PALAEOPELAGOS SPECIAL PUBLICATION 1, 1994, Roma. Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium: 93 - 107.

Les faunes d'ammonites pandémiques et téthysiennes du Lias confrontées à un modèle de distribution pantropicale

Jean-Louis Dommergues
Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, URA CNRS n° 157:
Paléontologie analytique et Géologie sédimentaire; 6 Bd. Gabriel, F - 21100

ABSTRACT - Notable similarities are classical between Mediterranean-Tethyan versus eastern-Pacific Liassic ammonites faunas. The whole of these faunas is usually designated as Tethyan *sensu lato*. In order to conciliate paleobiogeographical data with the idea of ammonites closely depending on epicontinental marine environments *s.l.*, the authors often use narrative scenarios. Among such a set of assumptions, these which suggest terrane displacements and these taking in account the possibilities of faunal transits through the Central Atlantic seaway (Hispanic corridor), are the most usual. An alternative model of pantropic distribution is here confronted with the paleobiogeographical data. This model which has a significant predictive power must be regarded as a steady state hypothesis against which the classical scenarios can be tested on a case-by-case basis. At the end of such a analysis, the pantropic distribution model can be considered as the most consistent. Besides this main result, the analysis of the American cordillera faunas indicates a conspicuous increase of the ratio of eastern-Pacific endemic taxons. This observation suggests that the Pliensbachian faunal crisis, so strongly expressed in Middle and northern Europe, is a global phenomenon.

KEY WORDS: paléobiogéography, ammonites, Lower Jurassic, pantropic distributions, Tethyan faunas, Tethys, Pacific, eastern Pacific cordilleras, endemic taxa, Hispanic corridor, terranes.

INTRODUCTION

La majorité des ammonites liasiques de l'Apennin central possèdent des distributions de type téthysien et sont accompagnée par d'assez nombreuses formes pandémiques. L'ensemble de ces ammonites constitue les faunes, diversifiées, à cachet tropical et pélagique qu'étudièrent il y a maintenant plus d'un siècle Karl A. von Zittel et Raffaele Piccinini géologue de Pergola auquel a été dédié la série de colloques dont ce volume est l'aboutissement de la troisième session.

Dire que les faunes d'ammonites liasiques de l'Apennin central font partie d'un grand domaine faunique téthysien est une affirmation dont l'apparente banalité ne doit pas faire oublier que l'adjectif téthysien, si souvent utilisé, correspond à une entité paléogéographique extrêmement étendue, souvent confusément délimitée et qui par bien des aspects reste encore mal comprise. Son emploi peu contraignant est de fait tentant par son imprécision même. Par faunes téthysiennes, on entend en général des associations à cachet tropical et/ou subtropical, riches (= nombreux taxons présents) et bien diversifiées (= aucun des ces taxons ne tend à saturer les peuplements); ces associations comportent des espèces habituellement associées soit à des environnements d'affinités océaniques soit à des milieux moins profonds, voire même à tendance émersive, et qui, même dans ce dernier cas, conservent un caractère pélagique. Les ammonites téthysiennes sont en outre le plus souvent associées à des faciès carbonatés, pauvres en minéraux détritiques et en matière organique, dont les "ammonitico rosso", "calcaire de Hallstatt" ou encore les calcaires micritiques de type "corniola" fournissent de bons exemples. On peut trouver de nombreuses illustrations de tels faciès dans les séries liasiques de l'Apennin central.

Des faunes à cachet téthysien *s.l.*, sont connues sur une étendue considérable à l'échelle mondiale et sont citées dans la littérature depuis le Maroc et le Sud du Portugal vers l'Ouest jusqu'aux chaînes bordières des façades occidentales des Amériques vers l'Est. Le domaine téthysien est donc, et de loin, l'entité paléobiogéographique la plus vaste, admise pour le Lias. Son étendue outrepasse très largement

les limites structurales de la Téthys *s.s.* qui ne correspond qu'à la déchirure océanique d'orientation sub-équatoriale séparant partiellement les ensembles continentaux gondwanien vers le Sud et eurasiatique vers le Nord. Même si elle doit être souvent nuancée ,l'étendue d'une telle zone d'influence faunique est troublante et mérite une attention particulière. Elle témoigne en effet, au moins pour la période considérée, d'une tendance pour le moins accusée à l'expansion chez de nombreuses espèces d'ammonites. Cette propension apparait d'ailleurs encore plus étonnante si l'on considère les taxons pandémiques. Bien que constituant souvent une part importante des associations "téthysiennes" les formes pandémiques sont en règle générale totalement négligées dans les études paléobiogéographiques; si elles sont prises en considération ces espèces se trouvent au mieux reléguées sous la rubrique "taxons non informatifs". Le manque d'intérêt pour les taxons pandémiques et dans une moindre mesure pour les taxons téthysiens *s.l.*, respectivement largement répandus à l'échelle du globe et à celle de l'ensemble des régions intertropicales, s'explique par leur faible valeur en tant que marqueurs paléogéographiques si on les compare aux formes endémiques . Les ammonites pandémiques et téthysiennes *s.l.* tiennent en fait pour la paléobiogéographie le rôle que les taxons à extension stratigraphique de durée moyenne et longue tiennent pour la biostratigraphie. Peu utiles pour la paléontologie appliquée (datations, tests de reconstructions palinspastiques) ils apportent néanmoins des informations précieuses pour la compréhension des rythmes évolutifs et des potentialités et modalités de dispersion des ammonites.

Chercher à comprendre la signification des types de distribution téthysiens *s.l.* et pandémiques demande une analyse à l'échelle globale; celle-ci nous conduira, loin de la Téthys méditerranéenne - dont l'Apennin des Marches fournit un bon exemple - jusque vers les cordilières bordières américaines, où les influences téthysiennes *s.l.* affectent encore de façon très sensible les peuplements. Seule la comparaison des faunes est-pacifiques avec celles de la Téthys méditerranéenne, situées aux extrémités les plus distales de la zone d'influence intertropicale téthysienne *s.l.*, permet en effet d'appréhender le phénomène d'expansion des faunes dans toute son ampleur.

La prise en considération préférentielle, si ce n'est exclusive, par la plupart des paléobiogéographes des seuls taxons endémiques (e.g. euroboréaux, lusitaniens, méditerranéens, andins, athabascan...) a largement contribué à banaliser le concept d'ammonite (surtout les ammonitina) plus ou moins étroitement inféodées aux mers de plate-formes peu profondes. On les concevait donc totalement incapable de franchir, et cela à tous les stades de leur ontogenèse, un hyatus océanique important. Deux exceptions sont généralement admises: les Lytocerataceae (*sensu* Guex 1987) et les Phylloceratina, seuls supposés capables de coloniser des environnements plus profonds, voire franchement océaniques et par la même capables de se répandre de part et d'autre d'ouvertures océaniques sans devoir nécessairement transiter par les plate-formes peu profondes des bordures continentales. En fait, si les Lytocerataceae (*sensu* Guex 1987) et les Phylloceratina constituent une part non négligeable (en nombre d'individus) des peuplements pantropicaux pélagiques à cachet téthysien, ils n'en sont pas les seuls éléments et de nombreuses espèces d'Ammonitina y tiennent presque toujours une place importante. Bien que ne possèdant pas nécessairement les caractères morphologiques généralement admis comme des adaptations morphofonctionelles aux environnements profonds (Tintant *et alii*, 1982; Westermann, 1990) ces Ammonitina sont même parfois dominantes. De telles formes à distributions pandémiques ou téthysiennes *s.l.* entrent donc en conflit avec l'idée que les Ammonitina sont plus ou moins étroitement inféodés aux mers de plate-formes peu profondes. Cette contradiction s'efface si l'on admet comme plusieurs auteurs l'ont déjà suggéré avec réserve (Guex & Taylor, 1976; Hallam, 1983; Dommergues *et alii*, 1984) que ces ammonites aient pu se répandre en contournant par leurs marges, les blocs continentaux eurasiatique au Nord et/ou gondwanien au Sud. Ce sont néanmoins vers des scénarios plus sophistiqués que vont le plus souvent les préférences des auteurs pour tenter de concilier observations et concepts. Ces scénarios peuvent être regroupés en deux catégories: le modèle des terranes et celui du corridor hispanique (Smith, 1983):

a) le modèle des terranes, fait appel à une dynamique à dominante cinématique préservant l'image d'Ammonitina peu mobiles. Selon ce modèle, la présence d'éléments téthysiens dans les séries liasiques des chaînes bordières américaines s'expliquerait par la nature allochtone des terrains qui ont livrés ces fossiles. Ce modèle, devenu, classique a été récemment rappelé par Taylor *et alii* (1984) et par Newton (1988); il n'est donc pas nécessaire de le rediscuter en détail ici. Précisons néanmoins que si des déplacements longitudinaux de terranes, d'ampleurs suffisantes pour expliquer des transferts de terrains et de faunes initialement déposés aux abords de la déchirure téthysienne *s.s.* vers les cordillières nord-américaines restent plausibles jusqu'au Permien, de tels déplacements sont maintenant systématiquement mis en doute pour des périodes plus récentes comme le Trias (Toser, 1982) et donc *a fortiori* pour le Lias (Hallam, 1986; Westerman, 1984; Taylor *et alii*, 1984). Au Lias, en

effet, les terrannes devaient être déjà trop proches du craton américain pour permettre d'envisager toute possibilité significative de transport vers l'Est de faunes d'origine occidentale (téthysienne *s.s.* ou même simplement ouest-pacifique. Pour le Lias, la plupart des auteurs ne reconnaissent plus aux terranes qu'un rôle de transport en latitude, permettant d'expliquer la présence de peuplements à cachet intertropical (téthysien *s.l.*) dans des régions anormalement septentrionales, l'Alaska notamment. Rappelons par ailleurs que si les données paléomagnétiques confirment de tels déplacements latitudinaux , elles ne peuvent par contre apporter aucune indication sur d'éventuels transports en longitude. Le modèle des terranes n'est donc plus actuellement très en vogue, tout au moins pour des périodes postérieures au Permien, pour expliquer la présence de nombreux éléments téthysiens sur la bordure est-pacifique.

