FAUNES « FROIDES » ET FAUNES « CHAUDES » DE LA MÉDITERRANÉE QUATERNAIRE

par Jean-Marie PÉRÈS et Jacques PICARD

Commission Internationale pour l'exploration scientifique
de la mer Méditerranée
Rapports et Procès-Verbaux des Réunions
Volume **XIV** (Nouvelle série)
paru en septembre 1958

FAUNES « FROIDES » ET FAUNES « CHAUDES » DE LA MÉDITERRANÉE QUATERNAIRE

par Jean-Marie PÉRÈS et Jacques PICARD

On admet couramment que la Méditerranée a connu, durant le Quaternaire, des alternances de climats chauds et de climats froids, et on représente de façon classique la Quaternaire marin méditerranéen comme une série de « douches écossaises ».

En fait, quand on réfléchit d'un peu plus près à ce problème il apparaît tout de suite qu'il est peu vraisemblable qu'un refroidissement important et surtout généralisé des eaux de surface de la Méditerranée se soit produit pendant le Quartenaire. Si la Méditerranée a été soumise a un climat tropical ou subtropical pendant la plus grande partie de l'ère Tertiaire, le Pliocène correspond, par contre, à un net changement climatique, entraînant un refroidissement progressif des eaux méditerranéennes, jusqu'à rendre celles-ci tempérées. Ce lent refroidissement est le principal responsable de l'extinction progressive d'un très grand nombre *d'espèces paléo-méditerranéennes d'eaux tièdes*. Certaines de ces formes ont cependant échappé à la destruction, soit qu'elles se soient conservées sans grande modifications jusqu'à notre époque, soit qu'elles aient été à l'origine de certaines endémiques de l'actuelle Méditerranée (et sans doute même de la plupart de celles-ci). Beaucoup de ces espèces survivantes paléo-méditerranéennes d'eaux tièdes, ont au cours du Quaternaire, débordé plus ou moins largement sur les rivages atlantiques de part et d'autre du détroit de Gibraltar. Si au cours du Quaternaire, un refroidissement plus intense encore avait existé, ces espèces eussent disparu, et, par exemple, il n'y aurait pas d'herbiers de Posidonies en Méditerranée. Simultanément à cet appauvrissement pliocène de la faune d'eaux tièdes, se produisit en Méditerranée, une entrée massive d'espèces d'eaux tempérées venues de l'Atlantique par le Détroit de Gibraltar : ce stock d'*espèces plio-atlantico-méditerranéennes tempérées* a, précisément, subsisté en Méditerranée, sans modification qualititative ou quantitative importante, durant tout le Quaternaire, et il représente encore la majeure partie du peuplement de la Méditerranée actuelle.

Il convient cependant de ne pas oublier qu'ont existé, sur les rivages septentrionaux de la Méditerranée tout au moins, des faunes et des flores continentales de caractère plus froid qu'actuellement. Ces vestiges de refroidissements continentaux méditerranéens peuvent en l'état actuel des connaissances, se résumer à deux périodes. Dans le Villafranchien d'Italie, généralement considéré comme l'équivalent continental du Calabrien marin, on connaît une flore à *Abies* et *Alnus* à Lodi (S-E de Milan), et aussi des pollens de flore froide dans la vallée de l'Arno : ces gisements correspondraient à la première poussée glaciaire. Ensuite, il faudra attendre la régression post-tyrrhénienne (Würm) pour observer des traces indiscutables de peuplements continentaux froids sur les bords de la Méditerranée : faune des grottes de la Terre d'Otrante, de la grotte de Grimaldi, etc... pollens d'*Abies*, *Picea*, *Betula* des lagunes de la plaine de la basse Versilia (dernière poussée glaciaire). Or les faunes marines calabriennes

