

Ammonites de la formation Santiago de la zone subandine du S-E de l'Équateur (Jurassique inférieur, Sinémurien)

Jean-Louis DOMMERGUES¹, Christian MEISTER² & Etienne JAILLARD³

Résumé

Plus d'une cinquantaine d'ammonites du Sinémurien inférieur (zones à *Semicostatum* et/ou à *Turneri*) et du Sinémurien supérieur ont été récoltées dans cinq localités distinctes de la zone subandine équatorienne. Ces sites fossilifères, isolés les uns des autres, se trouvent à proximité du Rio Santiago, entre les villages de Santiago et de Patuca (SE de l'Équateur). Ils se rattachent aux assises supérieures de la Formation Santiago. Les faunes les plus anciennes, d'âge probable Sinémurien inférieur, sont dominées par des Arietitidae (*Arnioceras*), mais elles ont également livré plusieurs spécimens d'une forme nouvelle: *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. Les faunes d'âge Sinémurien supérieur sont, à l'exception de quelques rares Schlotheimiidae (*Angulaticeras*), essentiellement constituées d'Echioceratidae («*Orthechioceras*» et *Paltechioceras*?). Les approches taxinomiques et biostratigraphiques, qui constituent l'essentiel de l'étude, sont complétées par une discussion relative au contexte paléobiogéographique global des faunes américaines du Lias inférieur.

Mots-clés

Ammonites, Lias, Sinémurien, Amérique du Sud, Équateur, Taxinomie, Biostratigraphie, Paléobiogéographie.

Abstract

The ammonite faunas of the Santiago Formation in the Subandean Zone (SE Ecuador, Early Jurassic, Sinemurian).- About fifty ammonites have been collected in five separate fossiliferous localities. These outcrops are scattered in the proximity of the Rio Santiago, between the villages of Santiago and Patuca (SE Ecuador). The fossiliferous beds belong to the upper part of the Santiago Formation and can be attributed to the upper early and late Sinemurian. The former faunas (probably early Sinemurian) are mainly constituted by Arietitidae (*Arnioceras*) but they also include some specimens of a new species: *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. The latest (late Sinemurian) are mostly constituted by Echioceratidae ("Orthechioceras" and *Paltechioceras*?) but also provide a few Schlotheimiidae (*Angulaticeras*). If taxonomic and biostratigraphic approaches are the core of this work, a short discussion about the paleobiogeographic framework at the global scale of the American Sinemurian faunas is also proposed.

Key words

Ammonites, Lias, Sinemurian, South America, Ecuador, Taxinomy, Biostratigraphy, Paleobiogeography.

INTRODUCTION

Considérées dans leur ensemble, les faunes marines du Jurassique circum-pacifique posent un problème paléobiogéographique très complexe, intensivement étudié depuis le début des années 80, mais encore en grande partie non résolu (e.g. WESTERMANN, 1977, 1992, 1993; HILLEBRANDT, 1981a; SMITH, 1983; SMITH & TIPPER, 1986; NEWTON, 1988, SMITH *et al.*, 1990; DOMMERGUES, 1994; ABERHAN & FÜRSICH, 1997; DAMBORENEA, 2000; ABERHAN, 2001, 2002). La difficulté du problème est notamment due:

1) à un grand nombre de terrains allochtones (exotic terranes *sensu auct.*) actuellement accréé de façon

souvent très complexe aux terrains autochtones ou sub-autochtones,

2) à la persistance d'incertitudes relatives au fonctionnement, dès le Jurassique inférieur, du « Corridor hispanique » comme possible voie d'échange faunique SMITH, 1983; SMITH *et al.*, 1990; DOMMERGUES, 1994; DAMBORENEA, 2000; ABERHAN, 2001, 2002),

3) au manque de données relatives aux peuplements péri-gonwaniens, et plus généralement à l'impossibilité d'évaluer objectivement l'importance des transits fauniques en bordure du promontoire gonwarien constitué par l'Australie, la Nouvelle-Zélande et l'Antarctique,

4) à la difficulté de tester le rôle d'une possible – au moins

¹ UMR CNRS 5561, Biogéosciences Dijon, Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne, 6 Boulevard Gabriel, F-21000 Dijon, France, Email: jean-louis.dommergues@u-bourgogne.fr

² Muséum d'histoire naturelle, Département de Géologie et de Paléontologie, 1 route de Malagnou, CP. 6434, CH-1211 Genève 6, Suisse, Email: christian.meister@mhn.ville-ge.ch

³ IRD-LGCA, Maison des Géosciences, BP 53, F-38041 Grenoble Cedex 9, France, Email: Etienne.Jaillard@ujf-grenoble.fr

pour certains taxons – route équatoriale trans-Panthalassa (= pantropicale) (NEWTON, 1988 ; DOMMERMUES, 1994), 5) au manque d'analyses cladistiques qui permettraient une meilleure compréhension des relations de parentés entre les taxons circum-pacifiques d'une part et ceux de la Téthys occidentale (s.l.) et/ou de l'Europe du nord-ouest d'autre part et, par là même, d'éviter la subjectivité liée à l'usage de la taxinomie linéenne (DOMMERMUES, 1994),

6) à l'insuffisance de données fiables et bien datées dans de nombreux secteurs du domaine circum-pacifique. En effet, si dans certains pays comme le Canada, les Etats-Unis, le Mexique, l'Argentine ou le Chili, les principales séries fossilifères ont fait l'objet d'exploitations plus ou moins intensives et systématiques, d'autres comme le Pérou ou plus encore la Colombie ou l'Équateur en restent aux tout premiers stades de l'exploration.

Pour l'Équateur par exemple, une seule publication (GEYER, 1974) indique l'existence d'ammonites du Jurassique inférieur à proximité du Rio Santiago mais les deux spécimens figurés par cet auteur sont très mal conservés et à peine déterminables.

Dans un tel contexte, la découverte d'une assez riche faune d'ammonites sinémuriennes dans la Formation Santiago de la zone subandine du sud-est de l'Équateur est un apport non négligeable à la connaissance des faunes d'ammonites circum-pacifiques. La présente étude vise prioritairement la description et l'illustration de ces nouvelles récoltes. Leurs implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques ne pourront par contre être que brièvement envisagées car : 1) les ammonites étudiées proviennent de points de récolte dispersés à proximité du Rio Santiago (e.g. le long de la piste Mendez-Santiago) et il n'est actuellement pas possible de situer ces localités fossilifères par rapport à une succession stratigraphique précise, 2) il est hors de propos d'entreprendre une analyse cladistique qui seule permettrait de situer les taxons équatoriens dans un cadre phylétique rigoureusement formalisé. En l'absence d'un tel cadre – même s'il n'est que partiellement résolu – toute analyse paléobiogéographique est une démarche inévitablement corrompue par l'usage largement subjectif de la taxinomie linnéenne classique. Seule une prise en compte rigoureuse des relations de parenté pourrait permettre d'éviter de tel biais (DOMMERMUES, 1994).

CADRE GÉOLOGIQUE, MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans le cadre de l'ouvrage synthétique coordonné par WESTERMANN (1992) et dédié au Jurassique Circum-Pacifique, RICCARDI *et al.* (1992) proposent une monographie consacrée à la géologie du Jurassique des parties occidentales (= andine s.l.) de l'Amérique du Sud et de l'Antarctique. Dans ce travail, si presque tous les

pays concernés (Venezuela, Colombie, Pérou, Argentine, Chili et péninsule Antarctique) bénéficient d'un chapitre particulier, l'Équateur n'est pas envisagé explicitement. Cette lacune montre bien à quel point ce pays est resté jusqu'à une période récente à l'écart de la plupart des explorations tant géologiques que paléontologiques consacrées au Jurassique sud-américain. Les premières publications traitant des séries fossilifères (Formation Santiago) du Jurassique équatorien sont celles de GEYER (1974) et de PAVIA *et al.* (1992). Il s'agit de travaux préliminaires fondés sur des récoltes exploratoires et seules quelques ammonites très mal conservées ont été illustrées par GEYER (1974, text.fig. 6, 7). La présente publication, fondée sur des récoltes récentes, vise notamment à compléter les travaux fondateurs de GEYER (1974) et de PAVIA *et al.* (1992) en illustrant le plus largement possible les faunes d'ammonites de la Formation Santiago et en proposant une ébauche de cadre biostratigraphique.

Comme celles décrites et/ou citées par GEYER (1974) et PAVIA *et al.* (1992), les ammonites étudiées dans le présent travail proviennent exclusivement de la Formation Santiago et ont été récoltées à la faveur d'affleurements situés à proximité du Rio Santiago entre les localités de Patuca et de Santiago (SE de l'Équateur, zone subandine) (Fig. 1, 2). Les récoltes proviennent de cinq points de collecte distincts notés de (a) à (e) (Fig. 2). La grande épaisseur de la Formation Santiago (plusieurs milliers de mètres), la relative monotonie des faciès et la discontinuité des affleurements due à un couvert végétal luxuriant ne permettent malheureusement pas de situer les différents points de collecte par rapport à une succession lithologique clairement définie. En l'absence d'une coupe continue et détaillée, l'analyse et la comparaison des différents assemblages fossilifères restent la seule méthode envisageable pour proposer indirectement une hypothèse stratigraphique.

La Formation Santiago a été définie par TSCHOPP (1953) comme une unité lithostratigraphique marine, à dominante carbonatée, principalement constituée de calcaires siliceux gris sombre et montrant des intercalations de grès et de lutites. L'épaisseur maximum de la formation a été évaluée à 2700 m (TSCHOPP, 1953). Des intercalations volcaniques ont également été décrites dans la partie supérieure de la formation (TSCHOPP, 1953 ; FAUCHER & SAVOYAT, 1973 ; ROMEUF *et al.*, 1997).

La Formation Santiago est en fait formée de trois entités successives de lithologies et d'âges distincts. La partie inférieure serait ainsi constituée de calcaire de plate-forme d'âge Norien supérieur (ASPDEN & IVIMEY-COOK, 1992) la partie moyenne d'une série turbiditique d'âge Hettangien témoignant d'une phase d'approfondissement et la partie supérieure d'âge Sinémurien, reflétant le passage à des dépôts deltaïques avec des intercalations volcaniques. Ces dépôts supérieurs, sous-jacents à la Formation Misahuallí, ont été récemment reconnus

Fig. 1: Localisation de la Formation Santiago dans les cadres géographique et géologique d'Amérique du Sud et Centrale. A) Répartition des principaux affleurements du Jurassique en Amérique du Sud et Centrale [d'après WESTERMANN & RICCARDI (1990) et SMITH *et al.* (1994), modifié et complété]. B) Principales entités paléogéographiques pour le Mésozoïque de la partie septentrionale des Andes [d'après JAILLARD *et al.* (1995), modifié et complété].

