

PALÉOÉCOLOGIE. — *Une nouvelle conception de l'origine énigmatique des Cerastoderma glaucum quaternaires du Sahara. Note de Alain Lévy, présentée par Jean Aubouin.*

La présence d'organismes à caractère marin comme *C. glaucum* dans les dépôts quaternaires du Sahara ne semblant pas pouvoir impliquer une intrusion récente de la mer a toujours constitué une énigme. En effet, leur provenance qui est imputée à tort aux oiseaux migrateurs ne résulterait le plus souvent que de leur propagation à partir de refuges où ils ont pu subsister à l'état relict.

PALÉOECOLOGY. — New data about the enigma of the saharan sea: on the unusual origin of *Cerastoderma glaucum* of the Sahara.

*The fact that the presence of marine type organisms such as *C. glaucum* in saharan quaternary deposits does not seem to involve a recent intrusion of the sea has always constituted an enigma. Effectively, their origin which is wrongly imputed to migratory birds, should be more often due to their propagation spreading from pockets where they could have survived in the relict state.*

Dès la moitié du XIX^e siècle, la découverte d'organismes à affinité marine comme *Cerastoderma glaucum* Bruguière = *Cardium glaucum* dans quelques cuvettes endoréiques du Sahara a inspiré à nombre de paléontologues l'hypothèse d'une mer saharienne ayant submergé de vastes espaces au Quaternaire. Mais l'éventualité d'une communication de ces bassins avec le golfe de Gabès, par un couloir franchissant le seuil d'Oudref coté à +31 m environ, avait été vigoureusement combattue dès sa formulation par la quasi-majorité des géologues ralliés aux vues de Pomel (1875), en raison précisément des données topographiques. La mer quaternaire ne pouvait avoir transgressé, pendant l'Holocène notamment, sur d'aussi vastes territoires sans avoir laissé subsister d'autres traces que ces faunes euryhalines comme *C. glaucum*. Comment expliquer leur présence depuis le golfe de Gabès jusqu'au Sahara central distant d'environ un millier de kilomètres et gisant parfois à plusieurs centaines de mètres d'altitude? (fig. 1). Comment faire concorder les exigences écologiques des *C. glaucum* qui vivent actuellement dans des milieux de transition entre les domaines marin et continental, définis comme margino-littoraux [16] et l'endoréisme des bassins où ils se trouvent à l'état fossile?

Ce manque de concordance souligne l'énigme que constitue la présence de ces organismes. Pour expliquer leur origine, l'hypothèse la plus communément admise a consisté jusqu'ici à envisager leur développement dans des eaux continentales dont la concentration saline devait être aussi proche que possible de celle des biotopes de leurs homologues actuels. Cette adaptation se serait effectuée sans doute, au cours des phases pluviales du Quaternaire ayant pu assurer le remplissage de nombreux paléolacs, pendant le Pléistocène inférieur [15], le Villafranchien supérieur [7], le Pléistocène moyen ([6], [23]), le Pléistocène supérieur ([8], [21], [23]) et l'Holocène ([3], [12]). Cette explication implique que ces faunes à affinité marine se seraient introduites, peut-être à l'état larvaire et de proche en proche, jusqu'au cœur du Sahara. C'est ce qui a justifié le succès de l'hypothèse de leur transplantation par les oiseaux migrateurs capables de parcourir de grandes distances [11].

IMPROBABILITÉ DES TRANSPLANTATIONS BIOLOGIQUES PAR LES OISEAUX MIGRATEURS. — Mais cette hypothèse ne fait pas l'unanimité. Elle est réfutable par des arguments paléontologiques et n'est pas même étayée par les données isotopiques. On n'a jamais signalé de *C. glaucum* dans des biotopes actuels d'origine continentale n'ayant jamais été en contact avec des eaux peuplées d'organismes à affinité thalassioïde; en effet, les rares références signalant ces faunes dans des régions endoréiques montrent toujours l'existence d'une relation plus ou moins ancienne de ces milieux avec l'environnement **margino-littoral** [17].