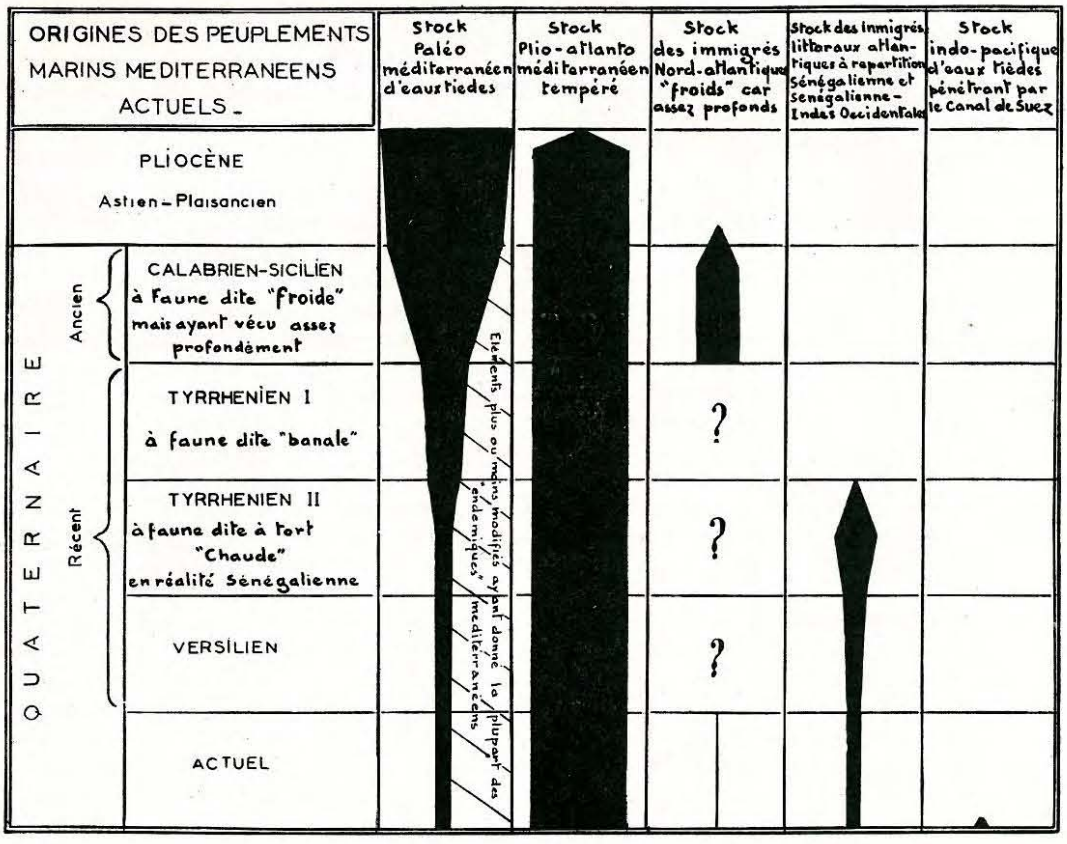
contiennent encore une forte proportion d'espèces d'origine subtropicale (davantage que dans l'actuelle faune méditerranéenne) auxquelles se mêlent des *immigrés atlantiques profonds* dits « froids », généralement désignés à tort comme éléments superficiels. Certains de ces immigrés « froids » ont fait leur apparition en Méditerranée dès le Pliocène, mais il n'avaient alors qu'une représentation quantitative négligeable (par exemple *Chlamys septemradiatus*, *Cyprina islandica* etc...). Immédiatement après, au Sicilien, la même faune marine à espèces dites « froides », mais avec beaucoup moins d'éléments subtropicaux survivants (*cf. liste* 1), n'est nullement en équivalence avec un peuplement continental méditerranéen froid, comme le fait très justement remarquer DALLONI; d'ailleurs F. OTTMANN et J. PICARD (1954) ont récemment précisé que, dans le Sicilien marin de Palerme, seule la faune marine relativement profonde avait ce caractère « froid », la faune marine superficielle ne différant guère de l'actuelle faune superficielle méditerranéenne. Il est encore plus grave de remarquer que, à la flore continentale froide versilienne correspond, d'après le travail d'A. C. BLANC, F. SETTEPASSI et E. TONGIORGI (1933), dans les sables ayant séparé les anciennes lagunes de la mer, une faune marine superficielle totalement dépourvue d'espèces boréales et dans laquelle l'abondance et l'exubérance, à un certain niveau, de *Purpura hœmastoma*, espèce d'eaux tièdes actuellement en cours de raréfaction en Méditerranée septentrionale occidentale, confère donc, à un certain moment, un caractère légèrement plus chaud qu'actuellement dans cette région.