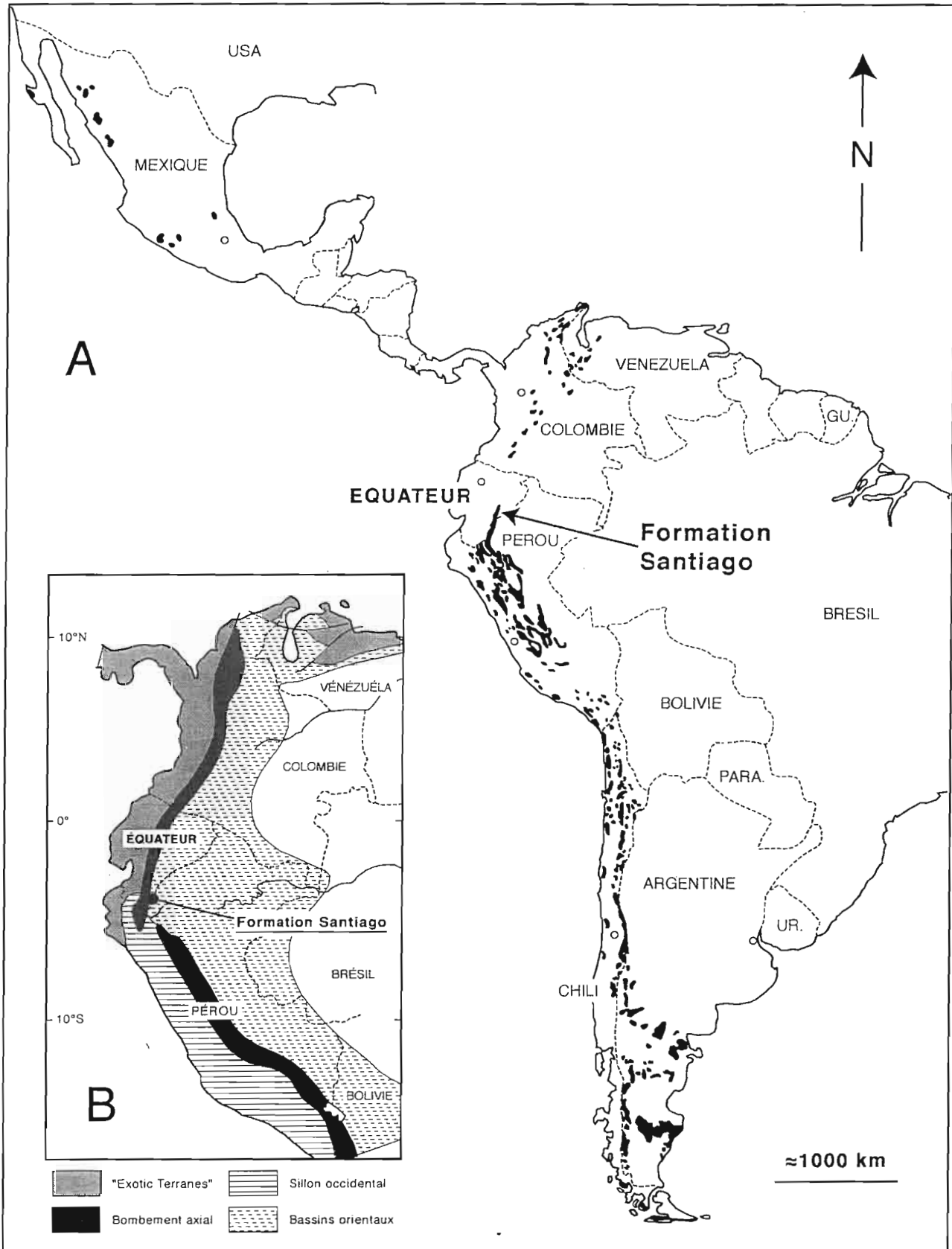
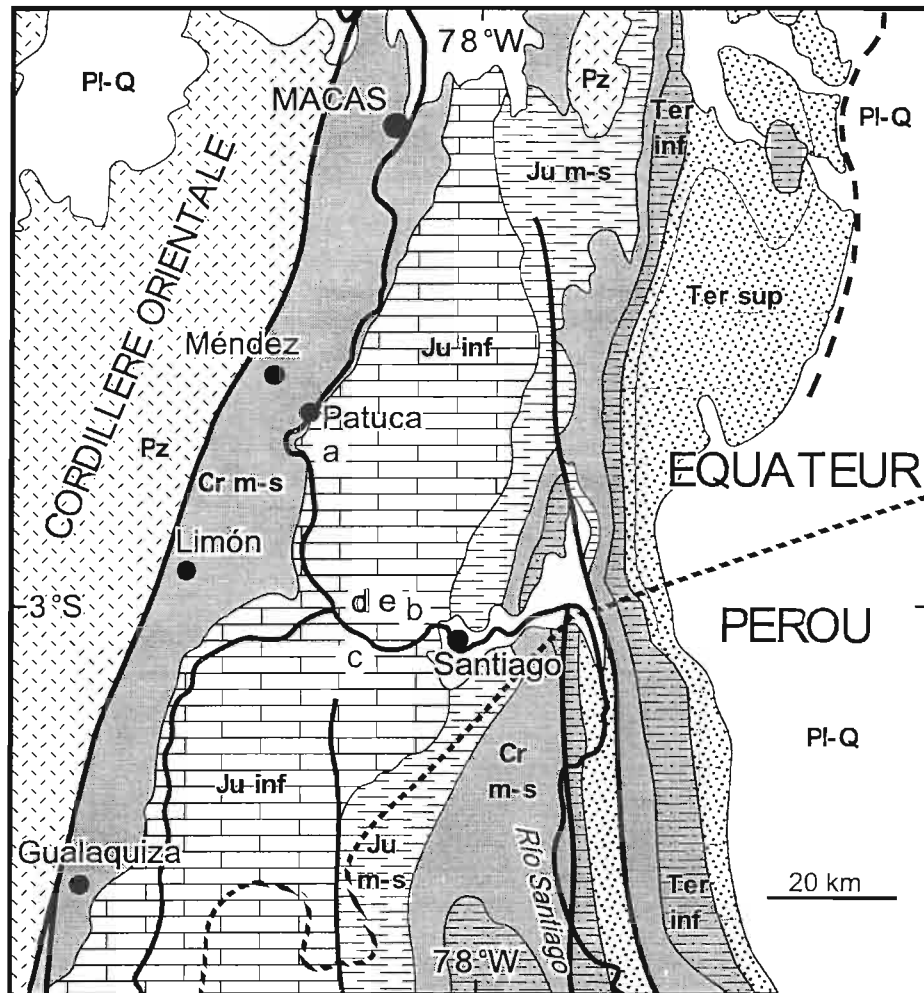


Fig. 2: Localisation des points de collecte (a-e) dans le contexte géologique du SE de l'Équateur (région de Santiago et de Patuca, à l'est de Cuenca). Pz = Paléozoïque, Ju. inf. = Jurassique inférieur, Ju. m-s = Jurassique moyen et supérieur, Cr. m-s = Crétacé moyen et supérieur, Ter. inf. = Tertiaire inférieur, Ter. sup. = Tertiaire supérieur, Pl-Q. = Plio-Quaternaire.

Localité a: Le long de la route Patuca-Santiago, à 4,05 km au Sud de Patuca [2° 57' 26" S-78° 14' 00" W]. **Localité b:** Le long de la route Patuca-Santiago, à 72 km de Patuca, 17 km de Santiago. **Localité c:** Le long du río Santiago, environ à mi-chemin entre Santiago et le confluent amont. **Localité d:** Le long de la route Patuca-Santiago, à 53 km de Patuca, 36 km à l'W de Santiago [3° 00' 37" S-78° 11' 00" W]. **Localité e:** Le long de la route Patuca-Santiago, à 50 km de Patuca (semble correspondre au passage au Chapiza sus-jacent) [3° 01' 04" S-78° 11' 33" W].



comme une entité distincte et décrits par ROMEUF *et al.* (1997). Compte tenu des âges indiqués par les auteurs, les ammonites étudiées dans le présent travail proviendraient de cette seule partie supérieure de la Formation Santiago. La présence des ammonites serait donc associée à des environnements, qui, bien que dans l'ensemble peu profonds, devaient être au moins temporairement accessibles aux faunes pélagiques et donc épisodiquement ouverts sur le large.

Durant la période correspondant au dépôt de la Formation Santiago (Norien à Sinémurien), l'évolution géodynamique du nord de l'Amérique du Sud serait liée aux contrecoups de l'ouverture téthysienne (JAILLARD *et al.*, 1990, 1995). Celle-ci induirait indirectement un régime tectonique extensif jusque dans le segment

colombo-équatorien des Andes. On pourrait alors envisager qu'un tel régime extensif ait pu favoriser, au moins temporairement, l'installation de faunes d'ammonites dans certains bassins orientaux de la chaîne andine (Fig. 1), avant le développement d'un puissant arc magmatique jurassique (JAILLARD *et al.*, 1995, fig. 2, 3). Les relations paléogéographiques de ces bassins orientaux avec le domaine océanique ont été effacées par le soulèvement et l'érosion récents de la bordure de la marge continentale sud-américaine (= Cordillère centrale en Colombie, Cordillère Royale ou orientale en Équateur et Cordillère orientale au Pérou) serait un témoignage de telles chaînes volcaniques (Fig. 1) (JAILLARD *et al.*, 1990, 1995).

PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Remarques: Le taxon Psiloceratida HOUSA (1965) est utilisé ici sous le rang de l'ordre. Cette position fait suite aux propositions de GUEX (1987) et de TAYLOR (1998) et est en accord avec l'acceptation émondée développée par DOMMERGUES (2002). Selon cette acceptation Psiloceratida est un groupe monophylétique qui comprend approximativement toutes les espèces classiquement incluses par les auteurs au sein des sous-ordres Lytoceratinae HYATT (1889) et Ammonitina HYATT (1889). Dans le présent travail, le rang du sous-ordre n'est par contre pas utilisé.

Classe Cephalopoda CUVIER, 1798

Sous-classe Ammonoidea ZITTEL, 1884

Ordre Psiloceratida HOUSA, 1965

Super-famille Psiloceratoidea HYATT, 1867

Famille Schlotheimiidae SPATH, 1923

Genre *Angulaticeras* QUENSTEDT, 1883

Espèce-type: *Ammonites lacunatus* BUCKMAN, 1844

Angulaticeras cf. *angustisulcatum* (GEYER, 1886)

Pl. I, fig. 5-6

1886. *Schlotheimia angustisulcatum* GEYER, pl. 3, fig. 24-25.

Citations de spécimens américains attribuables à cette forme :

1917. *Schlotheimia* cf. *angustisulcata* GEYER.- TILMANN, pl. 21, fig. 1-2.

1929. *Schlotheimia* cf. *angustisulcata* (GEYER).- STEINMANN, fig. 74 (= 1917, TILMANN, pl. 21, fig. 1).

1985. *Angulaticeras* cf. *angustisulcatum* (GEYER).- PRINZ, pl. 2, fig. 10.

? 1956. *Sulciferites angustisulcatum* (GEYER).- ERBEN, pl. 28, fig. 5.

2002. *Angulaticeras* cf. *coquandi* (DE STEFANI).- HILLEBRANDT, pl. 3, fig. 1-4.

Remarques: Les faunes sud-américaines du Sinémurien supérieur livrent assez fréquemment des Schlotheimiidae à coquilles apparemment comprimées, finement et régulièrement costées attribuables au genre *Angulaticeras* et rapprochés par les auteurs des espèces téthysiennes: *A. angustisulcatum* (GEYER) ou *A. coquandi* (DE STEFANI). Les deux spécimens équatoriens de la Formation Santiago illustrés ici (Pl. I, fig. 5-6) peuvent être attribués à ce groupe. A côté de ces formes, il semble possible de distinguer le groupe d'*A. floresi* (ERBEN) dont la coquille paraît moins comprimée et dont la costulation plus irrégulièrement répartie peut être considérée comme un caractère diagnostique.

Âge et répartition: Les ammonites sud-américaines

rapprochées ici avec réserve de l'espèce austroalpine, *A. angustisulcatum* (GEYER) sont connues au Pérou, au Chili, dans le sud-est de l'Équateur et peut-être au Mexique. D'après les données américaines, ces formes semblent présentes dans l'ensemble du Sinémurien supérieur, depuis la zone à *Obtusum* jusqu'à la zone à *Raricostatum*. Dans la localité fossilifère (b) de la Formation Santiago, elles accompagnent un riche peuplement d'Echioceratidae attribué à «*Orthechioceras*» *pauper* (ERBEN, 1956). L'âge de cette faune est très probablement à placer dans la zone à *Raricostatum*.

Famille Arietitidae HYATT, 1875

Sous-famille Arietitinae HYATT, 1875

Genre *Arnioceras* HYATT, 1867

Espèce-type: *Arnioceras cuneiforme* HYATT, 1867

Arnioceras cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT, 1847) *sensu* PRINZ, 1885
Pl. I, fig. 24-26

1847. *Ammonites ceratitoides* QUENSTEDT, pl. 19, fig. 13.

Citations de spécimens américains attribuables à cette forme :

1974. *Arnioceras* sp. ex gr. *A. ceratitoides* (QUENSTEDT).- GEYER, Text-fig. 6.