Ainsi, les mers Caspienne et d'Aral qui ne sont elles-mêmes que des vestiges de la **parathéty**s constituent à cet égard deux exemples remarquables. De même, la dépression du Fayoum (Égypte) — dont le cœur est occupé par le lac Karoun — située à la base du delta du Nil et à environ 200 km de la mer, constitue un autre exemple significatif. Ce lac qui bénéficie encore de conditions favorables du fait de la pérennité des apports fluviaux, de sa salinité relativement élevée (environ 28 g/l) et de la cote de son interface eau-sédiment qui descend jusqu'à -45 m sous le niveau zéro, se trouve être encore colonisé par *C. glaucum* [17]. Or ce biotope a été en communication avec la mer pliocène qui pénétrait à cette époque dans l'intérieur du delta jusqu'à sa hauteur ([9], [26]), avant de devenir un vaste plan d'eau lacustre que l'Antiquité évoquait sous le nom de lac Moéris. Si la pérennité de ce lac se trouve être favorisée par sa situation topographique et par les crues du Nil tout proche, on ne peut également exclure la possibilité de remontées marines dans le delta qui auraient pu provoquer, au cours du Quaternaire, de nouvelles migrations des *C. glaucum*. Un autre argument paléontologique tient encore à la présence de Foraminifères dans les paléolacs sahariens où ils sont associés aux *C. glaucum*. Or ces microrganismes ne possèdent pas de formes de résistance (spores, œufs, ...) susceptibles d'être transplantées. Leur cycle biologique est suffisamment bien connu actuellement pour écarter cette éventualité puisque dès leur stade embryonnaire, les gamontes et les schizontes sont déjà des petits Foraminifères constitués sur le modèle des formes adultes qui ne peuvent de ce fait supporter tout séjour prolongé à l'extérieur de leur milieu naturel [19]. C'est ainsi par ailleurs que l'introduction d'une importante colonie de Foraminifères dans le lac Salton, en Californie, a résulté du lessivage des milieux lagunaires de la marge littorale [17] et non d'une transplantation par la voie aérienne comme on l'admet habituellement à tort [1]. Dans le bas-Sahara, l'identité des espèces de Foraminifères actuels de l'oued Rhir [13] avec les formes fossiles du chott Djérid ([17], [20]) enlève également toute vraisemblance à l'hypothèse de leur transplantation.

Cette hypothèse n'est pas davantage étayée par les arguments isotopiques. En effet, les dosages de l'oxygène et du carbone lourds du test des *C. glaucum* sahariens montrent que les teneurs fluctuent dans un intervalle commun aux eaux franchement continentales et margino-littorales [18]. De ce fait, les données isotopiques ne permettent pas d'exclure, tout au contraire, la nature margino-littorale des paléomilieux correspondants. Il n'existe donc dans la nature actuelle aucun exemple démonstratif établissant formellement la présence de *C. glaucum* et d'autres espèces à caractère thalassoïde en milieu franchement continental n'ayant jamais été en contact avec la mer d'où la nécessité de rechercher une autre interprétation pour expliquer leur présence.

DONNÉES ÉCOLOGIQUES. — L'origine des *C. glaucum* des paléolacs sahariens paraît encore aujourd'hui bien énigmatique en raison d'une mauvaise interprétation de leur écologie. Pour expliquer leur introduction dans ces régions endoréiques, il convient de tenir compte de l'appartenance des faunes actuelles à un environnement *margino-littoral* de transition caractérisant les biotopes d'origine marine ou ayant été en connection avec la mer au cours de leur histoire. Le confinement progressif de ces milieux provoque l'emprisonnement sélectif d'espèces exclusivement euryhalines, pourvues d'une très grande aptitude à s'adapter aux milieux les plus instables. Parmi les indicateurs biologiques de l'environnement margino-littoral figure précisément *C. glaucum* capable de tolérer des variations de salure entre 3 et 60 g/l au moins et de subsister, même à l'état relicte, dans des biotopes évoluant vers le régime continental. Cette subsistance est tout à fait évidente dans les mers Caspienne et d'Aral où prospèrent nombre de ces Mollusques ([2], [4]).