C'est pourquoi, dès maintenant, il convient de dénoncer formellement toute tentative destinée à paralléliser les paléontologies terrestres et marines de la Méditerranée quaternaire, des contrastes accusés, comme on en connaît quelques exemples actuellement sur notre globe, ayant fort bien pu exister alors en Méditerranée, entre le climat terrestre et le climat hydrologique.

On connait donc, dans le Quaternaire marin ancien de la Méditerranée (Calabrien-Sicilien), une faune dite « froide », qui doit être considérée, en réalité, comme constituée par l'introduction en Méditerranée, d'un nombre limité d'éléments nord-atlantiques tempérés froids susceptibles de vivre à une certaine profondeur (*Cf liste* 2). Comme l'avait pensé DENIZOT (1951), cette faune froide méditerranéenne n'a, en aucun cas, été littorale; F. OTTMANN et J. PICARD ont vérifié ce point dans le Sicilien de Palerme : de vifs courants ont entraîné en profondeur les tests morts d'espèces superficielles, et les ont mélangés aux espèces profondes ayant vécu « in situ » donnant ainsi la fausse impression de biocénoses « mixtes ». Reste donc à expliquer ce qui a pu permettre la vie relativement profonde et l'exubérance locale de cette faune, dont il faut tout d'abord rappeler que les actuels représentants dans les mers septentrionales ne sont pas confinés aux niveaux superficiels, comme on le croit souvent, mais peuvent parfois descendre à plusieurs centaines de mètres. A notre époque, la température des eaux profondes méditerranéennes reste constante toute l'année et est d'environ 13°. C.; elle se trouve ainsi très légèrement supérieure de (1° à 3°) à la température régnant dans les actuelles mers du nord lors de la reproduction de ces espèces dites « froides », espèces qui ne se reproduisent, fait très suggestif, que dans les mois où la température des eaux atteint sa plus forte expression, comme l'a montré THORSON (1946) pour *Cyprina islandica*, *Modiola modiolus* et *Chlamys septemradiatus*. En raison même de la définition de l'homothermie des couches profondes de la Méditerranée, il a suffi que le niveau des eaux au dessus du seuil de Gibraltar ait été quelque peu supérieur à l'actuel niveau (peut-être de l'ordre d'une centaine de mètres en plus) pour permettre, outre une circulation plus active des masses d'eaux profondes, une diminution de quelques degrés de la température des couches profondes méditerranéennes, et pour justifier la pénétration en Méditerranée profonde de certaines espèces nord-atlantiques, espèces qui descendaient peut-être alors plus bas en latitude qu'actuellement le long du littoral atlantique en raison de la première poussée glaciaire qui se manifestait plus au nord. S'il en a bien été ainsi, les immigrés profonds « froids » en Méditerranée auraient donc vécu dans des conditions d'homothermie propres à en assurer non seulement la reproduction tout au long de l'année, mais encore l'exubérance insolite. Ceci est corroboré par le fait que les *Modiola modiolus* du gisement sous-marin du Quaternaire ancien du Cap de Creus (côte des Pyrénées Orientales), dont la faune est actuellement en cours d'étude par P. MARS sont dépourvus des bourrelets de croissance qui marquent les périodes alternées de croissance-

reproduction et de latence hivernale chez les actuels représentants des mers septentrionales. A l'appui de cette opinion, il convient enfin de faire remarquer que seul un petit nombre d'espèces nord-atlantiques a pénétré ainsi, et qu'il ne s'agit là que d'espèces supportant une certaine profondeur, à l'exclusion de toutes les espèces strictement littorales (qu'elles soient intertidales ou non) des mers septentrionales. En résumé, on peut conserver à ces immigrés du début du Quaternaire la dénomination d'éléments « froids », à la condition de ne pas oublier de préciser : *froids, parce que suffisamment profonds* pour avoir vécu dans des eaux homothermes.

