

Distribution paléogéographique des mollusques bivalves durant l'Ordovicien

Teresa M. SÁNCHEZ

CONICET, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales,
Universidad Nacional de Córdoba,
Av. Velez Sarsfield 299, 5000 Córdoba (Argentine)
tsanchez@com.uncor.edu

Claude BABIN

UFR des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard-Lyon I,
43 bd du 11 novembre 1918, F-69622 Villeurbanne cedex (France)
babin.claude@free.fr

Sánchez T. M. & Babin C. 2003. — Distribution paléogéographique des mollusques bivalves durant l'Ordovicien. *Geodiversitas* 25 (2) : 243-259.

RÉSUMÉ

Les données, fournies par 19 régions ayant livré des bivalves ordoviciens dans le monde, ont été étudiées par la méthode de l'analyse de groupes. À cause des incertitudes concernant le registre fossile, les genres confinés à une seule localité pour chacun des intervalles de temps considérés (Ordovicien inférieur, moyen et supérieur) sont dits « exclusifs » au lieu de « endémiques ». Les résultats obtenus font apparaître des valeurs de similarité basses, y compris pour des localités appartenant au même biochore d'après d'autres organismes marins benthiques (brachiopodes par exemple). De plus, le pourcentage de genres « exclusifs » par localité est toujours très élevé pour chaque intervalle de temps. Les bivalves du Paléozoïque inférieur ayant peu d'importance biostratigraphique, leur diversité réelle a probablement été sous-estimée. Aussi, même si leur connaissance a fortement progressé dans les dernières années, cela n'est pas encore suffisant pour nous donner une image précise de la distribution spatio-temporelle des genres. Pourtant le caractère incomplet du registre fossile n'explique pas à lui seul le patron de distribution. D'autres facteurs importants pourraient être biotiques comme le caractère sténotopique de la plupart des espèces d'habitats peu profonds et comme la durée de vie probablement courte des larves pélagiques. Le faible pourcentage des genres communs à différentes localités semble devoir exclure l'usage des bivalves comme indicateurs paléobiogéographiques pertinents pour l'Ordovicien.

MOTS CLÉS

Mollusca,
Bivalvia,
Ordovicien,
paléogéographie,
paléoécologie.

ABSTRACT

Palaeogeographical distribution of bivalve molluscs during the Ordovician.

Data from 19 localities throughout the world yielding bivalves were analysed by means of cluster analysis. Due to the uncertainty about the completeness of the fossil record, genera restricted to a single locality at each of the three selected time intervals (Early, Middle, and Late Ordovician) were considered “exclusive” instead of “endemic”. Results show very low similarity values, inclusive among localities belonging to the same biochore based on other marine benthic organisms (i.e. brachiopods). Moreover, the percentage of “exclusive” genera per locality is always very high at any time interval. Since the Early Palaeozoic bivalves are not biostratigraphically important, their real diversity has probably been underestimated. As a result, even if understanding of them has strongly increased in the last years, it is not still enough to give us an accurate picture of their generic distribution in space and time. However, the incompleteness of the fossil record itself does not explain this pattern of distribution. Most important factors could be related to biotic factors, such as the stenotopic nature of most of the shallow dwelling species, and the probably short-lived pelagic larval stage. The low percentage of shared genera among different localities seems to preclude the use of bivalves as relevant palaeobiogeographic indicators during the Ordovician.

KEY WORDS

Mollusca,
Bivalvia,
Ordovician,
palaeogeography,
palaeoecology.

INTRODUCTION

Dans un précédent article (Sánchez & Babin 1994), les affinités des mollusques bivalves de l’Arenig et du Llanvirn (incluant le Llandeilo) avaient été analysées. Les résultats montrèrent de faibles valeurs de similitude entre les faunes de différentes régions, ce qui fut interprété comme le résultat d’une tendance élevée à l’endémisme et de la pauvreté des données pour plusieurs des régions. Dans les années qui ont suivi cette analyse plusieurs découvertes ont considérablement enrichi le registre des bivalves ordoviciens (Cope 1996, 1999 ; Gutiérrez-Marco & Babin 1999 ; Babin & Hammann 2001 ; Sánchez 1999a, 2001a, b). Prenant en compte ces nouvelles données, le présent travail fournit une analyse actualisée afin d’évaluer les possibilités qu’offrent les bivalves pour la réalisation des reconstructions paléobiogéographiques à l’Ordovicien.