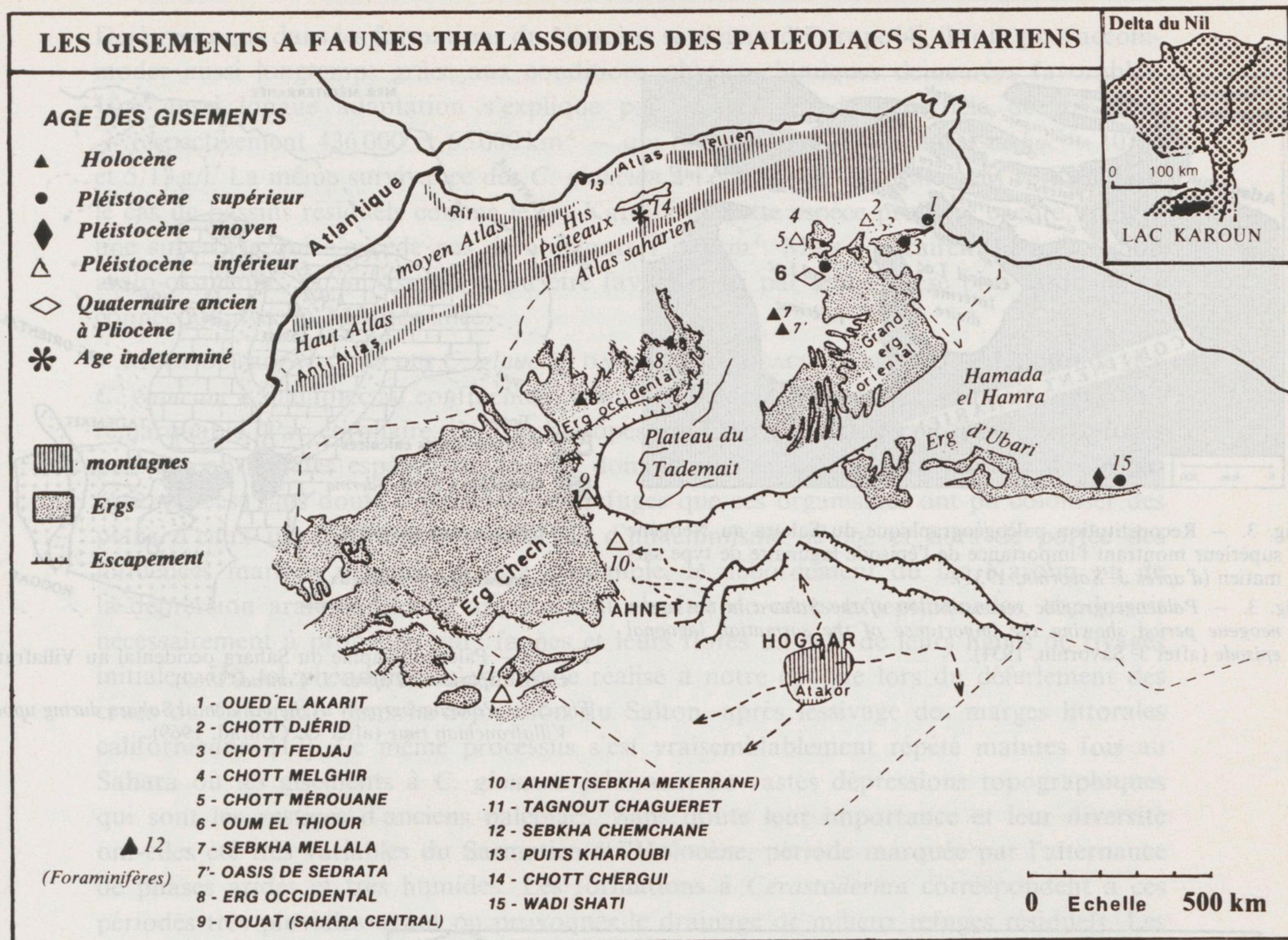


Fig. 1. — Carte de répartition des principaux gisements à *Cerastoderma glaucum* et autres faunes d'origine marines des paléolacs sahariens avec indication de leurs âges respectifs.

Fig. 1. — Map showing the distribution of main deposits of *Cerastoderma glaucum* and other saharan palaeolakes marine fauna indicating their respective age.

