference on impacts, volcanism and mass mortality*, Geological Society of America Special Paper, 247: 585-593.
- OLSEN, P.E. & SUES, H.D., 1986. Correlation of continental Late Triassic and Early Jurassic sediments, and patterns of the Triassic-Jurassic tetrapod transition. In : Padian K. (Ed.). *The beginning of the age of dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge, 321-351.
- RAUSCHER, R., 1992. Etude palynologique du Rhétien de Lons-le-Saunier et de Saint-Germain (Jura). *Rapport non publié, Institut de Géologie de l'Université Louis Pasteur, Strasbourg*, 8 pp., 3pls.
- RUSSELL, D., RUSSELL, D. & WOUTERS, G., 1976. Une dent d'aspect mammalien en provenance du Rhétien français. *Géobios*, 9/4: 377-392.
- SANDER, P.M., 1992. The Norian *Plateosaurus* bonebeds of Central Europe and their taphonomy. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 93/3-4: 255-299.
- SAUTIER, A., 1868. De l'étage Rhétien (zone à *Avicula contorta*) aux environs de Langres (Haute-Marne). *Bull. Soc. Géol. France*, Paris, 2/25: 846-868.
- SAUVAGE, H.E., 1907. voir THIERY *et al.* 1907.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1983. Nouveaux taxons de Mammifères rhétiens. *Acta palaeontologica polonica*, 28: 233-249.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1989. Haramiyidae (Mammalia, Allotheria) en provenance du Trias supérieur de Lorraine (France). *Palaeontographica*, 206/4-6: 137-198.
- SIGOGNEAU-RUSSELL, D., 1990. Reconnaissance formelle d'une nouvelle espèce d'*Haramiya* dans l'hypodigme français des Haramiyidae (Mammalia: Allotheria). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, (4), 12/1: 85-88.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., FRANK, R.M. & HEMMERLE, J., 1986. A new family of mammals from the lower part of the French Rhaetic. *In*: Padian, K. (Ed.). *The beginning of the age of dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge: 99-108.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & HAHN, G., 1994. Late Triassic microvertebrate from Central Europe. *In*: Fraser N.C. & Sues H.D. (Eds). *In the shadow of the dinosaurs*. Cambridge University Press, Cambridge: 197-213.

STORRS, G.W., 1994. Fossil vertebrate faunas of the British Rhaetian (Latest Triassic). *In*: Benton M.J. & Norman, D.B. (Eds). *Vertebrate palaeobiology*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 112: 217-259.

TERQUEM, O., 1855. Paléontologie de l'Etage inférieur de la Formation liasique de la province de Luxembourg, Grand-Duché (Hollande) et de Hettange, du département de la Moselle. *Mémoire Soc. Géol. France*, (2), 5/2: 219-343.

TERQUEM, O. & PIETTE, E., 1868. Le Lias inférieur de l'Est de la France comprenant la Meurthe, la Moselle, le Grand-Duché de Luxembourg, la Belgique et la Meuse. *Mémoire Soc. Géol. France*, sér. 2, 8: 1-175.

THIERY, P., SAUVAGE, M.H.E. & COSSMANN, M., 1907. Note sur l'Infralias de Provenchères-sur-Meuse, Chaumont, Imprimerie Nouvelle, 36 pp.

TOZER, E.T., 1993. Triassic chronostratigraphic divisions considered again. *Albertiana*, Münster, 11: 32-37.

WEEMS, R.E., 1992. The «terminal Triassic catastrophic extinction event» in perspective: a review of carboniferous through Early Jurassic terrestrial vertebrate extinction patterns. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 94: 1-29.

Manuscrit reçu le 30.01.1995 et accepté pour publication le 25.03.1995.

ANNEXES

Les listes fauniques données dans cet annexe sont modifiées d'après Cuny, 1993b et sont fournies avec les références bibliographiques les plus significatives renvoyant aux descriptions des taxons mentionnés.

Liste faunique du site de Saint-Nicolas-de-Port

(BUFFETAUT & WOUTERS, 1986; BUTLER & MACINTYRE, 1994; CUNY, 1993b; CUNY & RAMBOER, 1991; DUFFIN, 1993; HAHN *et al.*, 1989; HAHN *et al.*, 1991; RUSSELL *et al.*, 1976; SIGOGNEAU-RUSSELL, 1983; SIGOGNEAU-RUSSELL *et al.*, 1986; SIGOGNEAU-RUSSELL, 1989; SIGOGNEAU-RUSSELL, 1990).

Chondrichthyens

Lissodus minimus

Lissodus sp.

Nemacanthus monilifer

Rhomphaiodon nicolensis

Osteichthyens

Perleidus (?) sp.

cf. *Saurichthys* sp.

Pycnodontiformes indéterminés

Ptychoceratodus phillipsi

Ceratodus kaupi

Amphibiens

Capitosauroides indéterminés

Metoposauridae indéterminés

Plagiosauridae indéterminés

Reptiles

Reptilia incertae sedis

Procolophonidae (?)

Lepidosauromorpha indéterminés

Sphenodontida indéterminés

Archosauria carnivores indéterminés

Rutiodon ruetimeyeri

Plateosaurus sp.

Mammifères (?)

Theroteinus nikolai

Thomasia antiqua

Thomasia moorei

Mammifères

Brachyostrodon coupatezi

Brachyostrodon maior

Brachyostrodon sp. 1

Brachyostrodon sp. 2

Woutersia mirabilis

Liste faunique du site de Provenchères-sur-Meuse

(CUNY, 1993b, sous presse, SAUVAGE, 1907)

Chondrichthyens

Hybodus sp.
Hybodus minor
Hybodus cloacinus
Lissodus minimus
Nemacanthus monilifer
Palaeobates ? sp.
Holocephali indéterminés

Osteichthyens

Gyrolepis sp.
Palaeoniscoidea carnivores (dents de type «*Birgeria*» et «*Saurichthys*»)
Severnichthys sp.
Paralepidotus ? sp.
Sargodon tomicus
Ceratodus latissimus

Reptiles

Phytosauridae indéterminés
Saurischia indéterminés
Prosauropoda indéterminés
Plesiosauria indéterminés
Ichthyosauria indéterminés

Liste faunique du site d'Hettange-Grande

(GERVAIS, 1859; HUENE & MAUBEUGE, 1954; TERQUEM, 1855; TERQUEM & PIETTE, 1868)

Chondrichthyens

Myriacanthus paradoxus

Reptiles

Plesiosauria indéterminés
phytosauridae indéterminés
Pterosauria? indéterminés
Théropoda? indéterminés