MÉTHODE ET PROBLÈMES

144 genres ont été utilisés ; ils sont cités dans 19 régions correspondant à des continents (Amérique du Nord par exemple) ou à des bassins définis (Montagne Noire, Précordillère par exemple). L’étendue de ces entités régionales dépend de la précision de l’information disponible et de l’existence de différences entre les faunes. Ainsi, en Argentine, ont été séparées les entités Précordillère et Famatina parce que leurs bivalves appartiennent à des genres distincts, ce qui est aussi le cas pour d’autres groupes (brachiopodes, trilobites, etc.). L’Ordovicien est actuellement divisé en trois séries (Webby 1998) : Ordovicien inférieur, moyen et supérieur (voir Annexe). Nous sommes conscients de la fragilité de telles compilations car une part de subjectivité entache les attributions parce que les auteurs peuvent avoir des conceptions taxinomiques différentes, certains pratiquent des regroupements tandis que

d'autres ont une tendance à la pulvérisation. Certains genres peuvent avoir été cités dans des revues à faible diffusion et avoir échappé à nos investigations. Des créations redondantes peuvent s'être produites, ainsi dans la Montagne Noire, *Miquelana* Babin, 1982 est-il un synonyme plus récent de *Thoralia* Morris, 1980.

Quelques genres, par exemple *Ctenodonta* Salter, 1852, *Modiolopsis* Hall, 1847, offrent une distribution apparemment vaste. Mais il est probable que certaines assignations qui leur ont été faites devront être révisées ce qui amènera des modifications dans ces distributions. Ainsi, les exemplaires de *Ctenodonta dulankarensis* Khalfin, 1958 de l'Ordovicien supérieur du Kazakhstan (Khalfin 1958 : pl. 1, figs 1-8) ne correspondent pas à ce genre car le contour des valves ne coïncide pas avec la définition générique. Pojeta (1971 : 16) a proposé de restreindre l'utilisation de la dénomination *Ctenodonta* aux valves ayant les caractéristiques de l'espèce type, ce qui n'est pas le cas des spécimens du Kazakhstan. De façon générale, toutes les attributions faites à ce genre avant 1970 devraient être revues. De même, la présence dans l'Ordovicien du genre *Deceptrix* Fuchs, 1919 serait, selon Cope (1997, 1999), non démontrée et cet auteur a proposé la dénomination générique nouvelle *Homilodonta* Cope, 1997 pour les formes ordoviciennes ambiguës. C'est pour souligner de telles incertitudes que nous écrivons dans l'Annexe « *Ctenodonta* » et « *Deceptrix* ».

Pour toutes ces raisons, la consultation des listes fauniques exige toujours une approche critique et les limites d'un tel exercice sont évidentes.

Les analyses de groupes ont été réalisées à l'aide du programme PAST version 0.82. On a laissé de côté les entités régionales pour lesquelles un seul genre a été répertorié (Irlande et Afghanistan durant l'Ordovicien inférieur, Estonie et Spitzberg ; voir l'Annexe). Les Figures 1, 2 et 3 présentent les groupements correspondant aux trois séries de l'Ordovicien. Dans la plupart des cas, on enregistre pour chacune de ces trois époques des genres dont la distribution est restreinte à une seule entité régionale, de sorte que chacune d'elles offre divers genres qu'elle ne par-

tage pas avec une autre. De tels genres peuvent être considérés comme endémiques puisqu'ils ne se rencontrent pas dans des entités voisines contemporaines. Cependant, il existe certains cas pour lesquels l'endémisme peut n'être qu'apparent, résultant de l'insuffisance des investigations ou de l'absence de strates à lithologie favorable. Pour cette raison, il nous a paru prudent d'éviter l'usage de la qualification « endémique » et d'opter pour le terme « exclusif » qui indique que le taxon considéré est restreint, avec les données actuellement disponibles, pour une époque donnée, à une seule entité régionale. Ainsi *Inaequidens* Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977, par exemple, est exclusif en Australie à l'Ordovicien moyen et encore exclusif en Australie à l'Ordovicien supérieur. Le nombre de cas d'exclusivités peut donc être supérieur au nombre des genres exclusifs. Néanmoins, nous croyons que dans le grand ensemble des « exclusifs » il doit y avoir un important pourcentage de genres qui sont réellement endémiques.