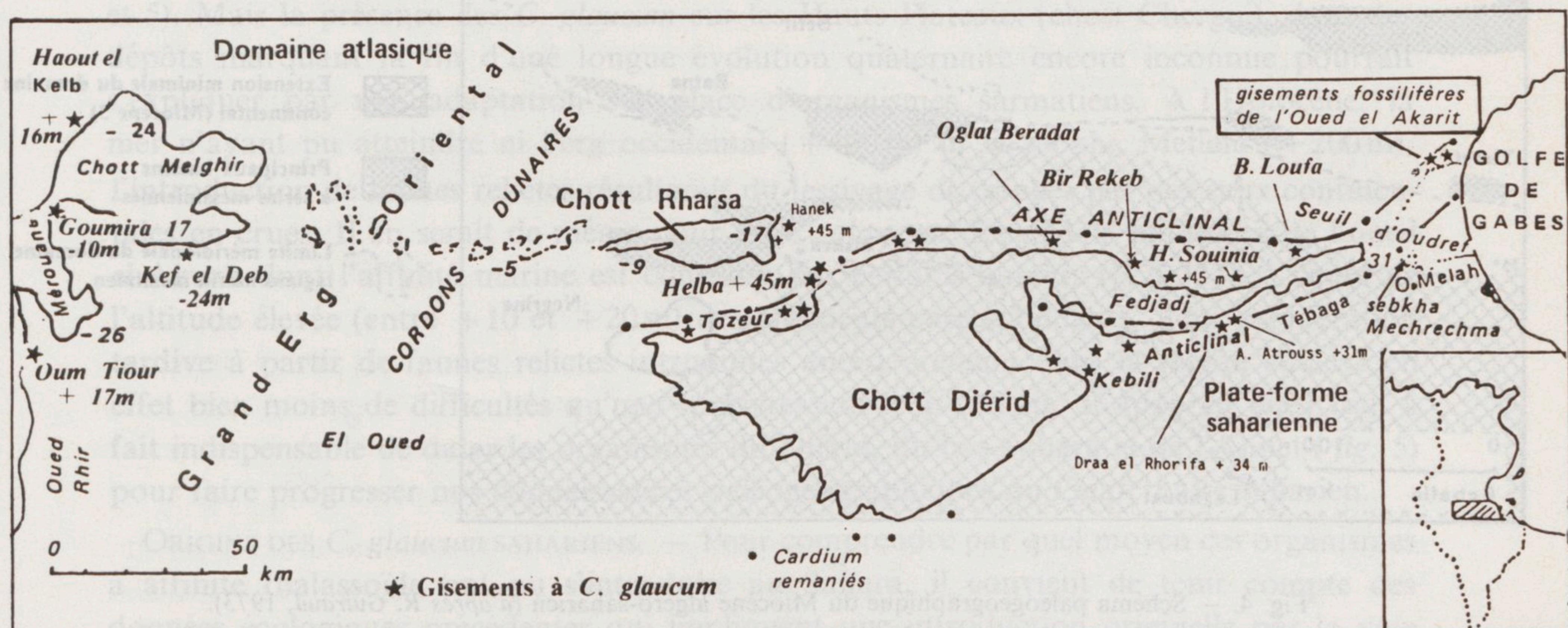


Fig. 2. — La région des chotts du bas-Sahara et du golfe de Gabès.

Fig. 2. — The chott region from the lower Sahara to the gulf of Gabès.

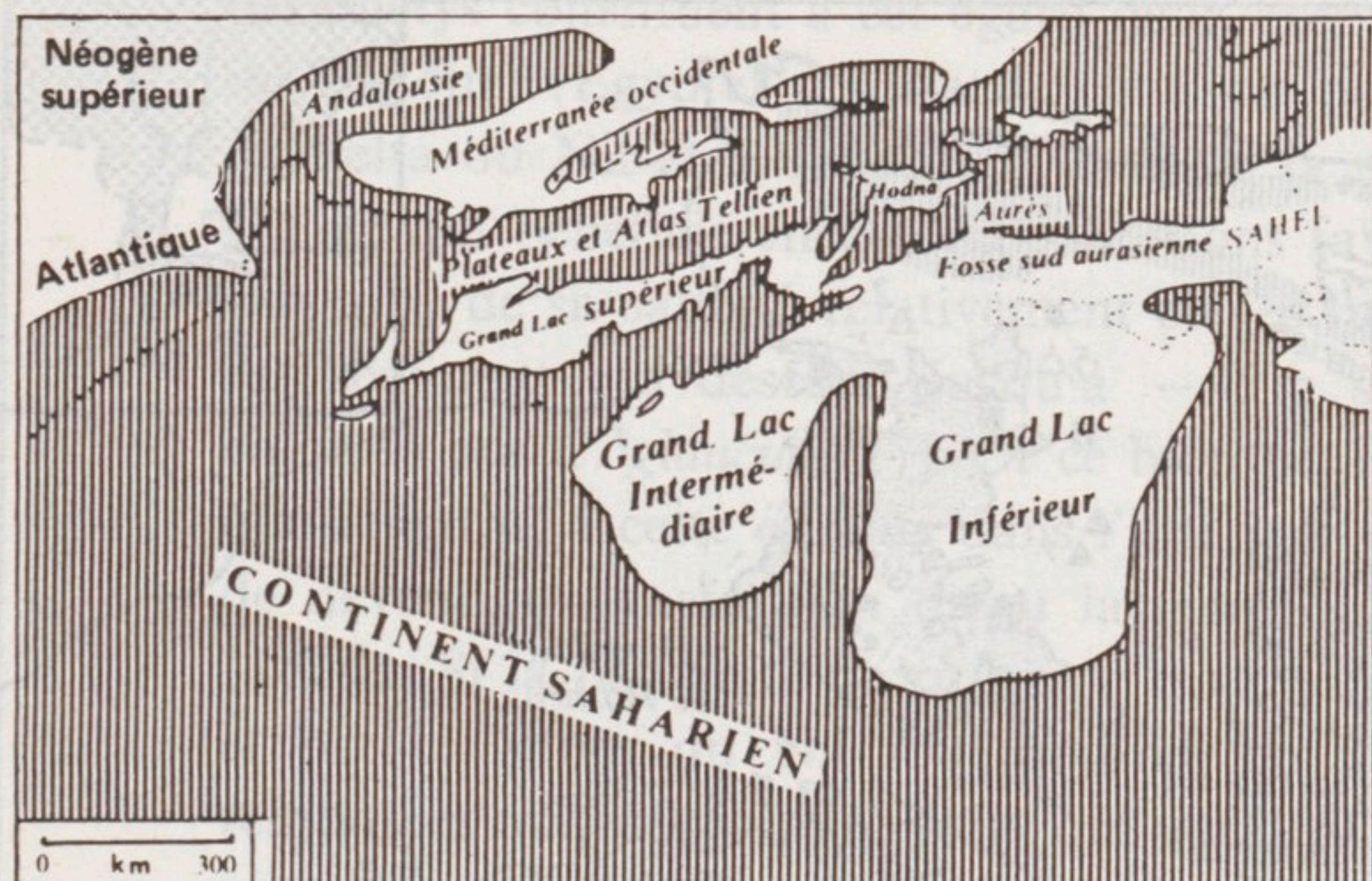


Fig. 3. — Reconstitution paléogéographique du Sahara au Néogène supérieur montrant l'importance de l'épisode lagunaire de type sarmatien (d'après J. Savornin, 1931).