1985. *Arnioceras ceratitoides* (QUENSTEDT).- PRINZ, pl. 3, fig. 3-4.

1987. *Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT).- QUINZIO SINN, pl. 2, fig. 17.

1997. *Arnioceras ceratitoides* (QUENSTEDT).- JOHANNSON *et al.*, pl. 1, fig. 1B.

2002. *Arnioceras* aff. *ceratitoides* (QUENSTEDT) *sensu* PRINZ.- MEISTER *et al.*, pl. 2, fig. 10, pl. 3, fig. 3.

2002. *Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT) *sensu* HILLEBRANDT.- MEISTER *et al.*, pl. 3, fig. 4.

Remarques: La détermination spécifique des *Arnioceras* est un exercice taxinomique particulièrement difficile. Les ammonites subserpenticônes à subplatycônes évolutives regroupées sous ce nom de genre ne portent en effet que peu de caractères et ceux-ci sont relativement simples. Sauf exception, la presque centaine d'espèces nominales attribuées au genre *Arnioceras* forme un ensemble, à la fois variable et monotone tant en terme de géométrie des coquilles qu'en terme d'ornementation. Dans ce contexte, seules les déterminations fondées sur des analyses biométriques tenant compte de la variabilité d'échantillons statistiquement représentatifs de populations *a priori* non-remaniées devraient réellement convaincre. Sauf dans de rares cas, toutes les autres propositions ne devraient en effet être considérées que comme des hypothèses de travail, et ceci tout particulièrement

lorsque les formes étudiées proviennent de régions très éloignées (e.g. Amérique du Sud) de celles des spécimens-types (e.g. Europe du nord-ouest). C'est pour tenir compte de telles réserves que les spécimens de la Formation Santiago (Équateur) étudiés ici ne sont pas directement rapprochés à l'espèce nord-ouest européenne *A. ceratitoides* (QUENSTEDT) mais explicitement assimilés à des formes nord-péruviennes illustrées par PRINZ (1985) comme l'ont aussi proposé MEISTER *et al.* (2002). Ainsi compris, *Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT, 1849) *sensu* PRINZ, 1885 correspond à des formes sud-américaines, mexicaines ou nord-américaines caractérisées par des coquilles subplatycônes évolutives, portant une costulation de densité moyenne pour le genre (Fig. 3A) et caractérisées par des nucléi lisses ou presque lisses jusque vers un centimètre de diamètre. Il existe toutefois plus d'une trentaine d'espèces nominales d'*Arnioceras* citées par les auteurs au sein des faunes américaines circumpacifiques et l'option taxinomique prise dans le présent travail ne doit être considérée que comme une approche préliminaire.

Âge et répartition: *A. cf. ceratitoides* (QUENSTEDT, 1849) *sensu* PRINZ, 1885 a été récolté dans la localité fossilifère (a) de la Formation Santiago (S-E de l'Équateur) où il est accompagné par *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT, 1849) *sensu* PRINZ, 1885 et *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. La présence d'*Arnioceras* du groupe d'*A. ceratitoides* s.l. et celle d'*A. miserabile* suggère un âge Sinémurien inférieur (zones à *Semicostatum* ou à *Turneri*) voire Sinémurien supérieur (zone à *Obtusum*). En dehors de l'Équateur, des formes du groupe d'*A. ceratitoides* (QUENSTEDT, 1849) s.l. sont connues au Pérou, au Chili, au Mexique et en Colombie britannique.

***Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT, 1858)**

Pl. I, fig. 23

1958. *Ammonites miserabilis*.- QUENSTEDT, pl. 8, fig. 7.

Citations de spécimens américains attribuables à cette forme :

1973. *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT).- GEYER, pl. 4, fig. 6.

1976. *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT).- GEYER, pl. 2, fig. 4 (= 1973, GEYER, pl. 4, fig. 6).

1985. *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT).- PRINZ, pl. 3, fig. 6.

1987. *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT).- QUINZIO SINN, pl. 3, fig. 2.

2002. *Arnioceras miserabile* (QUENSTEDT).- MEISTER *et al.*, pl. 3, fig. 7.

Remarques: La dénomination *Arnioceras miserabile* (QUENSTEDT) est classiquement utilisée par les auteurs pour désigner des formes de petite taille (en général

deux à quatre centimètres de diamètre), subserpenticônes et totalement dépourvues de costulation ou portant, comme le néotype (GUÉRIN-FRANJATTE, 1966), une costulation évanescence et irrégulièrement répartie, d'aspect dégénéré. L'aire ventrale est en général pincée, mais ne porte pas nécessairement de carène réellement individualisée (au moins sur le moule interne). Certains spécimens montrent des caractères qui suggèrent des formes adultes (approximation des dernières lignes de sutures, péristome différencié). La ligne de suture est relativement peu découpée. Malgré le manque de caractère réellement informatif, ces formes sont rattachées au genre *Arnioceras* en raison de la ressemblance avec les tours internes de formes de plus grandes tailles telles *A. ceratitoides* (QUENSTEDT) ou *A. semicostatum* (YOUNG & BIRD) qui les accompagnent habituellement. Dans ce contexte, *A. miserabile* pourrait correspondre à une forme microconche ou à une espèce paedomorphique (hypomorphose). *A. cf. miserabile* ou *A. miserabile* sont des dénominations assez fréquemment rencontrées dans les travaux traitant des *Arnioceras* sud-américains et mexicains. La pertinence de cet usage taxinomique reste toutefois fragile en raison du peu de caractères portés par ces petites ammonites lisses ou presque lisses.

Âge et répartition: *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT) a été récolté dans la localité fossilifère (a) de la Formation Santiago (S-E de l'Équateur) où il est accompagné par *Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT, 1849) *sensu* PRINZ, 1885 et *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. La présence des *Arnioceras* du groupe d'*A. ceratitoides* s.l. suggère un âge Sinémurien inférieur (zones à *Semicostatum* ou à *Turneri*) voire Sinémurien supérieur (zone à *Obtusum*). En dehors de l'Équateur, des formes du groupe d'*A. miserabile* (QUENSTEDT, 1858) s.l. sont citées en Colombie, au Pérou, au Chili et au Mexique.

Sous-famille à préciser

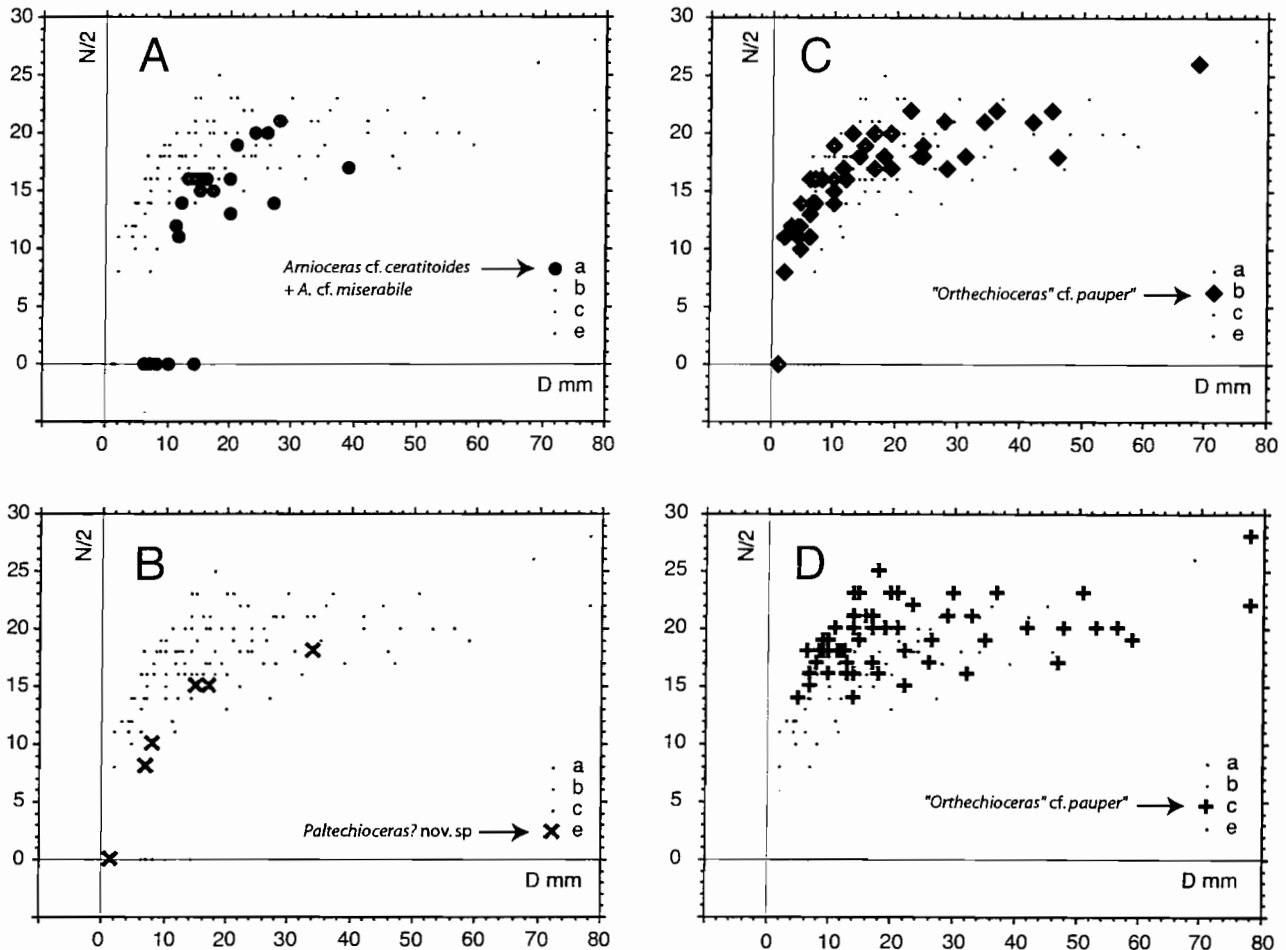
Remarques: L'Arietitidae décrit ci-dessous est une ammonite qui présente certaines similitudes avec les formes appartenant au genre *Agassicerias*. Ces points de ressemblance sont interprétés ici comme l'expression de probables homoplasies. La forme sud-américaine n'est donc ni attribuée au genre *Agassicerias*, ni même rattachée à la sous-famille des *Agassiceratinae* SPATH, 1924.

Genre *Pseudagassicerias* nov. gen.

Espèce-type: *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp.

Remarques: Le nouveau genre *Pseudagassicerias* n'est pour l'instant représenté que par une seule espèce, *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. Cette forme n'est actuellement connue que dans la Formation Santiago au sud de l'Équateur. La description et les remarques données ci-dessous pour cette nouvelle

Fig. 3: Diagrammes de dispersion permettant de comparer la densité de costulation par demi-tour (N/2) en fonction du diamètre pour les espèces d'Arietitidae (*Arnioceras*) trouvés au point de récolte a et d'Echioceratidae («*Orthechioceras*» récoltés en b et c, *Paltechioceras?* récoltés en e. Les petits points gris matérialisent le «pattern» de dispersion pour l'ensemble des espèces.



espèce sont donc implicitement valables pour le nouveau genre mono-spécifique. Le préfixe du nom de genre *Pseudagassicer* suggère que les ressemblances entre la forme sud-américaine et certains représentants du genre nord-ouest européen et austroalpin *Agassicer* résultent probablement d'homoplasies (convergences ou parallélismes).

Pseudagassicer equadorensis nov. sp.

Pl. I, fig. 21-22

Origine du nom: La dénomination spécifique *equadorensis* suggère l'origine équatorienne de la nouvelle espèce.

Localité et strate-type: Les quatre spécimens (dont l'holotype) attribués à *Pseudagassicer equadorensis* nov. sp. proviennent d'assises appartenant à la Formation Santiago et affleurant à proximité du Rio Santiago, quelques kilomètres vers le sud du village de Patuca (sud-est de l'Équateur). Ce gisement correspond à la

localité fossilifère (a) de la présente étude (Fig. 2).