Les Tableaux 1, 2 et 3 présentent le nombre des genres exclusifs pour chaque entité régionale et pour chacune des trois époques. Comme on peut le constater, les pourcentages peuvent en être très élevés. Pour l'ensemble des 144 genres durant tous les temps considérés, le pourcentage des cas d'exclusivité atteint presque 80 %.

ANALYSE DES DONNÉES

La première démarche pour réaliser cette analyse paléobiogéographique a consisté en la comparaison avec les résultats obtenus à l'aide d'autres groupes de fossiles. De façon générale, les reconstitutions paléogéographiques pour l'Ordovicien, fondées sur quelques groupes comme les trilobites, les ostracodes et les brachiopodes, concordent pour la distinction des principaux paléocontinents, elles coïncident aussi avec beaucoup des modèles fournis par d'autres méthodes (paléomagnétiques par exemple). Les cartes de base de Scotese & McKerrow (1991) ont été relativement peu modifiées par les données fournies par ces groupes de fossiles. Ainsi des reconstitutions

TABLEAU 1. — Nombres et pourcentages des genres exclusifs de mollusques bivalves pour l'Ordovicien inférieur (Tremadocien-Arenig).

Région	Nombre total de genres	Nombre de genres exclusifs	Pourcentage d'exclusifs
Afghanistan	1	1	100
Amérique du Nord	0	—	—
Australie	4	2	50
Bohême	1	0	—
Bolivie	4	0	—
Estonie	0	—	—
Sierra de Famatina	7	5	71,4
Ibérie	5	0	—
Irlande	0	—	—
Kazakhstan	0	—	—
Maroc	4	0	—
Massif Armoricaïn	5	1	20
Montagne Noire	7	3	42,9
Nord-ouest de l'Argentine	3	0	—
Précordillère argentine	1	0	—
Scandinavie	0	—	—
Sibérie	0	—	—
Spitzberg	0	—	—
Pays de Galles	21	17	80,9

récentes fondées sur les brachiopodes n'apportent pas de variations significatives, sauf pour des cas particuliers comme la position variable de la Précordillère considérée comme un possible terrane, détaché de la Laurentia et entré en collision avec la marge occidentale du Gondwana (Benedetto *et al.* 1999 et références complémentaires dans ce travail), ou pour la position d'Avalonia (Cocks 2000).

Cependant, les résultats obtenus avec les bivalves offrent une distribution aléatoire des genres. L'unique patron apparent correspond au taux marqué d'exclusivité pour diverses entités régionales à chacun des intervalles de temps. Quelques entités distribuées le long de la marge occidentale du Gondwana (Montagne Noire, Massif Armoricaïn, Ibérie, Maroc, Bolivie et nord-ouest de l'Argentine) partagent seulement quelques genres, les valeurs de similitude et les graphiques de groupes correspondants montrent des unions faibles. De ce panorama d'affinités se détache cependant l'ensemble Ibérie-Massif Armoricaïn, notamment dans l'intervalle correspondant à l'Ordovicien inférieur (Fig. 1). Dans de rares cas seulement, un taxon peut être reconnu comme caractéristique de plusieurs entités régionales ; il en est ainsi de *Redonia* Rouault, 1851 qui est un

élément commun dans diverses localités du Gondwana occidental en y incluant le Pays de Galles qui présente quelques affinités gondwaniennes à l'Ordovicien inférieur (Cocks 2000) (voir l'Annexe).