b) C'est plutôt vers des scénarios de transits fauniques empruntant l'amorce de la déchirure de l'Atlantique moyen (Corridor hispanique *sensu* Smith, 1983) que vont les préférences de la plupart des auteurs (Hillebrandt, 1983; Hallam, 1993 Mouterde et Elmi, 1990). Bien qu'elle n'ait pas été prouvée directement, l'existence d'une telle solution de continuité marine est, au regard des contraintes cinématiques et des données géologiques, plausible dès le Lias moyen voire même pour les estimations les plus optimistes dès le Sinémurien. Pour les époques plus anciennes (e.g. Hettangien) on ne connait en Amérique centrale que des séries évaporitiques à l'emplacement du corridor hispanique. Il est ainsi tentant , au moins pour les périodes post-hettangiennes, d'expliquer la présence sur la bordure est-pacifique, d'éléments supposés provenir de la Téthys méditérranéenne, par l'existence d'échanges fauniques empruntant un tel corridor. Prouver l'existence de tels transits fauniques serait par contre nettement plus difficile et demanderait des démonstrations beaucoup plus contraignantes (au sens heuristique du terme) que ne le sont les propositions narratives envisagées à ce jour. En fait, bien que plausibles, ces scénarios ne doivent être considérés que comme de hypothèses de travail.

Il existe donc dans la littérature une panoplie assez diversifiée de scénarios permettant d'expliquer la très large répartition de beaucoup de taxons, sans pour autant devoir remettre en question le concept d'Ammonitina "casanières", étroitement inféodées aux plate-formes. Même s'ils ne sont pas aisés à tester, chaque scénario apparait plus ou moins plausible pour tel ou tel taxon et telle ou telle période. Ces scénarios s'accordent bien avec une conception narrative de la paléobiogéographie où chaque cas de figure est envisagé indépendamment des autres.

Dans une publication récente, Newton (1988) a proposé une hypothèse alternative à l'ensemble des scénarios évoqués précédemment. Ce nouveau modèle, à vocation globale, conserve son sens pour une période allant au moins du Permien au sommet du Jurassique inférieur et s'applique à de nombreux taxons; il s'éloigne donc résolument de l'approche narrative. Ce nouveau modèle admet l'existence d'une faune marine pantropicale comprenant de nombreux organismes tant benthiques que pélagiques, notamment des ammonites. Il s'appuie en partie sur le principe d'actualisme et de nombreuses analogies sont envisagées entre le paléobiota téthysien *s.l.* et l'actuel biota indo-ouest-pacifique (Indo West Pacific biota = "IWP", in Newton , 1988). Le rôle des courants et tout particulièrement celui du courant de Cromwell (contre-courant équatorial chaud du Pacifique circulant d'Ouest en Est à relativement faible profondeur) est envisagé par Newton pour expliquer la dispersion à polarité Ouest-Est des taxons du biota indo-ouest-pacifique. Les courants équatoriaux de surface circulant d'Est en Ouest n'auraient, d'après les données actuelles, qu'une action plus faible sur la distribution des taxons indo-ouest-pacifiques. Le nombre de ces taxons décroit en effet lentement et de façon assez régulière de l'Ouest vers l'Est ce qui souligne la dominance des contre- courants de type courant de Cromwell. Le jeu en relais des essaims d'îles volcaniques et des atolls, des rides ou des plateaux océaniques distribués au sein du Pacific tropical est également retenu comme facteur complémentaire à l'action du courant de Cromwell en offrant de nombreuses possibilités de relais. Les actuelles rides et plateaux océaniques qui couvrent environ 10% de la surface de océans fourniraient d'après Nur & Ben Avraham (1982) une bonne illustration de ce qu'ont dû être les terrannes avant leur accression au craton américain. Si cette hypothèse est exacte, elle pourrait conférer aux terranes un rôle paléobiogéographique bien différent de celui généralement envisagé dans la littérature; les terrannes auraient en effet contribué à fournir des opportunités de relais dans une dynamique d'expansion faunique pantropicale et non pas joué un simple rôle d'agent de transport de thanatocoenoses.

Admettre pour le Jurassique l'existence d'une circulation océanique voisine dans ses grandes lignes de celle de l'océan pacifique actuel, ainsi que la présence d'essaims d'îlots volcaniques, de rides ou de plateaux océaniques (Nur & Ben Avraham, 1982), même si elle est souvent difficile à prouver, est en acord avec le principe d'actualisme. Ainsi d'après Newton (1988) les similitudes entre biota téthysien *s.l.* jurassique et indo-ouest-pacifique actuel dépasseraient le stade d'une simple analogie mais résulteraient d'une véritable homologie de fonctionnement. Néanmoins, comme le souligne son auteur, un tel modèle s'applique mieux aux taxons,

même benthiques, possèdant un stade larvaire planctotrophique qu'aux formes à développement direct ,comme les céphalopodes, qui sont en principe moins sujettes à de telles dispersions. La critique la plus sérieuse que l'on peut avancer pour mettre en doute le rôle des courants océaniques dans la dispersion des ammonites s'appuie sur cette contrainte. Mais est-il possible d'exclure d'après les données dont nous disposons, que certains de ces céphalopodes à coquilles cloisonnées, aient pu faire partie du macroplancton durant au moins une partie de leur ontogenèse.

Bien que conçu pour les seules faunes pantropicales téthysiennes, le modèle de Newton peut sans distortions majeures être étendu aux faunes à distributions pandémiques du Jurassique inférieur. En effet, durant toute cette période à faible gradient thermique, les distributions pandémiques peuvent être dans beaucoup de cas assimilées à des épisodes d'expansion du biota intertropical vers des régions plus septentrionales ou plus méridionales qu'à l'ordinaire. De telles phases d'expansion ont peut être été rendues possibles par l'absence temporaire de faunes endémiques aux latitudes moyennes et élevées et cela sans changements climatiques significatifs.

Le modèle de Newton n'exclue pas fondamentalement les autres scénarios généralement admis dans la littérature mais il rend le plus souvent inutile le recours à l'un deux. Ce modèle doit en fait être considéré comme une hypothèse d'application plus générale, plus neutre, qu'il convient d'abord de pouvoir réfuter avant d'envisager une possibilité d'application plus partielle. C'est cette démarche que nous allons entreprendre maintenant en cherchant à tester la validité du modèle de dispersion pantropicale de Newton pour les ammonites du Jurassique inférieur. Le travail s'appuiera essentiellement sur l'analyse critique des compositions fauniques de la bordure est-pacifique considérée depuis les Andes méridionales au Sud jusqu'à l'Alaska au Nord. Le modèle de Newton prédit en effet que les faunes est-pacifiques doivent être affectées de façon très significatives par les influences distales du biota pantropical téthysien *s.l.*. L'étude de ces faunes offre donc une opportunité pour tester le modèle de Newton vers ses limites extrêmes d'application.