Types et matériel: Le spécimen illustré Pl. I, fig. 22 est désigné comme holotype et celui illustré Pl. I fig. 21 comme paratype. Il s'agit de spécimens calcaires de relativement petite taille, partiellement conservés et écrasés, mais permettant d'observer une bonne part des caractéristiques géométriques et ornementales de la coquille. La ligne de suture n'est pas visible.

Diagnose: Arietitidae platycône à tours élevés (sans doute comprimés) mais peu recouvrants. L'aire ventrale porte une carène saillante bordée de sillons bien individualisés mais apparemment étroits et peu profonds. L'ornementation latérale est constituée d'assez nombreuses côtes nettes, fines, tendues et subradiales. Ces côtes, tout en s'effaçant, se projettent brièvement vers l'avant à l'approche de l'aire ventrale. Il ne semble pas exister de tubercules latéro-ventraux, même discrets, et ceci même dans les tours internes.

Description: Les deux spécimens disponibles (Pl. I, fig. 21-22) sont incomplets. Ils devaient correspondre

à des formes atteignant au moins une quarantaine de millimètres de diamètre. En raison de la déformation, les paramètres géométriques de la coquille ne peuvent qu'être estimés, mais les tours sont sans aucun doute remarquablement élevés pour un Arietitidae. Bien que la hauteur des tours soit ainsi supérieure à 40% du diamètre, l'ombilic reste franchement ouvert car les tours sont peu recouvrants. *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. est donc davantage une forme subplatycône comprimée qu'une forme suboxycône. Les flancs élevés occupent au moins les 4/5^e de la hauteur du tour. Ils paraissent presque plats et subparallèles. La morphologie de la région ombilicale ne peut être observée mais l'ombilic semble peu profond. Malgré l'écrasement, les caractéristiques ornementales de l'aire ventrale peuvent être observées sur l'holotype. La carène est peu élevée mais bien individualisée. Elle paraît tranchante et est flanquée de deux étroits sillons faiblement déprimés. L'ornementation latérale est constituée d'une costulation simple, subradiale et assez dense (16 à 17 côtes sur le dernier demi-tour de l'holotype). Les côtes, bien individualisées, d'aspect presque pincé, sont séparées par des intervalles presque lisses, nettement plus larges que les côtes elles-mêmes. Le tracé des côtes est tendu, presque rectiligne sur les flancs. Les côtes ne se projettent discrètement vers l'avant qu'au-delà du rebord latéro-ventral, à l'approche immédiate des sillons périsiphonaux. Le rebord latéro-ventral n'est matérialisé que par le changement d'orientation du tracé des côtes, mais il semble dépourvu de toute trace de tubercule ou d'épine.

Remarque: La nouvelle espèce appartient très probablement à la famille des Arietitidae en raison de l'aire ventrale porteuse d'une carène bordée de sillons et du type de costulation simple et tendue. Elle s'isole toutefois de tous les autres représentants de cette famille par une association originale de caractères: 1) une coquille subplatycône comprimée, 2) des flancs très élevés, 3) des côtes pincées à la fois rigides et étroites, séparées par des intervalles relativement larges, 4) une absence totale de tubercules ou d'épines. Parmi les ammonites circum-pacifiques, *Pseudaetomoceras arcuatum* HILLEBRANDT (2000a) (anciennement attribué au genre *Agassicerias*) présente le plus de similitudes avec la nouvelle espèce. Cette forme de l'Hettangien terminal d'Amérique du Sud possède toutefois des côtes cintrées, proverses, qui sont moins étroites que celles de *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. En dehors du domaine circum-pacifique c'est avec les tours externes de certains grands *Agassicerias* nord-ouest européen comme *A. immane* GUÉRIN-FRANATTE (1966) que l'on trouverait le plus de similitudes. Cette ressemblance est toutefois superficielle car à diamètres comparables (vers 40 millimètres), les *Agassicerias* montrent toujours de nets tubercules latéro-ventraux.

Âge et répartition: *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp. n'est pour l'instant connue que dans la localité

fossilifère (a) de la Formation Santiago (S-E de l'Équateur) où la nouvelle forme est accompagnée par *Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT, 1849) *sensu* PRINZ, 1885 et *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT, 1858). La présence de ces *Arnioceras* suggère un âge Sinémurien inférieur (zones à *Semicostatum* ou à *Turneri*) mais il est impossible d'exclure la base du Sinémurien supérieur (zone à *Obtusum*).

Famille Echioceratidae BUCKMAN, 1913

Remarque: Bien qu'en règle générale plus franchement serpenticoûnes que la plupart des Psiloceratoidea, les Echioceratidae présentent des morphologies très voisines de celles de certains Arietitidae attribués par exemple aux genres *Vermiceras* ou *Arnioceras*. Comme envisagé plus haut pour ce dernier taxon, toutes ces ammonites serpenticoûnes, subserpenticoûnes ou subplatycônes évolutives, à costulation simple et plus ou moins rigide restent, à de rares exceptions près, de déterminations spécifiques délicates et hasardeuses. Il existe en effet pour ces groupes morphologiquement peu variés et sans doute largement homoplasiques, une foule d'espèces nominales fondées sur des spécimens-types souvent imparfaitement conservés et/ou mal localisés dans les successions stratigraphiques. Les variabilités intra-spécifiques sont en outre rarement connues et/ou analysées sur des bases statistiquement rigoureuses et stratigraphiquement bien contraintes. Si l'on ajoute à ces difficultés le faible nombre de caractères disponibles, leur monotonie et leur simplicité structurale, force est d'admettre que la plupart des déterminations proposées dans la littérature comme d'ailleurs dans le présent travail, ne sont fondées que sur l'existence d'un ou de quelques rares traits morphologiques d'interprétation subtile et souvent subjective. Ces difficultés sont encore renforcées lorsque, comme pour les faunes équatoriennes étudiées ici, l'écrasement des coquilles ne permet que d'imparfaites estimations de la morphologie des sections des tours. En outre, les attributions génériques des formes américaines devront être prises avec réserve car elles ne sont fondées que sur de simples similitudes d'habitus avec des genres dont les espèces-types sont toujours nord-ouest européennes. Il reste à prouver que ces ressemblances ne masquent pas des convergences. A titre d'exemple, dans le présent travail, le genre *Orthechioceras* est utilisé pour désigner des Echioceratidae qui associent des coquilles franchement serpenticoûnes à des aires ventrales bisulquées voire souvent même tricarénées. Pris indépendamment, ces traits morphologiques peu complexes se retrouvent fréquemment chez d'autres Echioceratidae comme par exemple chez les genres *Plesechioceras* (coquilles serpenticoûnes) ou *Paltechioceras* (aires ventrales bisulquées). Dans un tel contexte morpho-évolutif et compte tenu des potentialités évolutives des Echioceratidae, il existe donc un risque non négligeable pour que l'apparition de formes de

type «*Orthechioceras*» ne soit qu'un phénomène itératif dépourvu de réelle signification phylétique.

Genre *Paltechioceras* BUCKMAN, 1924

Espèce-type: *Paltechioceras elicatum* BUCKMAN (1924)

Paltechioceras? cf. *harbledownense* (CRICKMAY,
1929-30)

Pl. I, fig. 3, 4

1929-30. *Melanhippites harbledownense* CRICKMAY,
pl. 3, pl. 4a-d.

Citations de spécimens américains attribuables à cette forme :

2003. *Paltechioceras?* *harbledownense* (CRICKMAY).-
BLAU *et al.*, pl. 5, fig. 1, 4, 5. *Cum* synonymie.

Remarque : la forme considérée ici est un Echioceratidae, sans doute un *Paltechioceras*, très incomplet, récolté isolément au point de collecte (d). Il s'agit apparemment d'un fragment de loge d'habitation d'un spécimen de grande taille. Il est relativement moins écrasé que les autres ammonites provenant de la Formation Santiago. La morphologie de la section du tour et notamment les caractéristiques de la partie supérieure des flancs et celles de l'aire ventrale peuvent être raisonnablement estimées. Les traits les plus remarquables de cette forme sont: 1) l'aspect ogival-comprimé de la section, 2) l'effacement progressif des côtes dès le quart supérieur des flancs, 3) l'absence de véritables sillons en bordure de la carène, 4) l'aspect confusément tectiforme de l'aire ventrale avec deux bandes lisses obliques à peine déprimées bordant une carène peu élevée. Ces traits ne sont pas sans rappeler les caractéristiques morphologiques portées aux grands diamètres par des formes mexicaines et canadiennes attribuées à l'espèce de CRICKMAY et illustrées par BLAU *et al.* (2003, pl. 5, fig. 4, 5).

Âge et répartition : *Paltechioceras harbledownense* (CRICKMAY) est une forme classique des cordillères nord-américaines et sa présence est également attestée au Mexique. Dans tous ces gisements l'espèce indique la zone à *Raricostatum*. Le spécimen équatorien étudié ici serait donc le premier indice de la présence de l'espèce de CRICKMAY en Amérique du Sud.

Paltechioceras? nov. sp.

Pl. I, fig. 1-2

Remarque : Nous désignons ici deux spécimens incomplets dont le tracé costal subradial et tendu au-delà d'environ 2,5 à 3 centimètres de diamètre ainsi que l'accroissement de la hauteur des tours, assez rapide pour un Echioceratidae, suggèrent une probable appartenance au genre *Paltechioceras*. Cette attribution reste toutefois

incertaine en l'absence de toute information sur la morphologie de l'aire ventrale. En raison de leur petite taille, il est impossible de comparer les deux spécimens considérés ici au grand fragment de loge d'habitation (?) décrit précédemment sous le nom de *Paltechioceras* cf. *harbledownense* (CRICKMAY). La comparaison est en revanche possible avec «*Orthechioceras*» cf. *pauper* (ERBEN), l'autre espèce d'Echioceratidae présente au sein de la Formation Santiago et décrite ci-dessous. A diamètre comparable et par rapport à l'espèce d'ERBEN, *Paltechioceras?* nov. sp. se distingue sans ambiguïté par l'accroissement plus rapide de la hauteur des tours et corrélativement par un ombilic moins ouvert. La densité de la costulation plutôt faible (des tours moyens?) chez *Paltechioceras?* nov. sp. (Fig. 3B) n'est par contre pas un caractère réellement distinctif. Le trait diagnostique le plus original de *Paltechioceras?* nov. sp. concerne en revanche l'ornementation juvénile. Les premiers tours de spire présentent en effet une costulation particulièrement lâche pour un nucleus d'Echioceratidae (≈ 9 à 10 côtes par demi-tour vers sept millimètres de diamètre). A titre de comparaison, on en compterait, au même diamètre, plus du double chez «*Orthechioceras*» cf. *pauper* (ERBEN) (e.g. Pl. I, fig. 16). Outre sa densité remarquablement faible, la costulation précoce de *Paltechioceras?* nov. sp. se distingue par une forte proversion du tracé costal. Tout à fait surprenante pour un Echioceratidae, cette proversion ne semble pas être un artefact dû à la déformation des fossiles.

Âge et répartition : Les deux exemplaires attribués à *Paltechioceras?* nov. sp. sont les seules ammonites récoltées au point de collecte (e), (proche du passage à la Formation Misahualí sus-jacente). Leur rapprochement au genre *Paltechioceras* suggère un âge Sinémurien supérieur, mais il faut toutefois rester prudent avec cette datation car la nouvelle espèce est une forme très originale et dont l'habitus de type *Paltechioceras* résulte peut-être de convergences.

Genre *Orthechioceras* TRUEMAN & WILLIAMS, 1925

Espèce-type: *Orthechioceras recticostatum* TRUEMAN & WILLIAMS, 1925

«*Orthechioceras*» cf. *pauper* (ERBEN, 1956)

Pl. I, fig. 7-20

1956. *Vermiceras bavaricum* (BOSE) *pauper* ERBEN,
pl. 36, fig. 1 (holotype), 2, 4, non 3.

Citations de spécimens américains attribuables à cette forme :

2003. *Orthechioceras pauper* (ERBEN).- BLAU *et al.*,
pl. 2, fig. 9, 11-12; pl. 3, fig. 1-3, 6, 9.