Fig. 3. — Palaeogeographic reconstitution of the Sahara in the upper neogene period showing the importance of the sarmatian lagoonal episode (after J. Savornin, 1931).

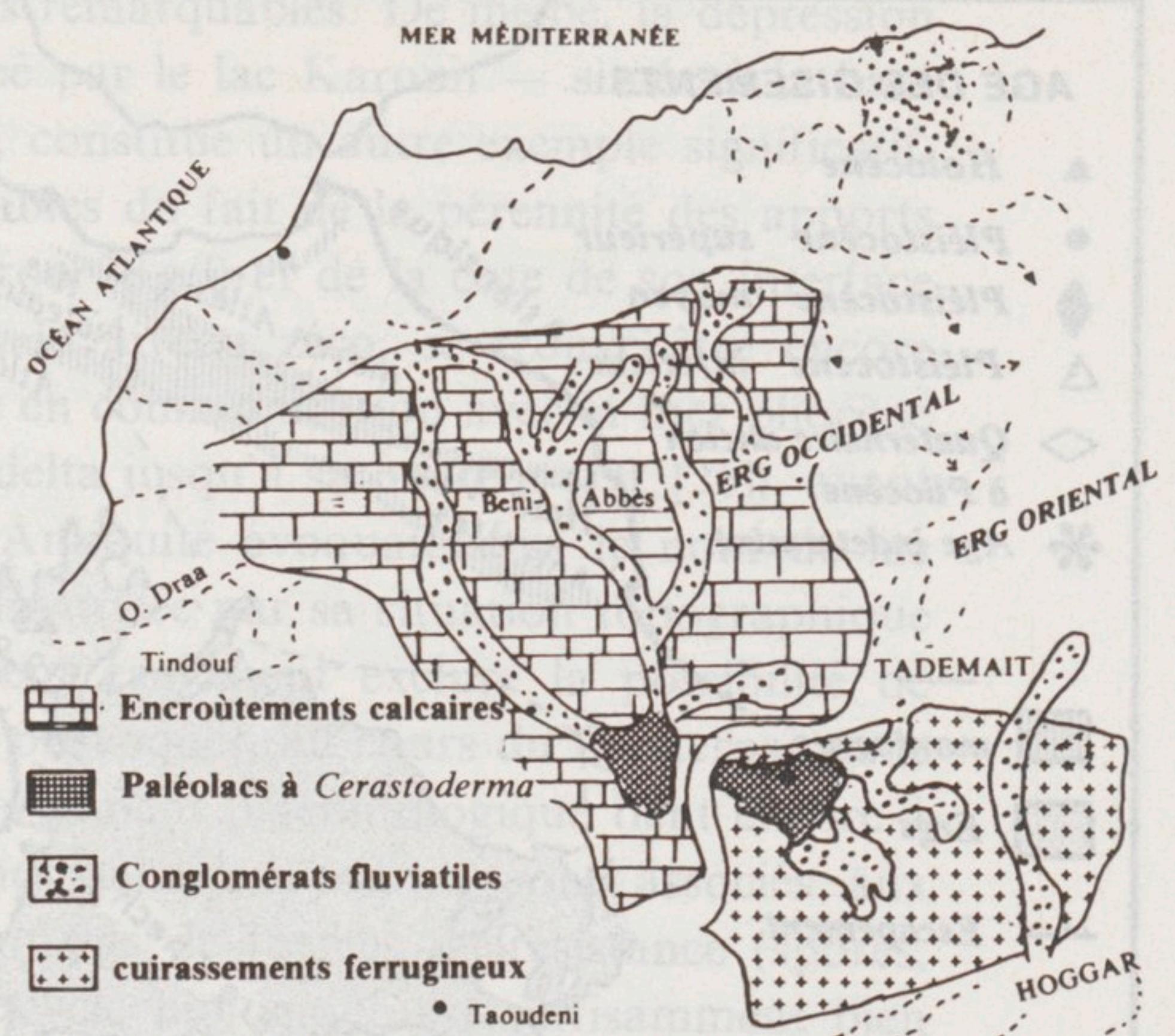


Fig. 5. — Paléogéographie du Sahara occidental au Villafranchien supérieur (d'après J. Conrad, 1969).