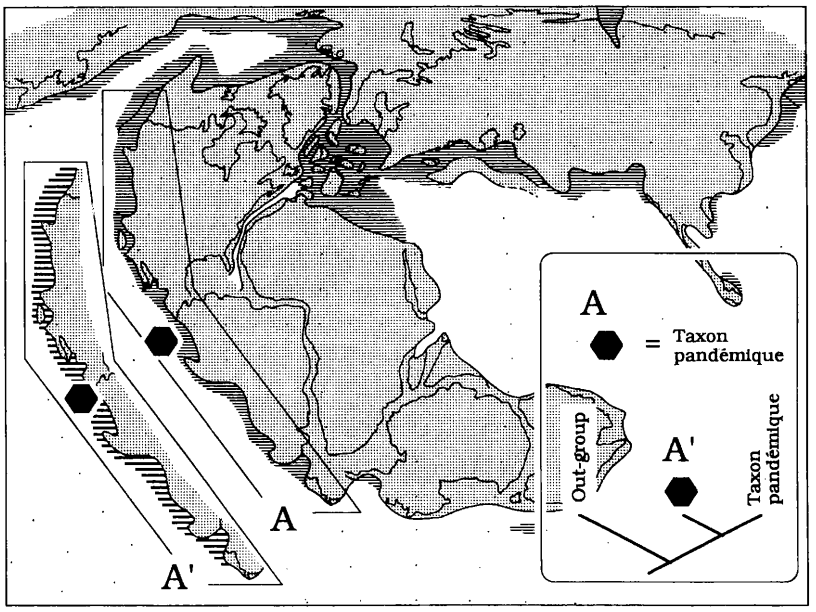
LES AMMONITES PANTROPICALES ET PANDEMIQUES DU LIAS

Avant d'engager une analyse de composition faunique, il convient de bien préciser les règles à partir desquelles seront établies les catégories utilisées pour différencier les taxons. Pour la présente étude, 5 catégories seront retenues, *a priori* afin de cerner au mieux l'ensemble du problème posé; ces catégories ne seront pas nécessairement toutes reconnues dans les faits. Le but de l'étude étant l'anayse de relations fauniques entre des régions parfois éloignées (e.g. entre la Téthys méditerranéenne et les cordillières américaines), les critères sur lesquels seront établis les catégories sont choisis dans le but de révéler au mieux les informations relationelles. Les particularismes locaux (endémismes) seront donc négligés chaque fois que leurs conséquences morphologiques seront trop faibles **pour masquer des relations de parentés** exploitables à l'échelle du problème posé. A titre d'exemple, on peut envisager une espèce endémique à la cordillière des Andes dont la morphologie n'est pas, bien qu'originale, suffisamment dérivée pour masquer des relations de parenté étroites avec une espèce ou un groupe d'espèces caractéristiques de la Téthys méditerranéenne; dans ce cas l'espèce sud-américaine sera classée dans la catégorie "téthysienne" et non dans la catégorie "est-pacifique". S'il néglige une information qui pourrait être précieuse si l'on cherchait à utiliser les données fauniques pour tester une reconstitution palinspastique, le type de classement retenu ici dégage clairement une relation pantropicale; il est donc directement interprétable dans le cadre de cette étude.

On admettra les 5 catégories suivantes, symbolisées par les lettres A à E:

A- (fig. 1). Cette première catégorie regroupe les taxons à répartition **pandémique**; ce type de distribution est celui d'ammonites connues dans les régions est-pacifiques mais également réprésentées dans de nombreuses régions intertropicales; en outre, les distributions débordent largement en direction des hautes latitudes septentrionales et/ou méridionales. Seront également classées dans cette catégorie des espèces restreintes aux cordillières est-pacifique mais étroitement apparentées à des taxons représentés dans l'ensemble, ou au moins une partie importante, des régions évoquées précédement. La présence attestée de telles formes dans l'océan boréal *s.s.* (encore trop imparfaitement connu) ne sera néanmoins pas considérée comme une condition nécessaire à son classement dans la catégorie pandémique. Ainsi définie, une distribution pandémique pourra dans la plupart des cas être assimilée à une répartition téthysienne élargie.

B- (fig. 2). Cette deuxième catégorie est réservée aux taxons représentatifs du biota **téthysien sl.**. Elle regroupe les taxons dont la présence est attestée dans la plupart des régions intertropicales, téthysiennes



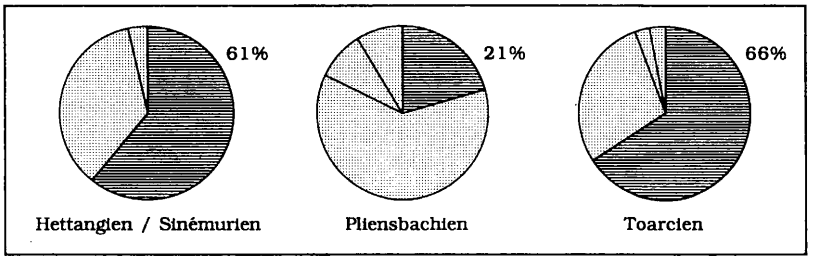
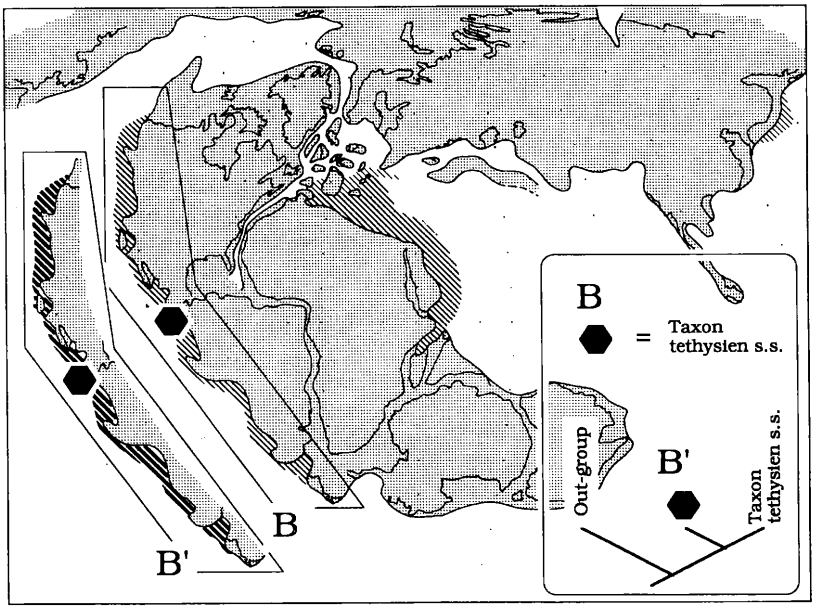


Fig. 1 - *Partie supérieure*: Distribution paléobiogéographique (hachures horizontales) et relations de parentés théoriques pour les taxons des cordillières américaines (A ou A') classés dans la catégorie **"ubiquiste"**.
Partie inférieure: Pourcentages des taxons "ubiquistes" au sein des faunes des cordillières américaines.



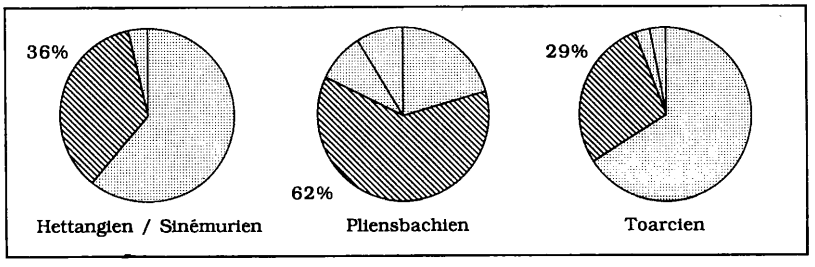


Fig. 2 - *Partie supérieure*: Distribution paléobiogéographique (hachures obliques) et relations de parentés théoriques pour les taxons des cordillières américaines (B ou B') classés dans la catégorie **"téthysien s.l."**.
Partie inférieure: Pourcentages des taxons "téthysiens s.l." au sein des faunes des cordillières américaines.

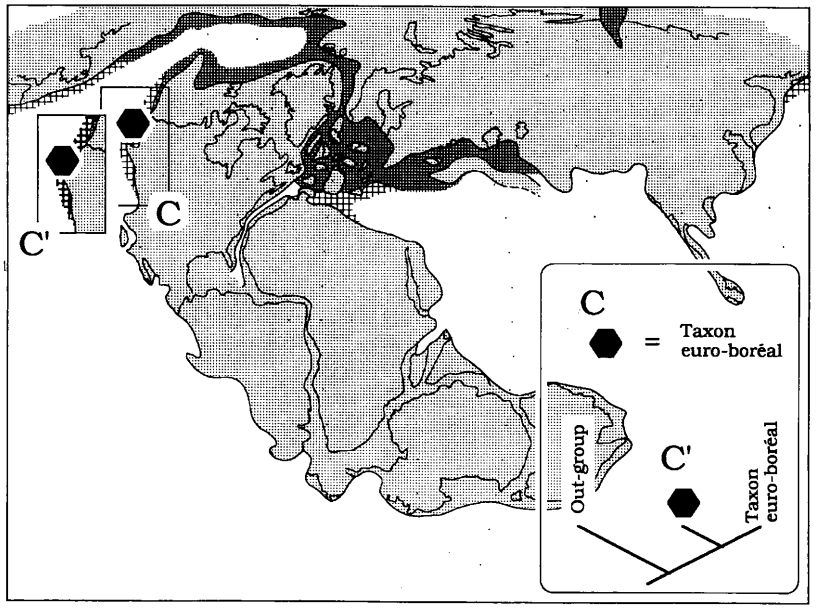
s.s. et est-pacifiques. On admettra également dans cette catégorie les formes propres aux régions est-pacifiques mais dont les plus proches parents connus possèdent des distributions de type téthysien *s.s.* ou *s.l.*. Le type de distribution de ces taxons concorde globalement avec les qualificatifs: pantropical et pélagique.