Remarque : «*Orthechioceras*» cf. *pauper* (ERBEN) est, de loin, l'espèce d'ammonites la plus largement représentée

au sein de la Formation Santiago. Malgré l'écrasement systématique des coquilles, il est possible de proposer une estimation assez satisfaisante de la variabilité intraspécifique pour une partie des caractéristiques morphologiques des coquilles. En outre et malgré les déformations, la morphologie de l'aire ventrale peut être observée sur certains spécimens (e.g. Pl. I, fig. 10). «*O.*» cf. *pauper* (ERBEN) possède un taux très faible de croissance de la hauteur des tours et en conséquence une coquille franchement serpenticône à ombilic très largement ouvert. L'aire ventrale est nettement bisulquée. Selon l'option taxonomique de BLAU *et al.* (2003) que nous suivons ici avec certaines réserves, l'association d'une coquille franchement serpenticône et d'une aire ventrale bisulquée caractérise, au sein des Echioceratidae, les représentants du genre *Orthechioceras*. Nous utilisons toutefois ce nom de genre entre guillemets pour rappeler que l'application mécanique d'une telle définition strictement morphologique risque de masquer un «*pattern*» phylétique sous-jacent plus complexe. Malgré ces quelques réserves relatives à l'attribution générique et en tenant compte de la déformation de coquilles du matériel tant équatorial que mexicain, les ammonites considérées ici paraissent morphologiquement très

proches des formes mexicaines de l'espèce illustrées par ERBEN (1956) et BLAU *et al.* (2003). La costulation dense, voire très dense dans les tours internes, est formée de côtes simples radiales ou sub-radiales brièvement et discrètement projetées vers l'avant à l'approche de l'aire ventrale (Fig. 3C-D).

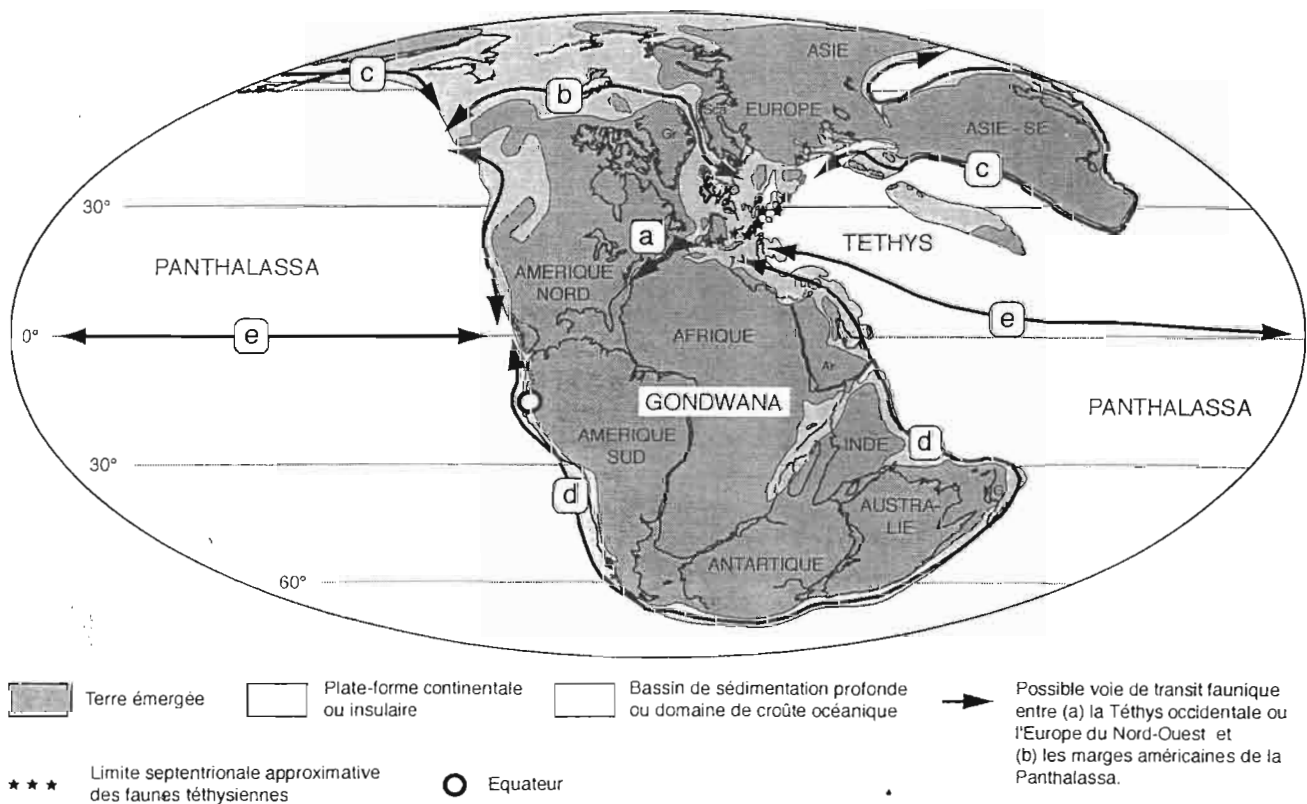
Âge et répartition : «*Orthechioceras*» cf. *pauper* (ERBEN) a été récoltée en abondance dans les points de collectes (b) et (c). En (b), l'espèce d'ERBEN est accompagnée par quelques *Angulaticeras* cf. *angustisulcatum* (GEYER). L'âge de ces faunes est très probablement à placer dans la zone à *Raricostatum*.

CONCLUSIONS

1. Paléobiogéographie

L'essentiel des problèmes soulevés lors de l'analyse paléobiogéographique des faunes des marges américaines de la Panthalassa peut être discuté à partir de la Figure 4 fondée sur une reconstitution paléogéographique globale proposée par VRIELYNCK & BOUYSSÉ (2001) pour le Jurassique inférieur. Par son échelle et sa projection, cette carte permet aisément de comparer les différentes

Fig. 4: Reconstitution paléogéographique globale d'après VRIELYNCK & BOUYSSÉ (2001, modifié) avec indication des principales voies possibles de transits fauniques entre la Téthys occidentale et ses confins nord-ouest européens d'une part et les marges américaines de la Panthalassa d'autre part. a) «Corridor hispanique», b «Corridor viking» et mers arctiques, c) voie péri-asiatique, d) voie péri-gonwanienne, e) voie «pantropicale».



voies de transit fauniques, plus ou moins plausibles au cours du Lias, entre la Téthys occidentale et/ou l'Europe du nord-ouest d'une part et les marges américaines de la Panthalassa d'autre part. La première de ces voies (Fig. 4a) correspond au «corridor hispanique» (*sensu* SMITH, 1983). Elle est issue de la prolongation vers l'ouest de la déchirure téthysienne entre Afrique et Amérique du Sud d'une part et Amérique du Nord d'autre part. Les données géologiques ou géophysiques montrent que cette déchirure intracontinentale s'est progressivement propagée d'est en ouest au cours du Jurassique et qu'elle était au mieux embryonnaire au cours du Lias inférieur (Fig. 4). A cette époque l'existence d'un quelconque transit faunique via le «corridor hispanique» peut être raisonnablement exclu (cf. CECCA, 2002 pour une synthèse récente consacrée à ce problème). En fait, seuls les travaux de DAMBORENEA (2000) basés sur des lamellibranches triasiques et jurassiques envisagent un possible fonctionnement comme voie de transit du «corridor hispanique» dès le Lias inférieur. Plus récemment et à partir de données de même type (pectinidés), ABERHAN (2001) rejette au contraire toutes possibilités de transit antérieures au Pliensbachien. Le Sinémurien est donc une période très intéressante car elle ne permet de raisonner sur la base d'un modèle paléobiogéographique globale plus simple (= sans «corridor hispanique» fonctionnel) que pour des périodes plus tardives. D'une certaine façon, un tel modèle peut être assimilé à une hypothèse nulle pour toute étude se proposant de tester le fonctionnement du «corridor hispanique» en tant que voie d'échanges fauniques. Si l'on exclut toute possibilité de transit via le «corridor hispanique», il ne reste en fait plus que quatre voies géologiquement acceptables de transit faunique :

1) La première (Fig. 4b) emprunte le «corridor viking» (*sensu* WESTERMANN, 1993) entre le Groenland et la Scandinavie, se poursuit au travers des mers arctiques (e.g. en bordure du continent nord-américain) puis s'achève le long de la marge américaine de la Panthalassa. Si la plupart des auteurs n'envisage pas le fonctionnement du «corridor viking», même épisodiquement, avant le Pliensbachien (HALLAM, 1977; ENAY, 1985; CECCA, 2002), les similitudes entre certaines formes sinémuriennes nord-ouest européennes (e.g. *Aegasteroceras*) et arctiques (e.g. *Arctoasteroceras*) n'excluent pas quelques rares échanges fauniques dès le Sinémurien.

2-3) Les deuxième et troisième voies (Fig. 4c, d), respectivement péri-asiatique et péri-gonwaniennes, impliquent des transits fauniques en marge des principales masses continentales de la Pangée. Géologiquement évidents mais paléontologiquement très mal documentés, ces possibles cheminements sont souvent rejetés par les auteurs qui excluent, sans preuves objectives, que les formes tropicales téthysiennes aient pu supporter les environnements de hautes latitudes nord-asiatiques et sud-antarctiques. Les cheminements péri-asiatique et

péri-gonwaniens seraient par contre des voies de transit tout à fait plausibles pour les taxons pandémiques écologiquement peu exigeants.

4) La quatrième (Fig. 4e) possible voie de transit faunique est de nature très différente des précédentes. Elle implique en effet d'accepter la possibilité de dispersion trans-océaniques indépendamment de toute proximité de marges continentales. Cette quatrième voie «pantropicale» correspond en fait au modèle proposé par NEWTON (1988). Bien que largement discuté par les auteurs (e.g. CECCA, 2002), ce modèle offre actuellement la meilleure alternative possible au fonctionnement du «corridor hispanique» pour expliquer l'existence de taxons pantropicaux, voire pandémiques. Dans le cas des ammonites, dont le développement direct ne passe pas par un stade embryonnaire planctonique, la dispersion pantropicale d'œufs ou de très jeunes individus est une hypothèse tout à fait plausible (DOMMERGUES, 1994; CECCA, 2002).

Avant d'engager une réflexion relative à la paléobiogéographie des ammonites sinémuriennes des marges américaines de la Panthalassa, il convient d'établir un bilan le plus exhaustif possible de la composition de ces faunes. Ce bilan, replacé dans une perspective historique de la pratique taxonomique, est exprimé graphiquement sur la Figure 5. Pour la période postérieure à la publication d'ERBEN (1956), cette figure permet de comparer directement les images que la littérature paléontologique offre des compositions fauniques de l'Amérique du nord d'une part (Fig. 5d) et de l'Amérique du Sud (*s.l.* y compris le Mexique) d'autre part (Fig. 5c). L'imposante monographie d'ERBEN (1956), consacrée aux seules faunes mexicaines, est traitée indépendamment, en raison du caractère extrêmement typologique de la pratique taxonomique de cet auteur (Fig. 5b). Les rares travaux fondateurs, antérieurs à 1956, font également l'objet d'une analyse indépendante (Fig. 5a). La liste de l'ensemble des travaux analysés dans la Figure 5 est donnée ci-dessous (seules les citations accompagnées d'illustrations ont été traitées) :