Fig. 5. — Palaeogeography of the occidental Sahara during upper Villafranchian time (after G. Conrad, 1969).

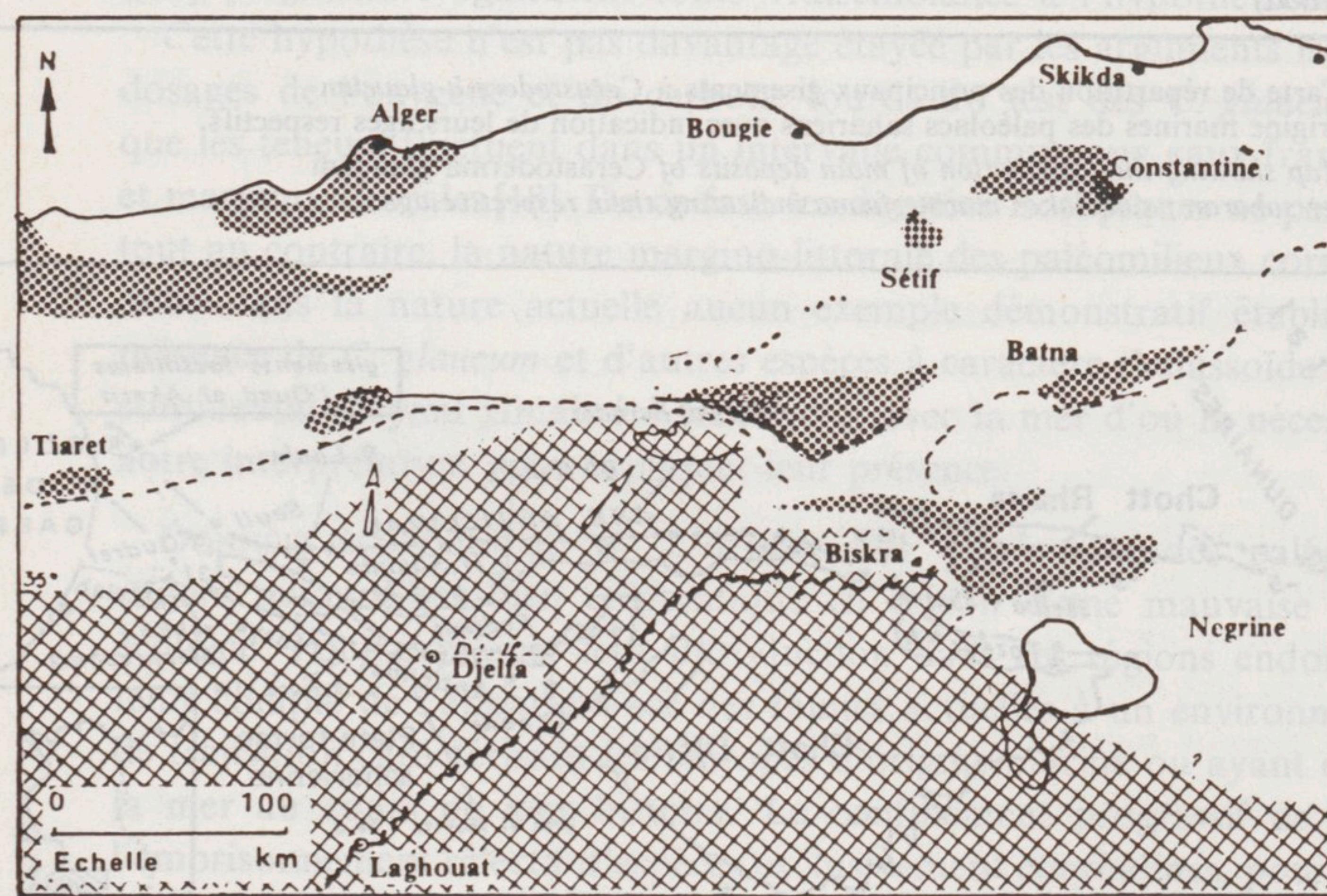


Fig. 4. — Schéma paléogéographique du Miocène algéro-saharien (d'après R. Guiraud, 1973).

Fig. 4. — Palaeogeographic map of the algero-saharan in the miocene period (after R. Guiraud, 1973).

Déjà reconnus dans les formations du Néogène supérieur d'Europe [4], ils ont pu s'accommoder aussi longtemps grâce aux conditions physico-chimiques demeurées favorables. Une aussi longue adaptation s'explique par la très grande superficie de ces mers – respectivement 436 000 et 65 000 km² – qui ont conservé des salinités *ad hoc* – 10/11 et 5/13 g/l. La même survivance des *C. glaucum* à l'état relicte est également vérifiée dans le cas de bassins résiduels comme le lac Karoun où cette espèce prolifère encore, malgré une superficie qui n'excède pas de nos jours 1 700 km². Mais contrairement à la région aralo-caspienne, sa subsistance a pu être favorisée ici par le caractère plus tardif de sa connection avec la Méditerranée.