C- (fig. 3). Cette catégorie est réservée aux taxons collectés dans les cordillières d'Amérique du Nord dont la distribution ou celle des plus proches parents est de type **euroboréale**. Ces espèces caractérisent les mers de plate-formes des moyennes et hautes latitudes de l'hémisphère nord; elles sont classiques en Europe moyenne et septentrionale mais sont aussi assez souvent citées sur la marge méridionale du bloc asiatique (au moins jusqu'à l'Iran, vers l'Est) et dans l'océan boréal. La présence de formes euroboréales sur les rives occidentales (Japon, Sibérie) ou orientale (Alaska, Canada) du Pacific nord évoque des débordements fauniques issus de l'océan boréal.

D- (fig. 4). On peut également envisager l'existence de taxons présents à la fois sur la bordure est-pacifique et dans les confins occidentaux de la Téthys méditerranéenne et/ou les régions lusitaniennes à l'exclusion de tout autre gisement. Ces taxons seront désignés comme **ouest-téthysien-lusitaniens**. L'absence de telles formes dans des régions plus orientales de la Téthys méditerranéenne, et plus septentrionales de l'Europe moyenne doit être certaine ou au moins apparaître comme hautement probable pour que l'on puisse classer un taxon dans cette catégorie. Il convient en effet de pouvoir exclure avec une bonne fiabilité toute possibilité de transit faunique *via* l'océan boréal et/ou *via* le Pacifique pour expliquer le type de distribution observé. L'existence sur la côte est-pacifique de taxons **ouest-téthysien-lusitaniens** serait seule capable de prouver un éventuel transit *via* le corridor hispanique.

E- (fig. 5). Cette dernière catégorie qui sera désignée comme **est-pacifique** ***s.s.*** est réservée aux taxons endémiques aux cordillières américaines, ou à une partie de celles-ci et dont la morphologie est trop originale pour permettre de reconnaître leur proches relations de parenté; leurs affinités phylétiques ne sont alors souvent évidentes qu'au nivau de la super-famille ce qui n'apporte en général aucune information exploitable en terme de relations paléobio-géographiques.

En se basant sur la logique des catégories précédement définies, les ammonites est-pacifiques peuvent être classées comme suit:



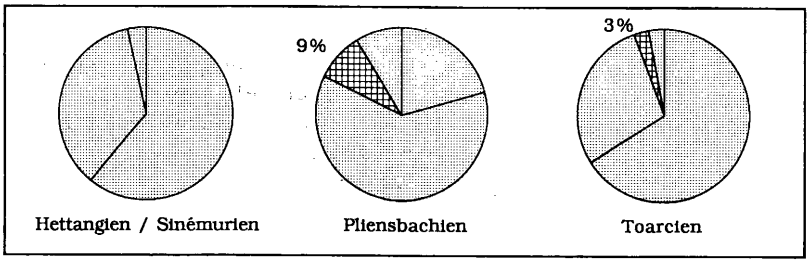


Fig. 3 - *Partie supérieure*: Distribution paléobiogéographique (quadrillé) et relations de parentés théoriques pour les taxons des cordillières américaines (C ou C') classés dans la catégorie **"euro-boréal"**.
Partie inférieure: Pourcentages des taxons "euro-boréaux" au sein des faunes des cordillières américaines.

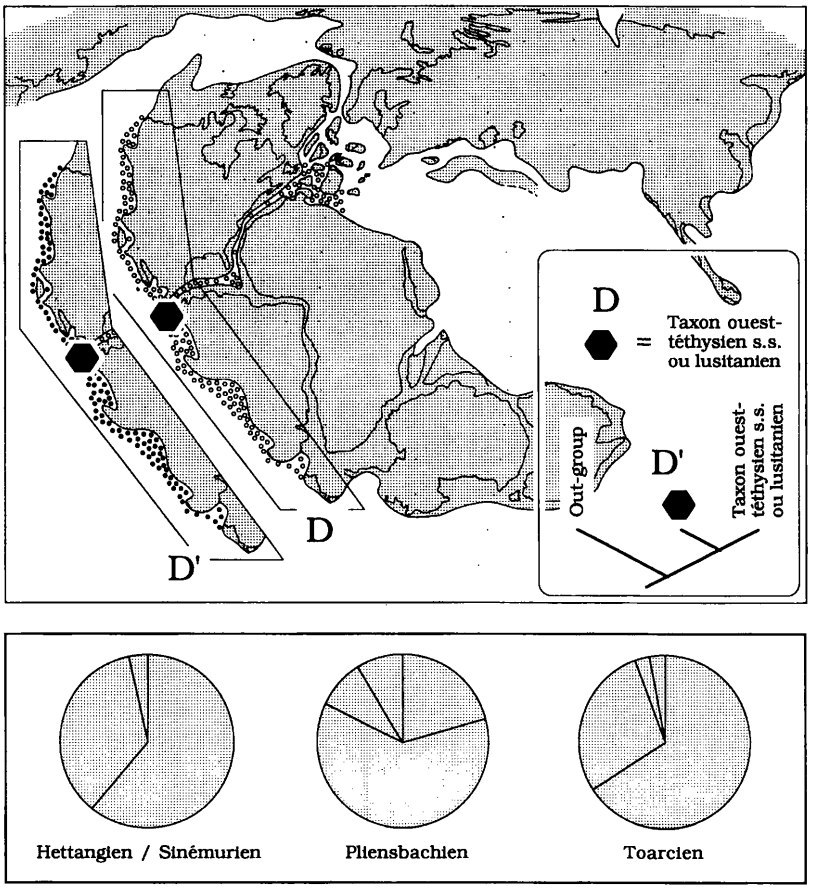


Fig. 4 - *Partie supérieure*: Distribution paléobiogéographique (cercles vides et pleins) et relations de parentés théoriques pour les taxons des cordillières américaines (D ou D') classés dans la catégorie **"ouest- téthysien s.s. - lusitanien"**.
Partie inférieure: Pourcentages des taxons "ouest- téthysiens s.s. - lusitaniens" au sein des faunes des cordillières américaines.

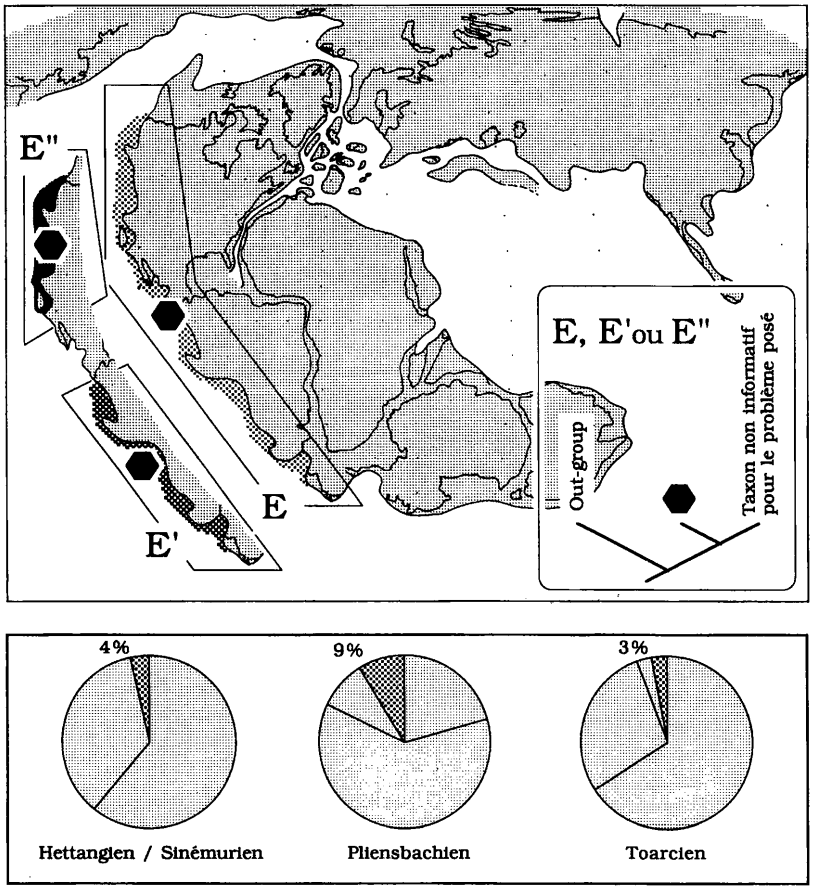


Fig. 5 - *Partie supérieure*: Distribution paléobiogéographique (pointillée denses et lâches) et relations de parentés théoriques pour les taxons des cordillières américaines (E ou E') classés dans la catégorie **"est-pacifique s.s."**.
Partie inférieure: Pourcentages des taxons "est-pacifiques s.s." au sein des faunes des cordillières américaines.