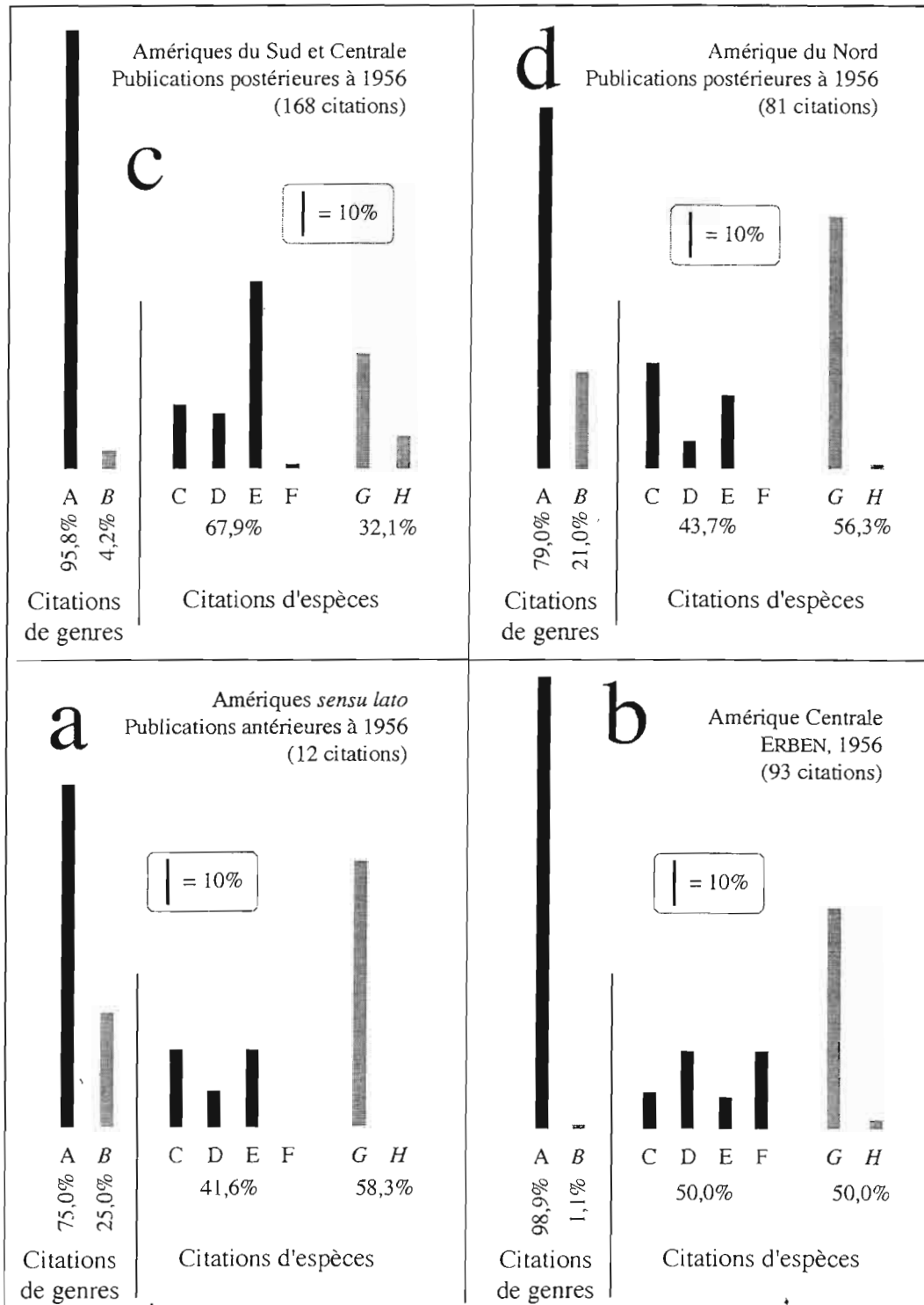
1) Travaux antérieurs à 1956, traitant des faunes de l'Amérique du Sud et/ou Centrale: TILMANN, 1917, STEINMANN, 1929.

2) Travaux postérieurs à 1956, traitant des faunes d'Amérique du Sud et/ou Centrale: BARCENA, 1877; FLORES LOPEZ, 1967; GEYER, 1973, 1974, 1976, 1979; HILLEBRANDT, 1981b, 1989, 1990, 2000b, 2002; RICCARDI, 1984, 1988; SCHLATTER & SCHMIDT-EFFING, 1984; PRINZ, 1985; QUINZIO SINN, 1987; RICCARDI *et al.*, 1990; PAVIA *et al.*, 1992; WESTERMANN, 1992; TAYLOR *et al.*, 2001; BLAU *et al.*, 2001, 2002, 2003; MEISTER *et al.*, 2002.

3) Travaux antérieurs à 1956, traitant des faunes de l'Amérique du Nord: CRICKMAY, 1929-30.

4) Travaux postérieurs à 1956, traitant des faunes de l'Amérique du Nord: TAYLOR, 1988, 1990, 1998, 2000; PALFY *et al.*, 1990, 1994, 1999, 2000; TIPPER *et al.*, 1991;

Fig. 5: Comparaison des principales pratiques taxinomiques appliquées aux faunes d'ammonites sinémuriennes d'Amérique du Nord d'une part et d'Amérique du Sud et Centrale d'autre part. Toutes les citations de la littérature accompagnées d'une illustration ont en principe été prises en compte. Les citations correspondant aux genres (A-B) et celles relatives aux espèces (C-H) sont décomptées et analysées indépendamment. A) pourcentage de citations de genres fondés sur des espèces-types téthysiennes ou nord-ouest européennes, B) pourcentage de citations de genres fondés sur des espèces-types américaines, C) pourcentage de citations d'espèces téthysiennes ou nord-ouest européennes, D) pourcentage de citations de formes rapprochées (**aff.**) d'espèces téthysiennes ou nord-ouest européennes, E) pourcentage de citations de formes rapprochées (**cf.**) d'espèces téthysiennes ou nord-ouest européennes, F) pourcentage de citations de formes considérées comme de simples sous-espèces locales d'espèces téthysiennes ou nord-ouest européennes, G) pourcentage de citations d'espèces américaines, H) pourcentage de citations de formes américaines considérées comme des espèces originales mais laissées en nomenclature ouverte.



WESTERMANN, 1992; PALFY & SCHMIDT, 1994; SMITH *et al.*, 1994; JOHANSSON *et al.*, 1997; SMITH & TIPPER, 2000; TAYLOR *et al.*, 2001.

Les diagrammes c et d de la Figure 5 décrivent les pratiques taxinomiques «modernes» traitant des faunes, respectivement sud *s.l.* et nord-américaines. Le point le plus marquant révélé par le diagramme consacré à l'Amérique du Sud et Centrale (Fig. 5c) est l'extrême domination des citations de genres fondés sur des espèces-types nord-ouest européennes ou ouest téthysiennes. Moins de 5% des genres cités sont basés sur des espèces locales. Bien que moins affirmée, la même tendance se retrouve au niveau des citations spécifiques puisque presque 70% de celles-ci se réfèrent, plus ou moins directement, à des formes nord-ouest européennes ou ouest téthysiennes. En résumé, et d'après la littérature, les faunes d'ammonites sinémuriennes de l'Amérique du Sud et Centrale paraissent peu originales car surtout constituées de formes d'origines nord-ouest européennes ou ouest téthysiennes. Les faunes équatoriennes décrites dans le présent travail confirment d'ailleurs bien cette tendance.

Les faunes nord-américaines (Fig. 5d) offrent par contre une image plus empreinte d'endémisme avec plus de 20% des citations de genres et une franche majorité des citations d'espèces relatives à des taxons nord-américains. Toutes les autres citations nord-américaines concernent néanmoins plus ou moins directement des taxons d'origine nord-ouest européenne ou ouest téthysienne. Il est actuellement impossible de dire si les différences constatées entre les pratiques taxinomiques relatives aux faunes de l'Amérique du Sud *s.l.* et du nord révèlent une réalité biologique ou résultent seulement de différences de sensibilité taxonomique des différents auteurs et/ou écoles. En fait, seule une analyse cladistique tenant compte des relations de parentés entre l'ensemble des formes concernées (américaines, nord-ouest européennes et/ou ouest téthysiennes) permettrait de répondre à cette question.

Quoiqu'il en soit, les faunes d'ammonites sinémuriennes des marges américaines de la Panthalassa paraissent, au moins au niveau des genres, et dans une moindre mesure au niveau des espèces, largement empreintes d'influences nord-ouest européennes ou ouest téthysiennes.

Compte tenu de l'improbabilité de l'activation en tant que voie d'échange faunique du «corridor hispanique» au Lias inférieur, on doit admettre la mise en jeu aisée d'une autre ou de plusieurs autres routes «migratoires» entre la Téthys occidentale et ses confins nord-ouest européens d'une part et les marges américaines de la Panthalassa d'autre part. Il est en outre important de souligner que, quelle que soit cette ou ces routes, et en l'absence de tout raccourci «hispanique», les distances impliquées par les transits fauniques sont nécessairement considérables (jusqu'à plusieurs dizaines de milliers de km). Dans un tel contexte, il faut sans doute remettre en cause notre vision des potentialités de dispersion des

ammonites et admettre que, malgré leur développement direct, ces céphalopodes, ou au moins certaines espèces, devaient posséder de très efficaces stratégies dispersives encore mal comprises (œufs, très jeunes individus...).

Dans tous les cas, la forte composante nord-ouest européenne et/ou téthysienne des faunes sinémuriennes américaines suffit à démontrer que le fonctionnement du «corridor hispanique» n'est pas une condition nécessaire à l'existence d'échanges fauniques intenses.

2. Biostratigraphie

Les ammonites équatoriennes étudiées ici proviennent de cinq points de collecte géologiquement disjoints et distribués au hasard des affleurements naturels ou artificiels entre les localités de Patuca et de Santiago (Fig. 1a-e). En tenant compte des seules données biostratigraphiques fournies par les ammonites, il est toutefois possible de reconnaître deux entités clairement distinctes au sein de ce matériel :

1) La première et stratigraphiquement la plus ancienne de ces entités correspond au seul point de collecte (a) situé immédiatement au sud de Patuca et qui a livré une assez riche faune dominée par des Arietitidae [*Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT) *sensu* PRINZ et A. cf. *miserabile* (QUENSTEDT)] mais qui contient aussi quelques spécimens d'une forme nouvelle *Pseudagassicerias* cf. *equadorensis* nov. sp. d'attribution familiale encore incertaine. La présence d'*Arnioceras* suggère un âge Sinémurien inférieur (zones à *Semicostatum* et/ou à *Turneri*) mais il est impossible d'exclure la base du Sinémurien supérieur (zone à *Obtusum*).

2) Pris au sens strict, la seconde entité biostratigraphique regroupe les ammonites provenant des seuls points de collectes (b) et (c). Il s'agit de faunes largement dominées par des Echioceratidae du groupe d'«*Orthechioceras*» *pauper* (ERBEN) éventuellement accompagnés par quelques Schlotheimiidae évolués rapprochés ici de l'espèce de GEYER, *Angulaticeras angustisulcatum*. Une telle association faunique indique le Sinémurien supérieur et est vraisemblablement à placer dans la seule zone à *Raricostatum*. A cette seconde entité biostratigraphique, prise alors en un sens élargi, peuvent aussi être rattachées les quelques ammonites provenant des points de récolte (d) et (e). Il s'agit en effet de probables Echioceratidae rapprochées du genre *Paltechioceras* [*P.*? cf. *harbledownense* (CRICKMAY) et *P.*? nov. sp.] dont les âges sont sans doute très proches de celui des «*Othechioceras*» du groupe de *pauper* (ERBEN) (zone à *Raricostatum*?).