D'autre part, il est bien évident que, à chaque période du Quaternaire, ont dû exister des différences locales de la température des eaux, ainsi qu'il en est encore actuellement. Par exemple, le Golfe du Lion semble avoir, de tous temps, contenu des eaux plus fraîches qu'ailleurs en Méditerranée occidentale (influence probable des vents continentaux du



type mistral-tramontane) : le gisement sous-marin de Quaternaire ancien du Cap de Creus, étudié par P. Mars est plus riche (à la fois qualitativement et quantitativement) en spécimens d'origine septentrionale que les gisements de la Sicile; de même les gisements du Tyrrhénien II (Quaternaire récent) qui bordent le Golfe du Lion paraissent n'avoir jamais été atteints par la plupart des espèces « sénégaliennes » dont il va être question ci-après alors que ces espèces abondaient aux Baléares, qui jouissent, actuellement encore, d'un climat privilégié.

En effet on connait aussi, durant le Tyrrhénien II, la surimposition à l'actuelle faune méditerranéenne littorale d'un certain nombre d'éléments dits « chauds » alors que leur dénomination la plus appropriée est celle de « *sénégaliens* ». En effet ces éléments, en tête desquels se place le *Strombus bubonius*, vivent de nos jours sur les côtes du Sénégal et sur le

littoral des îles du Cap Vert dans des eaux relativement fraîches par suite de la courantologie particulière de cette région : il suffit de consulter les tables annuelles de la température des eaux de surface à Gorée, tables publiées par la Marine Nationale, pour constater que les températures n'y ont rien de tropical et s'apparentent à celles de certaines zones de la Méditerranée. Seule une situation, différente de l'actuelle, du régime courantologique devant les côtes du Maroc est susceptible d'expliquer qu'il y ait eu une telle pénétration en Méditerranée de ces éléments sénégaliens, dont il convient de ne pas oublier que, si les plus marquants ont disparu de l'actuelle Méditerranée, certains y vivent encore, bien que presque tous en voie de régression (*Cf. liste* 3).

Ces quelques espèces « sénégaliennes » ont parfois été richement représentées quantitativement (gisement des Baléares, etc...), mais elles se trouvent cependant, dans tout le Tyrrhénien II méditerranéen, en simple surimposition à un fond biocénotique identique à celui de la Méditerranée actuelle et qualitativement très nettement différent de celui qui existe présentement sur les côtes du Sénégal : il apparaît donc bien qu'il ne s'est pas produit, au Tyrrhénien II, une invasion de la Méditerranée par des peuplements « tropicaux, »mais une infiltration momentanée de quelques éléments « sénégaliens ». Si la continuité d'une telle infiltration avait été possible jusqu'à nos jours, ces quelques éléments se seraient, sans aucun doute, tous maintenus en Méditerranée actuelle, par suite du renouvellement constant des apports, ce qui aurait alors empêché la dégénérescence et la disparition de la plupart d'entre eux.

C'est aussi au Tyrrhénien II que se place un autre fait très important, car il permet de situer l'arrivée en Méditerranée d'un certain nombre d'espèces à répartition actuelle analogue, mais qui n'ont pas laissé de traces fossiles en raison de l'absence d'un test calcaire : les deux mollusques *Smaragdia viridis* et *Lithodomus aristatus*, répartis à la fois sur la côte occidentale d'Afrique et aux Indes Occidentales, pénètrent en Méditerranée. Cependant, certaines espèces ayant une répartition actuelle similaire, telle *Arca noë*, semblent des survivantes paléoméditerranéennes de l'ancienne mer mésogéenne. D'autres espèces, dont l'origine est incertaine, apparaissent en Méditerranée durant le Tyrrhénien II, soit très momentanément (*Mactra rhegiensis*), soit durablement (*Patella ferruginea*, *Pirenella conica*, *Pinna nobilis*).