MODE DE PROPAGATION DES *C. glaucum* DANS LES PALÉOLACS SAHARIENS. — L'aptitude des *C. glaucum* à s'adapter au confinement d'anciens bassins margino-littoraux est tout à fait remarquable. Par corollaire, de tels biotopes confinés tendent à constituer des refuges pouvant abriter des espèces euryhalines dont le rôle est essentiel en matière de propagation. C'est sans doute à partir de tels refuges que ces organismes ont pu coloniser des plans d'eaux intracontinentaux pourvus d'un chimisme *ad hoc* et hors de portée des influences marines récentes. A titre d'exemple, le débordement du lac Karoun ou de la dépression aralo-caspienne qui pourrait résulter de crues exceptionnelles, conduirait nécessairement à propager leurs faunes et leurs flores au-delà de leurs lignes de rivages initiales. Un tel phénomène s'est même réalisé à notre époque lors du déferlement des crues du Colorado dans la dépression du Salton, après lessivage des marges littorales californiennes [17]. Le même processus s'est vraisemblablement répété maintes fois au Sahara où les gisements à *C. glaucum* jalonnent de vastes dépressions topographiques qui sont les vestiges d'anciens paléolacs. Sans doute leur importance et leur diversité ont-elles été très variables du Sarmatien à l'Holocène, période marquée par l'alternance de phases arides et très humides. Les formations à *Cerastoderma* correspondent à ces périodes très pluviales ayant pu provoquer le drainage de milieux refuges résiduels. Les plus anciennes semblent remonter au Néogène puisqu'elles sont bien connues en Algérie dans les niveaux sarmatiens de la Tafna [10] et dans certains autres dépôts du Miocène et du Pliocène [4]. Elles sont concordantes avec les reconstitutions paléogéographiques du Néogène supérieur qui correspondait à un épisode lagunaire très développé (fig. 4 et 5). Mais la présence des *C. glaucum* sur les Hauts Plateaux (chott Chergui), dans des dépôts marquant la fin d'une longue évolution quaternaire encore inconnue pourrait s'expliquer par une adaptation sur place d'organismes sarmatiens. A l'Holocène, la mer n'ayant pu atteindre ni l'erg occidental (+400 m) ni la sebkha Mellala (+200 m), l'introduction de faunes relicttes résulterait du lessivage de refuges par des eaux continentales en crues. Il en serait de même pour les *C. glaucum* des dépôts holocènes de l'oued el Akarit dont l'affinité marine est contestée par certains auteurs ([12], [22]) à cause de l'altitude élevée (entre +10 et +20 m) des gisements correspondants. Leur prolifération tardive à partir de faunes relicttes introduites antérieurement dans la région soulève en effet bien moins de difficultés qu'une transgression trop récente. Il apparaît ainsi tout à fait indispensable de dater les organismes du Djérid, du bas-Sahara et de l'Ahnét (fig. 5) pour faire progresser nos connaissances paléogéographiques du Quaternaire saharien.

ORIGINE DES *C. glaucum* SAHARIENS. — Pour comprendre par quel moyen ces organismes à affinité thalassioïde ont pu s'introduire au Sahara, il convient de tenir compte des données écologiques précédentes qui impliquent une introduction originelle par la voie marine. Cet épisode que Savornin (1931) a situé au Sarmatien (fig. 3) paraît s'être répété au Quaternaire, dans la région du bas-Sahara, comme le suggère vivement l'association

des faits suivants :

— Si la présence du seuil d'Oudref culminant à +31 m entre les rivages du golfe de Gabès et la région des chotts ne permet pas d'envisager un ennoyage trop récent par la mer, ni à l'Holocène ni peut-être même au Pléistocène supérieur, l'apparition des premiers *C. glaucum* du Djérid semble toutefois être postérieure au Sarmatien. En effet, leur présence à -53 m sous le fond du chott (lui-même coté à +15 m du niveau zéro actuel) survient brutalement au-dessus d'une série fluviatile et azoïque plio-quaternaire [20].

— Si la colonisation du Djérid et du bas-Sahara par les *C. glaucum* n'a pu être réalisée qu'à une époque où le seuil d'Oudref était moins élevé qu'aujourd'hui par rapport aux lignes de rivages contemporaines, de nombreuses traces de déformations bien visibles sur le flanc nord du Djérid, le long de l'axe atlasique (fig. 2) étayent cette interprétation. Les lumachelles présumées villafranchiennes qui apparaissent plissées et concordantes sur le mio-pliocène [6] atteignent 40 à 50 m d'altitude et des pendages de 45 à 50° contrastant avec d'autres formations fossilifères plus récentes et horizontales du chott Fedjaj [6]. D'autres manifestations néotectoniques ont également été décrites notamment dans le Sahel où les gisements à *C. glaucum* atteignent 20 à 40 m au paléotyrrénien et 30 m à l'eutyrrénien de Monastir [22]. Les effets de ces déformations se rajoutent également aux fluctuations du niveau marin dont on sait que si l'amplitude des variations n'a pas dépassé +2 m vers 8 000 B.P. ni la cote zéro vers 35 000 B.P. [12], elle a cependant atteint le niveau +12/15 m vers 120 000/125 000 ans comme l'attestent les dépôts horizontaux de Douira dans le Sahel qui ne sont que les vestiges d'un ancien cordon littoral [22].