REMERCIEMENTS

L'Institut de Recherche pour le Développement (IRD, France) pour le financement des travaux de terrain et de l'expédition des échantillons en Europe.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABERHAN, M. (2001) - Bivalve palaeobiogeography and the Hispanic Corridor: time of opening and effectiveness of a proto-Atlantic seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 165: 375-394.
- ABERHAN, M. (2002) - Opening of the Hispanic Corridor and Early Jurassic bivalve biodiversity. In: CRAME, J.A. & A.W. OWEN (eds). *Palaeobiogeography and biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations. Geological Society Special Publication*, 194: 127-139.
- ABERHAN, M. & F. T. FÜRSICH (1997) - Diversity analysis of the Lower Jurassic bivalves of the Andean Basin and the Pliensbachian-Toarcian mass extinction. *Lethaia*, 29: 181-195.
- ASPDEN, J.A. & H.C. IVIMEY-COOK (1992) - Nuevos datos paleontológicos del Centro y Sureste del Ecuador. *Boletín Geológico Ecuatoriano*, 3 (1): 33-42.
- BARCENA, M. (1877) - Materiales para la formación de una obra de Paleontología Mexicana. *Anales del Museo Nacional de México*, 1: 85-91, 195-202, 283-286.
- BLAU, J., C. MEISTER, R. SCHLATTER & R. SCHMIDT-EFFING (2001) - Ammonites from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico). Part I: *Erbenites* n. g., a new Asteroceratinae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2001 (3): 175-183.
- BLAU, J., C. MEISTER, R. SCHLATTER & R. SCHMIDT-EFFING (2002) - Nomenclatural and taxonomical remarks on an Asteroceratinae (Ammonoidea): *Euerbenites* nom. nov. for *Erbenites* BLAU, MEISTER, SCHLATTER & SCHMIDT-EFFING, 2001. *Revue de Paléobiologie*, 21 (1): 411-412.
- BLAU, J., C. MEISTER, R. SCHLATTER & R. SCHMIDT-EFFING (2003) - Ammonites from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico). Part III: Echioceratidae. *Revue de Paléobiologie*, 22 (1): 421-437.
- BUCKMAN, K. (1844) - In: MURCHISON, R. I. (ed.). *Outline of the geology of the neighbourhood of Cheltenham*. J. MURRAY (London) and H. DAVIS (Cheltenham): 1-109.
- BUCKMAN, S.S. (1909-1930) - Yorkshire Type Ammonites (I-II), et Types Ammonites (III-VII). London (WELDON & WESLEY): 709pl.
- CECCA, F. (2002) - Palaeobiogeography of marine fossil invertebrates. *Concepts and Methods*. TAYLOR & FRANCIS, London: 273p.
- CRICKMAY, C.H. (1929-30) - The stratigraphy of the Parson Bay, British Columbia. *University of California Publications in Geological Sciences*, 18: 51-71.
- CUVIER, G. (1798) - *Tableau élémentaire de l'histoire naturelle des animaux*. Paris.
- DAMBORENEA, S. E. (2000) - Hispanic Corridor: its evolution and the biogeography of bivalve molluscs. *GeoResearch Forum*, 6: 369-380.
- DOMMERGUES, J.-L. (1994) - Les faunes d'ammonites pandémiques et théthysiennes du Lias confrontées à un modèle de distribution pantropicale. In: PALLINI, G. (ed.). *Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium «Fossili, Evoluzione, Ambiente»*. *Paleopelagos, Special Publication*, 1: 93-107.
- DOMMERGUES, J.-L. (2002) - Les premiers Lytoceratoidea du Nord-Ouest de l'Europe (Ammonoidea, Sinémurien inférieur, France). Exemple de convergence évolutive vers les morphologies «capricornes». *Revue de Paléobiologie*, 21 (1): 257-277.
- ENAY, R. (1985) - Seuils et voies d'échanges: rôle dans la distribution et l'évolution des ammonites jurassiques. Ministère de l'éducation nationale. Comité des travaux historique et scientifiques. *Bulletin de la Section des Sciences*, 9: 203-215.
- ERBEN, H.K. (1956) - El Jurásico Inferior de México y sus Amonitas. XX Congreso Geológico Internacional: xii + 393 pp.
- FAUCHER, 1973, B. & E. SAVOYAT, 1973 (1973) - Esquisse des Andes de l'Équateur. *Revue de Géographie physique et de Géologie dynamique*, 15: 115-142.
- FLORES LOPEZ, R. (1967) - La fauna Liásica de Mazatepec, Puebla. In: *Estratigrafía del Jurásico de Mazatepec, Puebla (Mexico)*; Part 2. *Instituto Mexicano del Petróleo. Sección Geología, Monografía* 1: 25-30.
- GEYER, G. (1886) - Über die liasischen Cephalopoden des Hierlatz bei Hallstatt. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, 12 (4): 213-286.
- GEYER, O.F. (1973) - Das präkretazische Mesozoikum von Kolumbien. *Geologisches Jahrbuch*, B, 5: 1-156.
- GEYER, O.F. (1974) - Der Unterjura (Santiago-Formation) of Equador. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1974 (9): 525-541.
- GEYER, O.F. (1976) - La fauna de amonitas del perfil típico de la formación Morrocoyal. In: *Primer Congreso Colombiano de Geología, Bogotá 1969, Universidad Nacional*: 111-133.
- GEYER, O.F. (1979) - Ammoniten aus dem tiefen Unterjura von Nord-Peru. *Paläontologische Zeitschrift*, 53 (3-4): 198-213.
- GUEX (1987) - Sur la phylogénèse des ammonites du Lias inférieur. *Bulletin de Géologie de l'université de Lausanne*, 292: 455-469.
- GUÉRIN-FRANIATTE, S. (1966) - Ammonites du Lias inférieur de France. Psilocerataceae: Arietitidae. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Paris: 455 p.
- HALLAM, (1977) - Jurassic bivalve biogeography. *Paleobiology*, 3: 58-73.
- HILLEBRANDT, A. von (1981a) - Kontinentalverschiebung und die paläozoogeographischen Beziehungen des südamerikanischen Lias. *Geologische Rundschau*, 70: 570-582.
- HILLEBRANDT, A. von (1981b) - Faunas de ammonites del Liásico inferior y medio (Hettangiano hasta Pliensbachiano) de América del Sur (Excluyendo Argentina). In: WOLKHEIMER, W. & E. MUSSACHIO (eds). *Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur: II Congreso Latinoamericano de Paleontología, Porte Alegre. Comité Sudamericano del Jurásico y Cretácico*, 2: 499-538.
- HILLEBRANDT, A. von (1989) - The lower Jurassic of the Río Atuel región, Mendoza Province, Argentina. In: *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía, Mendoza 1986*, 4: 39-44.
- HILLEBRANDT, A. von (1990) - Der untere Jura im Gebiet des Río Atuel (Provinz Mendoza, Argentinien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 181 (1-3): 143-157.
- HILLEBRANDT, A. von (2000a) - Die Ammoniten-Faunas des südamerikanischen Hettangium (basaler Jura), Teil III. *Palaeontographica*, 258: 65-116.

- HILLEBRANDT, A. von (2000b) - Ammonites Biostratigraphy of the Hettangian/Sinemurian Boundary in South America. *GeoResearch Forum*, 6: 105-118.
- HILLEBRANDT, A. von (2002) - Ammoniten aus dem oberen Sinemurium von Südamerika. *Revue de Paléobiologie*, 21 (1): 35-147.
- HOUSA, V. (1965) - Sexual dimorphism and the system of Jurassic and Cretaceous Ammonoidea (Preliminary note). *Casopis Národního Muzea*, 134 (7): 33-35.
- HYATT, A. (1867) - The fossil Cephalopods of the Museum of Comparative Zoology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 1: 71-102.
- HYATT, A. (1875) - Remarks on two new genera of ammonites: *Agassiceras* and *Oxynoticeras*. *Boston Society of Natural History Proceedings*, 17: 225-235.
- JAILLARD, E., P. SOLER, G. CARLIER & T. MOURIER (1990) - Geodynamic evolution of the northern and central Andes during early to middle Mesozoic times: a Tethyan model. *Journal of the Geological Society of London*, 147: 1009-1022.
- JAILLARD, E., T. SEMPERE, P. SOLER, G. CARLIER & R. MAROCCO (1995) - The role of Tethys in the evolution of northern Andes between Late Permian and Late Eocene times. In: NAIRN, A. E. M. *et al.* (eds). *The Ocean Basins and Margins, Volume 8: The Tethys Ocean*. Plenum Press, New York: 463-492.
- JOHANSSON, G. G., P. L. SMITH & S. P. GORDEY (1997) - Early Jurassic evolution of the northern Stikinian arc: evidence from the Laberge Group, northwestern British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 34 (7): 1030-1057.
- MEISTER, C., J. BLAU, R. SCHLATTER & R. SCHMIDT-EFFING (2002) - Ammonites from the Lower Jurassic (Sinemurian) of Tenango de Doria (Sierra Madre Oriental, Mexico). Part II: Phylloceratoidea, Lytoceratoidea, Schlotheimiidae, Arietinae, Oxynoticeratidae, and Eoderoceratidae. *Revue de Paléobiologie*, 21 (1): 391-409.
- NEWTON, C.R. (1988) - Significance of the «Tethyan» Fossils in the American Cordillera. *Science*, 248: 385-391.
- PAVIA, G., A. HIRTZ, W. LANDINI & S. LOAYZA (1992) - The lower Jurassic in the Santiago district (S.E. Ecuador). In: GAYET, M. & RACHEBOEUF, P.R. (eds). *Paléontologie et stratigraphie d'Amérique latine*, Lyon 7-9 Juillet 1992, Table ronde européenne, (Résumés): 41.
- PALFY, J., R. B. MCFARLANE, P. L. SMITH & H. W. TIPPER (1990) - Potential for ammonites biostratigraphy of the Sinemurian part of the Sandilands Formation, Queen Charlotte Islands, British Columbia. In: *Geological Survey of Canada, Current Research*, Part F, Paper 90-1F: 47-50.
- PALFY, J. & K. L. SCHMIDT (1994) - Biostratigraphic and facies studies of the Telkwa Formation (Lower Jurassic), Smithers map area, British Columbia. In: *Geological Survey of Canada, Current Research*, 1994-E: 29-38.
- PALFY, J., P. L. SMITH & J. K. MORTENSEN (2000) - A U-Pb and ⁴⁰Ar/³⁹Ar time scale for the Jurassic. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 37: 923-944.
- PALFY, J., P. L. SMITH, J. K. MORTENSEN & R. M. FRIEDMAN (1999) - Integrated ammonite biochronology and U-Pb geochronology from a basal Jurassic section in Alaska. *Bulletin of the Geological Survey of Alaska* 111 (10): 1537-1549.
- PALFY, J., P. L. SMITH & H. W. TIPPER (1994) - Sinemurian (Lower Jurassic) ammonoid biostratigraphy of the Queen Charlotte Islands, western Canada. *Geobios*, M.S. 17: 385-393.
- PRINZ, P. (1985) - Stratigraphie und Ammonitenfauna der Pucara-Gruppe (Obertrias-Unterjura) von Nord-Peru. *Palaeontographica*, A, 188: 153-197.
- QUENSTEDT, F.A. (1845-49) - Petrefactenkunde Deutschlands, I: Cephalopoden (Texte + Atlas). Tübingen: iv + 580p.
- QUENSTEDT, F.A. (1856-58) - Der Jura. Tübingen (Laupp): vi + 842p.
- QUENSTEDT, F.A. (1882-85) - Die Ammoniten des schwäbischen Jura. I. Der Schwarze Jura (Lias). Tübingen: 1-48, Taf. 1-6 (1882); 49-96, Taf. 7-12 (1883); 97-240, Taf. 13-30 (1884); 241-440, Taf. 31-54 (1885).
- QUINZIO SINN, L. A. (1987) - Stratigraphische Untersuchungen im Unterjura des Südtells der Provinz Antofagasta in Nord-Chile. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, A, 87: 1-100.
- RICCARDI, A. C. (1984) - Las asociaciones de Ammonites del Jurásico y Cretácico de la Argentina. In: *Actas IX Congreso Geológico Argentino*. S.C. de Bariloche, 1984, 4: 559-595.
- RICCARDI, A. C. (1988) - Hettangiano y Sinemuriano marinos en Argentina. In: *V Congreso Geológico Chileno*. Santiago, 8-12 Agosto de 1988. Departamento de Geología y Geofísica, Universidad de Chile, Tomo II: C 359-C 373.
- RICCARDI, A. C., S. E. DAMBORENEA & M. O. MANCENIDO (1990) - 3. South America and Antarctica Peninsula. 3.1 Lower Jurassic of South America and Antarctica Peninsula. *Newsletters on Stratigraphy*, 21 (2): 75-103.
- RICCARDI, A. C., C. A. GULISANO, J. MOJICA, O. PALACIOS, C. SCHUBERT & M. R. A. THOMSON (1992) - 6. Western South America and Antarctica. In: WESTERMANN, G. E. G. (ed.). *The Jurassic of the Circum-Pacific*. Cambridge University Press, Cambridge: 122-161.
- ROMEUF, N., P. MÜNCH, P. SOLER, E. JAILLARD, R. PIK & L. AGUIRRE (1997) - Mise en évidence de deux lignées magmatiques dans le volcanisme du Jurassique inférieur de la zone subandine équatorienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série 2a, 324: 361-368.
- SCHLATTER, R. & R. SCHMIDT-EFFING (1984) - Biostratigrafía y fauna de ammonites del Jurásico inferior (Sinemuriano) del área de Tenango de Doria (Estado de Hidalgo, México). In: PERRILLIAT, M. (ed.). *III Congreso Latinoamericano de Paleontología; México* (Instituto de Geología, UNAM): 154-155.
- SMITH, P. L. (1983) - The Pliensbachian ammonites *Dayiceras dayiceroides* and early Jurassic paleogeography. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 20: 86-91.
- SMITH, P. L., J. M. BEYERS, E. S. CARTER, G. K. JAKOBS, J. PALFY, E. PESSAGNO & H. W. TIPPER (1994) - 5. North America. 5.1 Lower Jurassic. *Newsletters on Stratigraphy*, 31 (1): 33-70.
- SMITH, P. L. & H. W. TIPPER (1986) - Plate tectonics and paleobiogeography: early Jurassic (Pliensbachian) endemism and diversity. *Palaeos*, 1: 399-412.
- SMITH, P. L. & H. W. TIPPER (2000) - The schlotheimiid succession across the Hettangian-Sinemurian boundary (Lower Jurassic), Taseko Lakes map area, British Columbia, Canada. *Revue de Paléobiologie*, Volume Spécial 8: 1-12.
- SMITH, P. L., G. E. G. WESTERMANN, G. D. STANLEY, Jr. & E. YANCEY (1990) - Paleobiogeography of the ancient Pacific. Response by C. R. NEWTON. *Science*, 249: 680-683.
- SPATH, L.F. (1923) - Shales-with-Beef, a sequence in the lower lias of the Dorset Coast. Part II. *Palaeontology. Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 79: 66-88.