LISTE DES TAXONS LIASIQUES DES CORDILLIERES AMERICAINES

HETTANGIEN SINEMURIEN

Phylloceratina
Phylloceratacea
Phylloceratidae

Calliphylloceras: Téthysien
Fergusonites: Téthysien (Athabascien)
Phylloceras: Téthysien

Juraphyllitidae

Juraphyllites: Téthysien
Nevadaphyllites: Téthysien (Athabascien)
Paradasyceras: Téthysien

Psiloceratina (Sensu Guex 1987)
Psiloceratacea (Sensu Guex 1987)
Psiloceratidae (*Sensu* Guex 1987)

Caloceras: Pandemique
Discamphiceras: Téthysien
Euphyllites: Téthysien
Paradiscamphiceras: Est-pacifique *s.s.* (athabascien)
Parapsiloceras & *Paraphylloceras*: Téthysien
Psiloceras: Pandemique
Transipsiloceras: Est-pacifique *s.s.* (athabascien)

Schlotheimeidae (*Sensu* Guex 1987)

Angulaticeras / Boucaulticeras: Pandémique
Charmasseiceras / Sulciferites: Pandémique
Curviceras: Pandémique
Gonioptychoceras: Pandémique
Kammerkarites: Pandémique
Saxoceras : Pandémique
Schlotheimia : Pandémique
Waeheneroceras : Pandémique

Lytocerataceae (Sensu Guex 1987)
Ectocentritidae

Ectocentrites: Téthysien

Pleuroacanthidae

Analytoceras: Téthysien
Eolytoceras: Téthysien (Athabascien)
Pleuroacanthites: Téthysien

Arietitaceae (Sensu Guex 1987)
Arietitidae
Alsatitinae

Alsatites : Pandémique
Alsatitoides: Téthysien
Badouxia: Téthysien (péri-pacifique)
Laqueoceras: Pandémique
Mullerites: Téthysien (Athabascien)
Pseudaetomoceras: Téthysien
Sunrisites: Téthysien
Tayloricites : Téthysien (Athabascien?)

Arietitinae

Arietites: Pandémique
Arnioceras: Pandémique
Coroniceras: Pandémique
Epammonites: Pandémique
Eucoroniceras: Pandémique
Paracaloceras: Téthysien
Megarietites: Pandémique
Metophioceras: Pandémique
Paracoroniceras: Pandémique
Pararnioceras: Pandémique
Vermiceras: Pandémique

Agassiceratinae

Agassiceras: Pandémique
Euagassiceras: Pandémique

Asteroceratinae

Aegasteroceras (incluant *Arctoasteroceras*): Pandémique
Asteroceras: Pandémique
Caenisites?: Pandémique
Eparietites: Pandémique
Epophioceras: Pandémique

Oxynoticeratidae

Gleviceras: Pandémique
Oxynoticeras: Pandémique

Echioceratidae

Paltechioceras: Pandémique
Plesechioceras: Pandémique

Eoderoceratacea
Eoderoceratidae & Coeloceratidae

Eoderoceras s.l.: Pandémique
Microderoceras s.l.: Pandémique

PLIENSBACHIEN

Phylloceratina
Phylloceratacea
Phylloceratidae

Calliphylloceras: Téthysien
Phylloceras: Téthysien

Juraphyllitidae

Juraphyllites: Téthysien
Juraphillitidae? divers: Téthysien

Psiloceratina (Sensu Guex 1987)
Lytocerataceae (Sensu Guex 1987)
Lytoceratidae

Lytoceras: Téthysien

Eoderocerataceae
Eoderoceratidae & Coeloceratidae

Apoderoceras (*Miltoceras*): Téthysien
Coeloceras?: Pandémique
Dubariceras (=? *Uptonia* et *Dayiceras in lit.*): Téthysien
Eoderoceratidae? divers: Téthysien
Metaderoceras: Téthysien
Pseudoskirroceras: Téthysien
Tetraspidoceras (= *Microderoceras? in lit. part.*): Téthysien

Phricodoceratidae

Phricodoceras: Pandémique

Acantholeuroceratidae

Tropidoceras s.s.: Pandémique
Tropidoceras s.l. (= *Acanthopleuroceras whiteavesi in lit.*): Téthysien (Athabascien)

Polymorphitidae

Polymorphites?: Euro-boréal?

Liparoceratidae

Becheiceras: Pandémique

Amaltheidae

Amaltheus: Euro-boréal
Pleuroceras: Euro-boréal

Dactylioceratidae
Reynesocoeloceratinae

Bettoniceras (=? *Prodactylioceras in lit.*): Téthysien
Reynesocoeloceras: Téthysien

Genre d'affinites incertaines

gen. nov. (= "*Fanninoceras*" *beherendseni* et espèces apparentées): Est-pacifique *s.s.* (andin)
Cymbites: Pandémique
Eoamalteus: Est-pacifique *s.s.* (andin)
Fanninoceras: Est-pacifique *s.s.*
Gemmellaroceras: Pandémique

Hildocerataceae
Hildoceratidae
Harpoceratinae

Argutarpites/Paltarpites: Pandémique
Fuciniceras: Téthysien
Lioceratoides: Téthysien
Protogrammoceras (*Protogrammoceras*): Téthysien

Arieticeratinae

Arieticeras: Téthysien
Fontanelliceras: Téthysien
Leptaleoceras: Téthysien
Tauromeniceras: Téthysien

TOARCIEN

Phylloceratina
Phylloceratacea
Phylloceratidae

Phylloceras sl.: Téthysien

Psiloceratina (Sensu Guex 1987)
Lytocerataceae (Sensu Guex 1987)
Lytoceratidae

Genus ? Téthysien?

Dactylioceratidae
Dactylioceratinae

Catacoeloceras: Pandémique
Collina: Pandémique
Dactylioceras (*Dactylioceras*): Pandémique
Dactylioceras (*Eodactylites*): Téthysien
Dactylioceras (*Orthodactylites*): Pandémique
Nodicoeloceras: Pandémique
Peronoceras: Pandémique

Hildocerataceae
Hildoceratidae
Harpoceratinae

Eleganticeras: Pandémique
Harpoceras: Pandémique
Harpoceratoides: Pandémique
Maconiceras: Pandémique
Oregonites: Téthysien
Polyplectus: Pandémique
Pseudolioceras / Osperlioceras: Pandémique
Tiltoniceras: Euro-boréale

Hildoceratinae

Atacamiceras: Téthysien (Andin)
Hildaites: Pandémique
Hildaitoides: Pandémique (Andin)
Hildoceratoides: Pandémique
Mercaticeras?: Téthysien

Grammoceratinae

Catulloceras: Pandémique
Dumortieria: Pandémique
Grammoceras: Pandémique
Pleydellia: Pandémique

Bouleiceratinae

Bouleiceras: Téthysien
Frechiella: Téthysien
Leukadiella: Téthysien
Paroniceras: Téthysien

Phymatoceratidae
Phymatoceratinae

Brodieia: Pandémique
Haugia: Pandémique
Phymatoceras: Pandémique

Hammatoceratinae

Hammatoceras: Pandémique
Sphaerocoeloceras: Est-pacifique *s.s.* (andin)

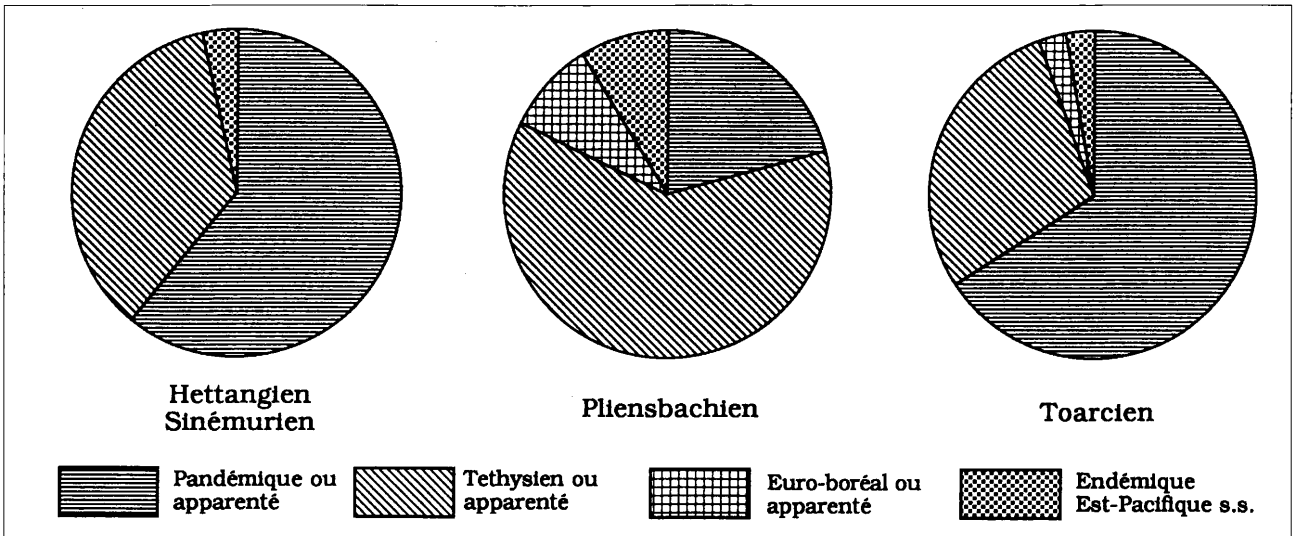


Fig. 6 - Pourcentages des taxons des différentes catégories au sein des peuplements des cordillières américaines pour les Lias inférieur (Hettangien-Sinémurien), moyen (Pliensbachien) et supérieur (Toarcien).