— L'alignement des gisements à *C. glaucum* — dont les plus anciens sont présumés villafranchiens [8] — qui forment une chaîne quasi-continue entre la cuvette du bas-Sahara et les rivages du golfe de Gabès (fig. 2).

Il existe ainsi une remarquable concordance entre les déformations néotectoniques, l'existence de niveaux marins plus élevés qu'aujourd'hui — au paléotyrrénien par exemple — et les données écologiques qui impliquent une introduction naturelle des *C. glaucum* et non leur transplantation par des oiseaux. Ces arguments suggèrent l'existence d'une connection entre la mer et le bas-Sahara dont l'âge reste à déterminer avec précision mais qui pourrait bien se situer au Pléistocène moyen [6] ou inférieur [28].

Remerciements à Anne-Marie Alinat du Musée océanographique de Monaco pour sa contribution active aux recherches documentaires.

Remise le 21 janvier 1985, acceptée après révision le 3 juin 1985.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] R. E. ARNAL, *Cont. C.ush. Found. Foram. Research*, 9, 1958.
- [2] W. BATESON, *Proc. R. Soc. London*, XLVI, 1889.
- [3] M. BOYÉ, F. MARMIER, C. NESSON et C. TRÉCOLLE, *Revue Géom. Dyn.*, XXVII, 1978.
- [4] E. BUCQUOY, P. DAUTZENBERG et A. DOLLFUS, Baillière, Paris, 1882-1899.
- [5] P. F. BUROLLET, *Comptes rendus*, 286, série D, 1978, p. 1133-1135.
- [6] G. CASTANY, *Quaternaria* 1, 1954, p. 117-134.
- [7] G. CONRAD, *Thèse es-Sc.*, Publ. C.R.Z.A.-C.N.R.S., n° 10, 1969.
- [8] R. COQUE, *Thèse es-Sc.*, Colin, Paris, 1952.
- [9] R. COQUE, *Rec. Inscr. grecques du Fayoum*, Leiden, 1, E. J. BRILL, 1975.
- [10] M. DALLONI, *Congrès Int. Géol. Alger*, XIII, 1952.
- [11] C. DARWIN, Schleicher, Paris, 1896.
- [12] C. FONTES, R. COQUE, L. DEVER, A. FILLY et A. MAMOU, *Palaeo*. 3, n° 43, 1983.
- [13] L. GAUTHIER-LIÈVRE, *Bull. Soc. Hist. A.F.N.*, 26, 1935, p. 142-147.
- [14] R. GUIRAUD, *Thèse es-Sc.*, Nice, 1973.
- [15] P. JODOT, P. ROUAIX, in J. FABRE et N. PETIT-LAIRE, S.G.F., Marseille, 1983.
- [16] A. LÉVY, *Rev. Géog. Phys. Géol. Dyn.*, 13, n° 3, 1971, p. 269-278.
- [17] A. LÉVY, 2^e Symp. Int. Pau, Benthos, 83, 1983, p. 369-379.
- [18] A. LÉVY, P. ROGNON, R. LÉTOLLE, *Géog. Phys. Géol. Dyn.*, 1985 (sous presse).
- [19] A. R. LOEBLICH et H. TAPPAN, Academic Press, London, 1964.
- [20] E. MILOKHOFF, *Thèse*, Université de Strasbourg, 1952.
- [21] W. D. PAGE, *Thèse*, Université du Colorado, 1972.
- [22] R. PASKOFF et R. SANLAVILLE, *Maison de l'Orient*, Lyon, 1983.
- [23] N. PETIT-MAIRE, O.N.R.S., 1982.
- [24] A. POMEL, *Comptes rendus*, 80, 1875, p. 1342-1343.
- [25] P. ROGNON, A. LÉVY, G. COUDÉ, J. L. BALLAIS et J. RISER, *Géol. Médit.*, X, n° 2, 1983.
- [26] K. S. SANDFORD et W. J. ARKELL, *Nature*, 121, 1928.
- [27] J. SAVORNIN, J. Carbonnel, 1931.
- [28] M. SOLIGNAC, *Rev. Tun.*, 1931, p. 161-229.

Laboratoire de Géodynamique des Milieux continentaux, 4, place Jussieu, 75230 Paris Cedex 05.