En résumé, et principalement d'après les Mollusques marins qui ont laissé de riches vestiges fossilisés, l'histoire Plio-Quaternaire du peuplement de la Méditerranée peut donc se résumer ainsi. Dès le Pliocène se constitue, à partir d'éléments survivants (et plus ou moins modifiés) de la riche faune tropicale et subtropicale paléo-méditerranéenne, et surtout à partir d'éléments tempérés atlantiques, un énorme stock qui, inchangé, va se perpétuer en Méditerranée jusqu'à nos jours, et qui y constitue encore la très grande majorité du peuplement. Au quaternaire ancien (Calabrien-Sicilien), la diminution momentanée de la température des couches homothermes de la Méditerranée permet l'installation, temporaire pour la plupart des espèces, d'immigrés nord-atlantiques, alors que la température des eaux superficielles de la Méditerranée ne subit aucune dégradation importante, ni surtout généralisée. Au Quaternaire récent (Tyrrhénien II), surimposition de quelques espèces superficielles sénégaliennes liée non à un changement de température des eaux, mais à une modification de la courantologie sur le littoral atlantique voisin; depuis, ces éléments sénégaliens sont en voie de régression lente, mais constante, et les plus marquants ont disparu totalement de la Méditerranée. Notons, enfin, que, de nos jours l'ouverture du Canal de Suez a permis l'introduction en Méditerranée Orientale d'un petit ensemble d'espèces indo-pacifiques mais dont le nombre semble avoir quelque peu tendance à augmenter à mesure que se régularise la communication entre la Mer Rouge et la Méditerranée grâce notamment à la diminution de la salinité dans les lacs Amers.

APPENDICE

Rappel des listes de Mollusques ayant une signification particulière dans l'histoire du Quaternaire Méditerranéen.

Liste 1.

Espèces paléo-méditerranéennes d'eaux tièdes, ayant survécu en Méditerranée jusqu'au Sicilien.

Raphitoma columnae
Nassa clathrata
Nassa musiva
Brocchia sinuosa
Dentalium rectum
Plicatula mytilina
Crenella sericea
Nucula placentina
Chama placentina
Lucina tigerina
Arcopagia ventricosa
Clavagella bacillum

(Une espèce lagunaire, la *Tapes senescens* forme *dianae*, a même survécu jusqu'au Tyrrhénien II, comme peut-être aussi *Trivia sphæriculata* et le Cirripède *Balanus concavus*).

Liste 2.

Immigrés atlantiques dits « froids », actuellement éteints en Méditerranée.

Chrysodomus sinistrorsus
Buccinum undatum
Chlamys islandicus
Chlamys septemradiatus
Chlamys tigrinus
Modiola modiolus
Cyprina islandica
Mya truncata
Panopaea norvegica
Tellina calcarea
Cochlodesma prætenue

(Très peu d'espèces de cette catégorie subsistent encore en Méditerranée : *Buccinum humphreysianum*, *Natica montacuti*).

Liste 3.

Espèces « sénégaliennes » n'ayant existé en Méditerranée qu'au Tyrrhénien II.

Strombus bubonius
Natica lactea
Natica turtoni
Cymatium trigonum (= *ficoide*)
Cantharus viveratus

Conus testudinarius
Acteocina knockeri
Arca geissei
Brachydontes puniceus (= *senegalensis*)
Mactra largillierti
Tugonia anatina

(Un certain nombre d'espèces de cette catégorie subsistent encore, mais en nette régression en Méditerranée, comme *Fissurella nubecula*, *Scalaria crenata*, *Cypraea lurida*, *Purpura haemastoma*, *Mitra fusca*, *Clavatula nifat*, *Pleurotoma similis*).

Station marine d'Endoume
(*Faculté des Sciences de Marseille*)

Imprimerie Causse, Graille et Castelnau
— 7, rue Dom-Vaissette, Montpellier —