INTERPRETATION DES RESULTAS

Envisageons l'importance tenue par chacune des catégories au sein des faunes d'ammonites des cordillières américaines pour les trois principales périodes envisagées (Hettangien- Sinémurien, Pliensbachien et Toarcien) (fig. 1-6) .

Les éléments **pandémiques** (fig. 1 et 6) avec respectivement 61% et 66% des peupleuments apparaissent largement dominer au cours des Lias inférieur (Hettangien - Sinémurien) et supérieur (Toarcien). Le cas du Lias moyen (Pliensbachien) avec seulement 21% de taxons pandémiques apparait très différent dans le contexte globalement ubiquiste des faunes liasiques. Il est d'ailleurs probable que le découpage chronologique s'appuyant sur les étages de l'échelle stratigraphique internationale affaiblisse légèrement la perception de la crise faunique du lias moyen car celle-ci débute en fait un peu plus précocement dès le Sinémurien supérieur (Lotharingien).

Si l'on analyse maintenant les taxons **téthysiens** (fig. 2 et 6) on observe une tendances inversée par rapport à celle décrite précédement avec seulement 36% et 29% de formes téthysiennes pour les lias inférieur et supérieur, alors qu'avec 62% elles dominent largement les faunes des cordillières américaines au cours du Lias moyen. Ces résultats ne peuvent s'interpréter fructueusement que si l'on admet les distributions pandémiques et téthysiennes *s.l.* comme que les expressions respectivement élargie et restreinte d'un même biota pantropical fondamental. Dans ce contexte et si l'on traite globalement les taxons pantropicaux (fig. 6), les contrastes apparaissent moins sensibles entre les différentes périodes avec 97% et 95% pour les lias inférieur et supérieur et 83% pour le lias moyen soit une différence d'à peine plus de 10% entre les périodes à tendance ubiquiste et la crise faunique du Lias moyen. L'augmentation spectaculaire des éléments "téthysiens" au cours du Lias moyen est en fait en grande partie une conséquence indirecte de la mise en place de faunes endémiques euro-boréales au cours du Lotharingien et surtout du Pliensbachien; Ces faunes endémiques particulièrement bien adaptées aux environnements des mers de plate-formes des moyennes et hautes latitudes de l'hémisphère septentrional empêchaient probablement par une compétitivité efficace l'extension des éléments pantropicaux vers le Nord. Il n'y a donc en fait au cours du Lias moyen qu'une faible diminution des influences pantropicales sur la bordure est-pacifique. Il est ainsi probable que beaucoup de formes classées comme téthysiennes au cours du Lias moyen auraient eu des distributions plus étendues de type pandémique pendant des périodes dépourvues de compétiteurs euro-boréaux bien différenciés; ainsi, au sein d'une entité pantropicale faiblement affectée par la crise faunique du Lias moyen, l'augmentation spectaculaire des taxons "téthysiens" doit être comprise comme la simple conséquence d'une diminution des possibilités d'expansions pendémiques. L'adjectif téthysien dans un contexte globalement favorable aux tendances ubiquistes est certainement plus informatif et plus restrictif que dans un contexte défavorable à ces même tendances. En fait, comme toute classification, celle employée ici est dépendante d'un référentiel et est sujette à toute dérive de celui-ci; c'est à une telle dérive, malheureusement très dificilement évitable et difficile à estimer, que l'on assiste au cours du Lias moyen. Elle rend presque impossible de dire si la crise faunique a induit ou non une augmentation de taxons téthysiens au sens étroit du terme tel que l'on peut les définir durant les périodes ubiquistes.

Le cas des taxons **euro-boréaux** (fig. 3 et 6) est moins ambigu car cette catégorie conserve une signification plus constante au cours de l'ensemble de la période considérée. Absents au sein des faunes du Lias inférieur des cordillières nord américaines- les éléments euro-boréaux n'occuperont une place significative au sein des peuplements qu'au cours du Lias moyen, avec 9% des faunes. Au Lias supérieur, ils tiennent un rôle plus discret avec seulement 3% des faunes. La poussée de formes euro-boréale observée au cours du Pliensbachien peut être directement corélée avec le développement d'une faune endémique très dynamique en Europe moyenne et dans les régions boréales. En Amérique du Nord, ces formes s'infiltrent au sein des peuplements à cachet pantropicaux mais ne parviennent qu'exceptionellement (e.g. avecAmalthées) à les repousser significativement vers le Sud. Les faunes américaines absorbent en fait le plus souvent aisément les taxons euro-boréaux, qui apparaissent plus comme des éléments annexes que comme des compétiteurs potentiels. Dans ces conditions la diminution relative au cours du Pliensbachien, d'environs 10% des taxons à significations pantropicales (pandémiques et téthysiens) par rapport à la faune totale doit être interprétée avec prudence; elle résulte en effet plus d'un ajout de taxons allochtones euro-boréaux que d'une diminution , dans l'absolu, du nombre taxons pantropicaux. Ainsi comprise la poussée des influences euro-boréales au Lias moyen dans les cordillières nord-américaines ne peut pas être interprétée comme la conséquence d'un affaiblissement significatif des influences pantropicales.

La quatrième catégorie envisagée dans ce travail est réservée pour des taxons à répartition de polarité **ouest-téthysienne - lusitanienne** (fig. 4 et 6). Aucune ammonite de la bordure est-pacifique n'a pu être

attribuée à cette catégorie et ceci pour les trois périodes retenues. Un tel résultat exclue a priori la possibilité de faire appel au concept de corridor hispanique pour expliquer les types de distribution observés; le rôle du corridor hispanique comme voie de transit faunique doit donc être considéré comme une hypothèse had hoc, tout au moins pour les données liées aux faunes d'ammonites du Lias. Il faut toutefois souligner que les taxons ayant une répartition de type ouest - téthysien et/ou lusitanien sont rares au cours du lias (*cf.* Dommergues et Mouterde, 1987 pour une synthèse des espèces endémiques lusitaniennes). Cette rareté limite en fait considérablement les chances de rencontrer de telles espèces sur la bordure est-pacifique; en résumé, l'hypothèse du fonctionnement en tant que voie d'échange faunique dès le Lias du corridor hispanique reste donc plausible mais semble jusqu'à présent très difficilement accessible à toute procédure de test basée sur les faunes d'ammonites.

A titre d'exemple de taxon fréquement utilisé par les auteurs (Smith, 1983) pour argumenter le fonctionnement du corridor hispanique en tant que voie de transit faunique, on peut citer le genre endémique lusitanien *Dayiceras*. Toutes les anayses détaillées et critiques de la morphologie des espèces américaines attribuées à *Dayiceras* révèlent en fait des formes plus ou moins homéomorphes du taxon lusitanien mais phylétiquement clairement indépendantes. Ces ammonites appartiènent en réalité soit au genre *Dubariceras* (proche parent de *Metaderoceras*) soit à un genre andin encore inédit qui regroupe les espèces étroitements apparenté à "*Fanninoceras*" *beherendseni* et dont l'originalité a été mise en évidence par Leanza et Blasco (travail en préparation).

Envisageons maintenant la dernière catégorie consacrée aux ammonites endémiques **est-pacifique** ***s.s.*** d'affinités phylétiques non résolues et par là même non informatives pour l'analyse paléobiogéographique envisagée ici. Le nombre de ces taxons n'est jamais important au sein des peuplements, tout particulièrement au cours des Lias inférieur et supérieur où ils ne représentent pas plus de 4% et 3% des faunes. Leur proportion augmente toutefois assez sensiblement durant le Lias moyen jusqu'a atteidre presque 9%. Ce phénomène est à souligner car il montre bien que la crise faunique pliensbachienne si accusée en Europe moyenne et dans les régions dépendantes de l'océan boréal , est un phénomène mondial, d'expression certe discrète, mais évidente sur la bordure est-pacifique. Quoi qu'il en soit les faunes endémiques est-pacifiques n'arrivent jamais à affecter l'hégémonie des influences pantropicales dans le Lias des cordillières américaines.