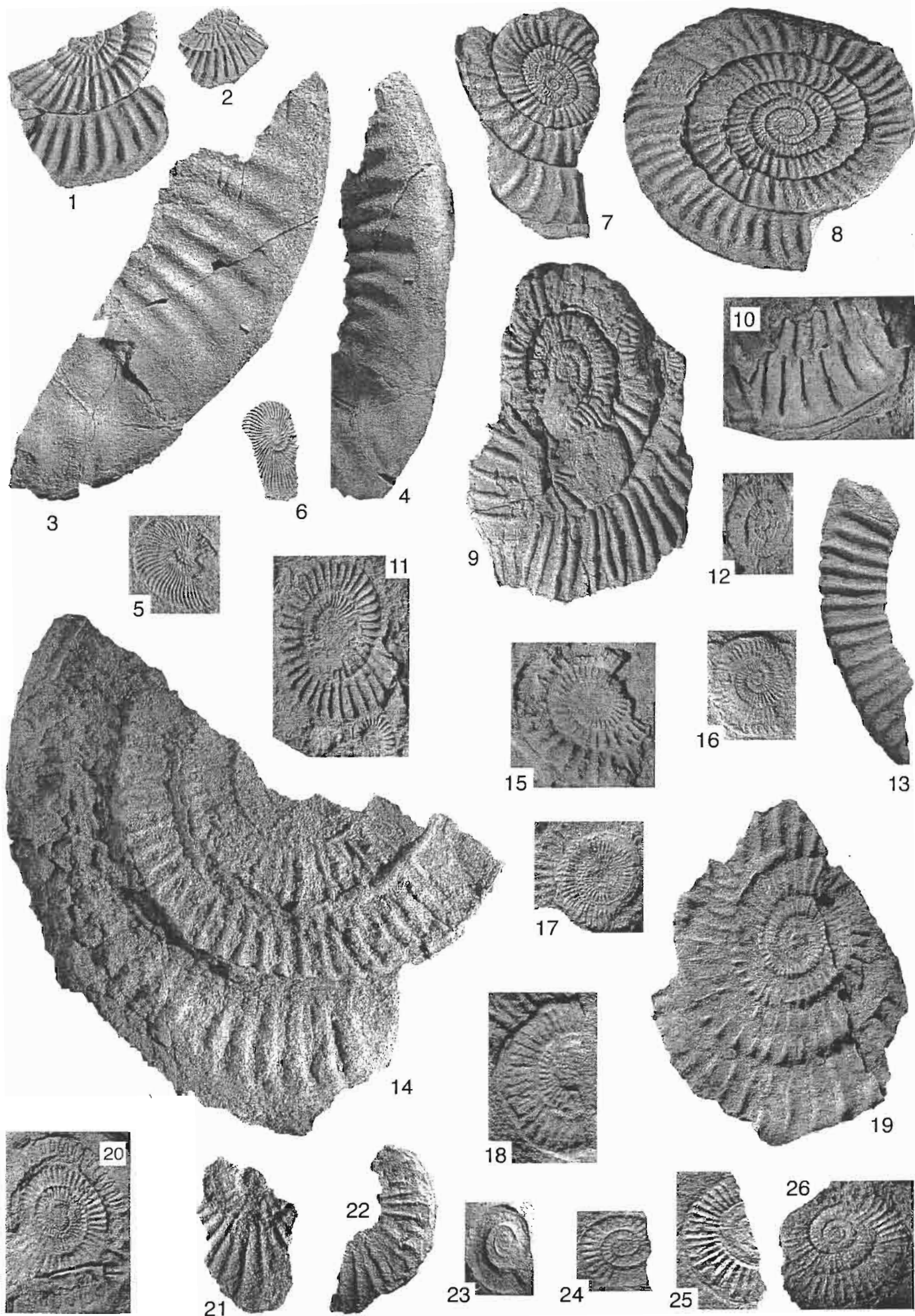
- SPATH, L.F. (1924) - The Ammonites of the Blue Lias. *Proceeding of the geological Association*, 35: 186-211.
- STEINMANN, G. (1929) - Geologie von Peru. Heidelberg, Carl Winters Universitätsbuchhandlung: 448 p.
- TAYLOR, D. G. (1988) - *Paradiscamphiceras*: un nouveau genre d'ammonites du Lias inférieur. *Bulletin de Géologie de l'Université de Lausanne*, 298: 117-122.
- TAYLOR, D. G. (1990) - Two species of *Paracaloceras* from the Canadense Zone (Hettangian-Sinemurian stages) in Nevada (USA). *Bulletin de Géologie de l'Université de Lausanne*, 309: 211-219.
- TAYLOR, D. G. (1998) - Late Hettangian-early Sinemurian (Jurassic) ammonite biochronology of the Western Cordillera, United States. *Geobios*, 31 (4): 467-497.
- TAYLOR, D. G. (2000) - The Canadensis Zone (Early Jurassic) in the Shoshone Mountains, Nevada. *GeoResearch Forum*, 6: 211-224.
- TAYLOR, D. G., J. GUEX & M. RAKUS (2001) - Hettangian and Sinemurian ammonoid zonation for the western Cordillera of North America. *Bulletin de Géologie de l'université de Lausanne*, 350: 381-421.
- TILMANN, N. (1917) - Die fauna des unteren und mittleren Lias in Nord- und Mittel-Peru. *Neues Jahrbuch für Mineralogie Geologie und Paläontologie*, Beilage-Band, 41: 628-712.
- TIPPER, H. W., P. L. SMITH, B. E. B. CAMERON, E. S. CARTER, G. K. JAKOBS & M. J. JOHNS (1991) - Biostratigraphy of the lower Jurassic formations of Queen Charlotte Islands, British Columbia. In: Evolution and Hydrocarbon potential of the Queen Charlotte Basin, British Columbia. *Geological Survey of Canada, Paper*, 90-10: 203-235.
- TRUEMAN, A.E. & D.M. WILLIAMS (1925) - Studies in ammonites of the family Echioceratidae. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 53: 699-739.
- TSCHOPP, H. J. (1953) - Oil explorations in the Oriente of Ecuador, 1938-1951. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists*, 37: 2303-2347.
- VRIELYNCK, B. & P. BOUYSSÉ (2001) - Le visage changeant de la Terre. L'éclatement de la Pangée et la mobilité des continents au cours des derniers 250 millions d'années en 10 cartes. Commission de la carte géologique du monde, Paris: 32 p.
- WESTERMANN, G. E. G. (1977) - Comment to HALLAM's conclusion regarding the first marine connection between the eastern Pacific and western Tethys. In: WEST, R. M. (ed.). Paleontology and Plate tectonics. *Milwaukee Public Museum Special Publication in Biology and Geology*, 2: 35-38.
- WESTERMANN, G. E. G. (1992) - The Jurassic of the Circum-Pacific. Cambridge University Press, Cambridge: 688 p.
- WESTERMANN, G. E. G. (1993) - Global bio-events in mid-Jurassic ammonites controlled by seaways. In: HOUSE, M. R. (ed.). Ammonoidea: Environment, Ecology, and evolutionary change. Oxford University Press: 187-226.
- WESTERMANN, G. E. G. & A. C. RICCARDI (1990) - 3. South America and Antarctica Peninsula. Introduction. *Newsletters on Stratigraphy*, 21 (2): V-VI.
- ZITTEL, K.A. von (1884) - Handbuch der Paläontologie, Cephalopoda, volume 1, partie 2. München: 329-522.

Accepté juin 2004

Planche I

- Fig. 1-2: *Paltechioceras* ? nov. sp.
Point de collecte (e), est de Santiago (sud-est de l'Équateur), 1 (n° SG-e1), 2 (n° SG-e2).
- Fig. 3-4: *Paltechioceras* ? cf. *harbledownense* (CRICKMAY, 1929-30)
Point de collecte (d), est de Santiago (sud-est de l'Équateur), 3 et 4 (n° SG-ed1).
- Fig. 5-6: *Angulaticeras* cf. *angustisulcatum* (GEYER, 1886)
Point de collecte (b), est de Santiago (sud-est de l'Équateur), 5 (n° SG-b14), 6 (n° SG-b15).
- Fig. 7-20: «*Orthechioceras*» cf. *pauper* (ERBEN, 1956)
7-13: Point de collecte (b), est de Santiago (sud-est de l'Équateur), 7 (n° SG-b02), 8 (n° SG-b01), 9 (n° SG-04), 10 (n° SG-b13), 11 (n° SG-b05), 12 (n° SG-b06), 13 (n° SG-b12).
14-20: Point de collecte (c), est de Santiago (sud-est de l'Équateur), 14 (n° SG-c16), 15 (n° SG-c01), 16 (n° SG-c18), 17 (n° SG-c23), 18 (n° SG-c08), 19 (n° SG-c02), 20 (n° SG-c09).
- Fig. 21-22: *Pseudagassicerias equadorensis* nov. sp.
Point de collecte (a), sud de Patuca (sud-est de l'Équateur), 21 (n° SG-a12), 22 (n° SG-a11).
- Fig. 23: *Arnioceras* cf. *miserabile* (QUENSTEDT, 1858)
Point de collecte (a), sud de Patuca (sud-est de l'Équateur), (n° SG-a13).
- Fig. 24-26: *Arnioceras* cf. *ceratitoides* (QUENSTEDT, 1847) *sensu* PRINZ, 1885
Point de collecte (a), sud de Patuca (sud-est de l'Équateur), 24 (n° SG-a04), 25 (n° SG-a05), 26 (n° SG-a01).

Tous les spécimens illustrés sur cette planche ont été blanchis avant la prise de vue. Ils sont figurés en grandeur naturelle. La fin du phragmocône n'est pas visible. Ces ammonites sont conservées dans les collections du Centre des Sciences de la Terre de l'Université de Bourgogne.



Dommergues J.L., Meister C., Jaillard Etienne (2004)

AmMonites de la formation Santiago de la zone subandine du
S-E de l'Equateur (Jurassique inférieur, Sinémurien)

Revue de Paléobiologie, 23 (1), 355-371

ISSN 0253-6730