CONCLUSIONS

En tenant compte de la logique inhérante au modèle de distribution pantropicale de Newton (1988) il est possible de prédire que des influences fauniques téthysiennes affectant les peuplements des cordillières américaines doivent dépasser largement l'échelle de l'anecdote chère à la biogéographie narrative; elles doivent en fait apparaître comme un phénomène important et constant tout au long de la période considérée. Même sans étendre la notion de faune pantropicale aux taxons pandémiques, ce qui serait pourtant justifié dans le contexte du Jurassique inférieur, on constate que les influences téthysiennes *s.l.* ont affecté de façon dominante, ou tout au moins très importante, les peuplements est-pacifiques depuis l'Hettangien basal jusqu'au Toarcien terminal. Il faut également souligner que cette domination reste pratiquement inchangée avant et après le moment de l'apparition des faciès marins francs à l'emplacement du corridor hispanique; cette constatation est suffisante en elle même pour émettre des doutes sur la pertinence des hypothèses envisageant le rôle de ce corridor en tant que voie d'échange faunique. Quoi qu'il en soit, les résultats des analyses fauniques présentés dans cette étude outrepassent les prévisions les plus optimistes suggérées par le modèle de Newton. Les éléments à caractère américain (endémiques stricts sans affinité phylétique évidente) n'atteignent en effet jamais 10% des faunes (fig. 7) alors que les éléments pantropicaux (téthysien *s.l.* et pandémiques) dépassent

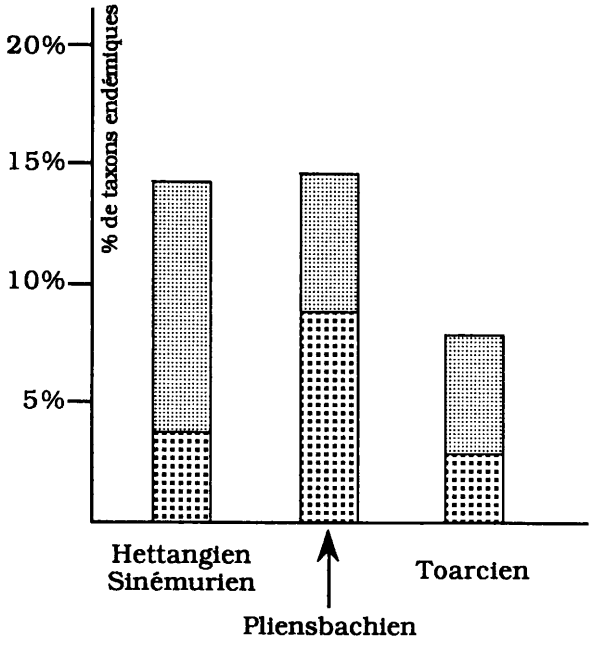


Fig. 7 - Pourcentages des taxons endémiques "faibles" (pointillés fins) et "forts" (pointillés grossiers) au sein des peuplements des cordillières américaines.

fréquement les 90%. Le gradient actuel de décroissance vers l'Est des taxons indo- ouest - pacifique est donc plus rapide que celui du Jurassique inférieur. En effet, les espèces de l'actuel biota indo-ouest-pacifique (supposées homologues des formes téthysiennes *s.l.* du Lias) ne dominent, que rarement les faunes des côtes occidentales des Amériques. Dans tous les cas les résultats obtenus pour le Jurassique inférieur s'accordent plutôt bien avec les prévisions établies à partir du modèle de Newton; celui-ci résiste donc à la procédure de test appliquée ici; ces résultats rendent donc, au moins en fonction des données disponibles, inutile et injustifié le recours aux scénarios narratifs traditionnels (corridor hispanique, terranes...) et font de la proposition de Newton le modèle le plus pertinent pour expliquer les faits observés.

Dans tous les cas, et quelque soit le modèle envisagé pour les expliquer, les résultats obtenus soutendent l'image de faunes d'ammonites largement dominées à l'échelle mondiale par un puissant biota pantropical. Ils suggèrent en outre qu'une intense dynamique de dispersion agissait au sein de ce biota. Elle le maintenait dans un état remarquable d'homogénéité sans équivalent dans la nature actuelle; ceci explique en grande partie la relative rareté des taxons endémiques est-pacifique. Il est probable que cette dynamique de dispersion répercutait très rapidement, à l'échelle géologique, les principaux évènements évolutifs affectant les faunes d'ammonites pantropicales liasiques; il faut toutefois rester prudent car en l'absence d'échelles stratigraphiques établies indépendament des ammonites, une apparente simultanéité de part et d'autre du Pacifique peut masquer des décalages chronologiques résultants d'une inertie relativement constante affectant les transits fauniques.

Quoi qu'il en soit, et dans une ambiance de faunes monotones à l'échelle mondiale, la crise faunique du Pliensbachien mérite une attention particulière. Cette crise se manifeste essentiellement par une augmentation temporaire du nombres de taxons endémiques. C'est aux latitudes moyennes et élevées de l'hémisphère nord que l'expression de cette crise est la plus spectaculaire avec l'avènement des taxons euro-boréaux (Polymorphitidae et Liparoceratidae sub-platycones, Amaltheidae...); qui tendent à saturer des peuplements qui, hors de la période de crise, comportaient de fortes proportions de formes pandémiques "banales"; l'une des premières conséquences de la crise plienbaschienne est donc l'effondrement à l'échelle mondiale du nombre absolu des taxons pandémiques.

La crise faunique du Lias moyen a été depuis longtemps reconnue comme un évènement euro-boréal; elle n'a par contre jamais été envisagée comme un phénomène d'ampleur mondiale dont les manifestations en Europe moyenne, septentrionale et les régions boréales, si spectaculaires soient elles, n'en sont que l'un des nombreux aspects. L'analyse des faunes liasiques des cordillières américaines entreprise ici dans le but de tester le modèle de distribution pantropicale de Newton, fournit également, une opportunité pour tester la signification globale de la crise pliensbachienne. Les figures 5, 6 et 7 qui illustrent les pourcentages d'éléments endémiques est - pacifiques au sein des peuplements des cordillières américaines soulignent clairement une augmentation de la fréquence de ces taxons pendant le Lias moyen. Cette augmentation est un phénomène parallèle et analogue à celui qui affecte les taxons endémiques euro-boréaux. Les formes endémiques est-pacifique ne sont en effet d'aucune façon étroitement apparentées aux taxons euro-boréaux; elles semblent en fait résulter de processus de différenciation à partir d'un fond de peuplement téthysien *s.l.* La figure 7 tient compte de l'ampleur atteinte par ces différenciations; elle illustre à la fois les pourcentages des taxons endémiques "forts" dont les morphologies sont si dérivées qu'il est impossible de reconstituer leurs relations de parentés étroites, que ceux de taxons endémiques "faibles" qui morphologiquement moins dérivés sont liés de façon encore évidente à des formes téthysiennes. Les pourcentages des taxons endémiques "forts" se modifient de façon simple au cours du temps avec un pic très net au cours du Lias moyen. Les taxons endémiques faibles ne semblent pas suivre la même tendance; ils sont curieusement particulièrement asez abondants au cours du Lias inférieur. Cette différence de comportement entre taxons endémiques "forts" et "faibles" est probablement un artéfact qui résulte pour une part importante de conceptions taxinomiques différentes parmi les auteurs. L'école de Guex et Taylor, à qui l'on doit des études particulièrement précises du Lias inférieur d'Amérique du nord (Guex, 1980, 1982; Guex et Taylor, 1976; Taylor, 1988; Taylor *et alii*, 1984), a par exemple utilisé une taxinomie supraspécifique nouvelle soulignant les tendances endémiques même faibles. Les études entreprises par d'autres auteurs, pour d'autres périodes et/ou d'autres régions, n'ont que rarement souligné de telles tendances endémiques faibles par la créations de genres nouveaux. Les pourcentages de taxons endémiques "forts", beaucoup moins affectés par de telles différences de conceptions taxonomiques sont des indicateurs plus fiables; la quasi-totalité de ces formes aux morphologies souvent remarquables ont depuis longtemps attiré l'attention de l'ensemble des taxinomistes et leur nette augmentation au cours du Lias moyen révèle un épisode significatif d'augmentation de l'endémisme.

L'une des conséquences directes de la crise faunique du Pliensbachien est l'effondrement, à

l'échelle mondiale, du pourcentage d'éléments pandémiques responsables de l'aspect banal au sens paléobiogéographique, des faunes des Lias inférieur et supérieur; cet effondrement, conséquence de la mise en place de peuplements euro-boréaux hautement différenciés implique une spectaculaire augmentation des pourcentages de taxons téthysiens au sein des peuplements est-pacifiques; beaucoup de ces nouvelles formes téthysiennes *s.l.* ne sont néanmoins que d'anciens taxons pandémiques aux distributions largement amputées vers les latitudes moyennes et hautes de l'hémisphère nord. Une interprétation superficielle de l'augmentation du pourcentage d'éléments classés dans la catégorie "taxons téthysiens" au sein des faunes est-pacifiques, semble indiquer une forte croissance des échanges fauniques entre les régions méditerranéenne et est-pacifique. Il s'agit en fait d'un artéfact suggèrant le contraire de la tendance réelle; les peuplements de la Téthys méditerranéenne et ceux des cordillières américaines sont en effet plus différents au cours du Lias moyen , comme le montre par exemple l'abondance des taxons endémiques est-pacifiques à cette époque, que durant les autres périodes du Jurassique inférieur . Ce ne sont pas les similitudes entre les faunes de la Téthys méditerranéenne et celles de la bordure est-pacifique qui augmentent au cours du Lias moyen, c'est la banalité, au sens paléobiogéographique, des faunes qui diminue dans des proportions plus importantes à l'échelle mondiale qu'à l'échelle pantropicale. Cette augmentation apparente des ressemblances entre les faunes méditerranéennes et est-pacifiques ainsi que les indices géologiques d'ouverture de l'Atlantique central ont conduit la plupart des auteurs à concevoir le Pliensbachien comme la première période de fonctionement réellement significatif du corridor hispanique en tant que voie d'échange faunique. Le Pliensbachien est en fait une période paradoxale avec un taux d'endémisme particulièrement élevé qui entre en conflict avec la plupart des données géologiques lesquelles indiquent en effet une tendance à la mise en place de nouvelles possibilités de communications (dislocation de la plateforme carbonatée de la Téthys occidentale, appartition de facies marin francs au niveau de l'Atlantique moyen...).

Six conclusions principales peuvent donc être retenues à l'issue de ce travail:

1) Un modèle de distribution pantropicale inspiré de celui de Newton 1988, peut expliquer la monotonie des peuplements d'ammonites liasiques depuis la Téthys méditerranéenne jusqu'aux cordillières ouest-américaines. Ce modèle relativement neutre et d'application large, a en effet résisté au test qui lui à été appliqué dans ce travail.

2) Le recours à un scénario narratif (e.g. le transit d'un taxon donné *via* le corridor hispanique à une époque donnée) n'est pas justifié tant qu'un modèle plus neutre et d'application plus large, résiste aux tests.

3) La diffusion des faunes d'ammonites au sein de l'ensemble des mers intertropicales *s.l.* apparaît au Lias comme un phénomène très général, aisé et rapide (au sens géologique du terme); cette constatation est indépendante de toute hypothèse exprimée en terme de voie de transit faunique.

4) La crise faunique du Lias moyen est un phénomène d'ampleur mondiale caractérisé par le développement, en parallèle, de peuplements endémiques dans des régions aussi éloignées que les mers épicontinentales de l'Europe moyenne et les cordillières américaines.

5) Le cloisonnement des faunes à l'échelle mondiale est en contradiction (au moins apparente) avec l'ouverture de nombreuses relations marines suggérées par la géologie et la géophysique dès la fin du Lias inférieur et surtout à partir du Lias moyen. Même si certains brassages fauniques ont été favorisés à cette époque, des contraintes encore incomprises, responsables des tendances endémiques, en ont largement contrecarré les effets.

6) Même si le scénario sur lequel s'appuit le modèle de Newton, et qui suppose une dispersion des taxons par l'effet de contre-courants équatoriaux chauds doit être ultérieurement abandonné (au moins pour les ammonites), les conlusions 3 à 5 restent des faits incontournables dont les significations globales rendent hasardeuses toute tentative d'explication narrative.

BIBLIOGRAPHIE

DOMMERGUES, J.-L. & R.,MOUTERDE, (1987) - The endemic trends of Liassic ammonite Faunas of Portugal as the result of the opening up of a narrow epicontinental basin: *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 58: 129-137.

DOMMERGUES, J.-L., MOUTERDE, R. & P., RIVAS, (1984) - Un faux Polymorphitiné: *Dubariceras*; nouveau genre d'Ammonitina du Carixien mésogéen: *Geobios*, 17 (6): 831-839.

GUEX, J., (1980) - Remarques préliminaires sur la distribution stratigraphique des ammonites hettangiennes du New York Canyon (Gabbs Valley Range, Nevada): *Bull. Géol. Lausanne*, 250: 127-140.

GUEX, J., (1982) - Relation entre le genre *Psiloceras* et les Phylloceratida au voisinage de la limite Trias - Jurassique: *Bull. Géol. Lausanne*, 260: 47-51.

GUEX, J., (1987) - Sur la phylogenèse des ammonites du Lias inférieur: *Bull. Géol. Lausanne*, 292: 455-469.

GUEX, J., & D., TAYLOR, (1976) - La limite Hettangien - Sinémurien, des Préalpes romandes au Névada: *Eclogae Geol. Helv.*, 69 (2): 521-526.

HALLAM, A., (1983) - Early and Mid-jurassic molluscan biogeography and the establishment of central atlantic seaway: *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 43: 181-193.

HALLAM, A., (1986) - Evidence of displaced terranes from Permian to Jurassic fauna around the Pacific margins: *Jour. Geol. Soc.*, 143: 209-216.

HILLEBRANDT, A. VON, (1981) - Kontinentalverschiebung und die paläozoogeographischen Beziehungen des südamericanischen Lias: *Geol. Rundsch.*, 70 (2): 570-582.

MOUTERDE, R., & S., ELMI, (1990) - Eléments de comparaison des faunes d'ammonites nord-américaine, nord-ouest européenne et téthysienne au Lias: "3° Symposium, Céphalopodes", Lyon 1990, abstracts vol.: 67.

NEWTON, C.R., (1988) - Significance of "Tethyan" Fossils in the American Cordillera: *Science*, 242: 385-391.

NUR, A., & Z., BEN-AVRAHAM, (1982) - Displaced terranes and mountain building. *In* "Mountain Building Processes" HSÜ, K.J., (ed.): Academic Press, London: 73-84.

SMITH, P.L., (1983) - The Pliensbachian ammonite *Dayiceras dayiceroides* and Early Jurassic paleogeography: Canad. *Jour. Earth Sci.*, 20: 86-91.

TAYLOR, D., (1988) - *Pardiscamphiceras*: un nouveau genre d'ammonites du Lias inférieur: *Bull. Géol. Lausanne*, 298: 117-122.

TAYLOR, D., CALLOMON, J.H., HALL, R., SMITH, P.L., TIPPER, H.W. & G.E.G., WESTERMANN, (1984) - Jurassic ammonite biogeography of western North America: The tectonic implications. In " Jur. - Cret. Biochronology and Paleogeography of North America." G.E.G., WESTERMANN, (ed.): Geol. Assoc. Canada, spec. pap., 27: 121-141.

TINTANT, H., MARCHAND, D. & R., MOUTERDE, (1982) - Relations entre les milieux marins et l'évolution de Ammonoïdés: les radiations adaptatives du Lias: *Bull. Soc. Géol. France*, (7) 24 (5-6): 951-961.

TOZER E.T. (1982) - Marine Triassic faunas of North America: Their significance for assessing plate and terrane movements: *Geol. Rundsch.*, 71 (3): 1077-1104.

WESTERMANN, G.E.G., (1984) - Summary of symposium papers on the Jurassic-Cretaceous biochronology and paleogeography of North America. In "Jurassic-Cretaceous Biochronology and Paléogéography of North America", G.E.G., WESTERMANN (ed.): Geol. Assoc. Canada, spec. pap., 27: 308-315.

WESTERMANN, G.E.G., (1990) - New development in Ecology of Jurassic - Cretaceous ammonoids. In "Atti II Conv. Int. F.E.A., Pergola 1987" PALLINI *et alii* (eds.): 459-478.

Palaeopelagos
Special Publication
No. 1

Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium "Fossili, Evoluzione, Ambiente"

Pergola, 25-30 October 1990

Edited by Giovanni Pallini

C.S.A.
Università "La Sapienza" Roma

1994

Composizione a cura di R. Tonielli

Centro Stampa d'Ateneo

Coordinatore Progetto Stampa:	L. Migliaccio
Segreteria:	A. Martelli, E. Rossi
Grafica:	G. Giuliani
Fotocomposizione:	M. Cosma, F. Lazzarini, F. Pannoli
Fotolitografia:	Ag. Mania, G. Oliva
Stampa:	M. Davoli, Ab. Mania, M. Nuccitelli
Allestimento:	E. Accomasso, A. Pantaleoni

Università degli Studi di Roma "La Sapienza"
Piazzale Aldo Moro, 5 00185 - Roma
Licenziato alle stampe il 8 novembre 1994
Finito di stampare dicembre 1994