Un cas différent est celui où deux entités régionales paléogéographiquement distantes partagent un genre qui n'a pas été reconnu dans des localités intermédiaires ; il semble en être ainsi pour *Noradonta* Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977, présent en Australie et en Montagne Noire. Cette distribution disjointe peut résulter d'insuffisances du registre stratigraphique ou de l'absence de zones favorables à un maintien de son installation le long du trajet entre les deux paléocontinents. Elle souligne, par ailleurs, que *Noradonta* fut un genre capable de dispersion par son type larvaire et par ses qualités eurytopiques (voir plus bas).

Sur les graphiques de groupes, l'Amérique du Nord apparaît unie à l'Irlande durant l'Ordovicien supérieur (Fig. 3) mais la valeur de similitude est faible. Par ailleurs, certaines entités, comme l'Australie et le Pays de Galles, semblent isolées malgré une notable diversité générique. Les récentes données fournies pour le Pays de Galles par Cope (1996, 1999) révèlent un nombre élevé de taxons nouveaux. Des découvertes futures

dans d'autres régions pourront peut-être diminuer ce fort taux des exclusivités australienne et galloise, mais on peut craindre aussi qu'une partie importante de la documentation ne soit disparue définitivement sous l'effet de processus de subduction ou d'autres aléas géodynamiques. Il demeure d'ailleurs possible, *a contrario*, que l'étude de faunes nouvelles dans des contrées encore peu explorées contribuera à élargir la palette des genres inédits donc à accentuer la proportion des cas d'exclusivité.

DISCUSSION

De la comparaison des résultats de cette analyse avec ceux du travail antérieur déjà mentionné (Sánchez & Babin 1994), il ressort que le taux élevé de restriction spatiale et temporelle ne serait pas directement lié au nombre de genres connus. En effet, l'enrichissement des données de la présente analyse par rapport à la précédente n'a pas pour conséquence l'accroissement des valeurs de similitude entre les faunes des diverses entités régionales. On peut donc penser que l'argument de la pauvreté du registre fossile des bivalves, que celle-ci résulte de conditions déficientes de la fossilisation ou de la non-conservation des strates fossilifères, ou qu'elle reflète une moindre importance du groupe par rapport à d'autres (trilobites, brachiopodes), n'est pas le facteur conditionnant le taux élevé d'exclusivité ou, au moins, qu'il n'en est pas le principal déterminant.

Fortey & Melish (1992) ont comparé les possibilités de reconstitution paléogéographique fournies par divers groupes de fossiles de l'Ordovicien inférieur répertoriés dans la région de l'Atlantique nord. Les groupes qui fournissent les résultats les plus consistants sont, par ordre d'importance décroissante, les trilobites, les ostracodes et les brachiopodes. D'autres groupes, tels les acritarches, ne seraient pas de bons indicateurs. Les résultats anormaux obtenus avec ces mauvais indicateurs résultent des caractéristiques intrinsèques de chaque groupe.

Les conditions taphonomiques ne semblent pas avoir constitué un facteur limitant pour le registre

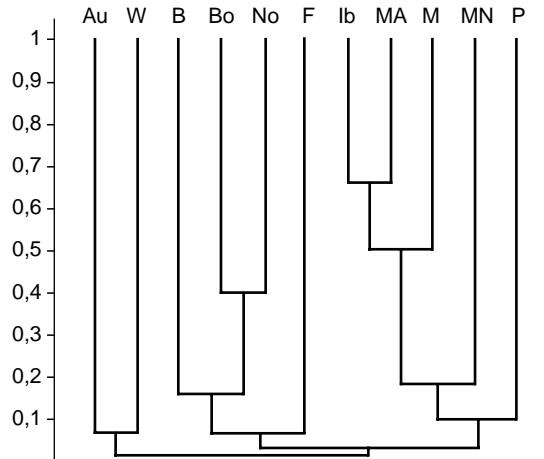


FIG. 1. — Groupement des entités régionales pour les bivalves à l'Ordovicien inférieur (simple lien, coefficient de similarité de Jaccard). Abréviations : **Au**, Australie ; **B**, Bohême ; **Bo**, Bolivie ; **F**, Sierra de Famatina (Argentine occidentale) ; **Ib**, Ibérie ; **M**, Maroc ; **MA**, Massif Armoricain ; **MN**, Montagne Noire ; **No**, nord-ouest de l'Argentine ; **P**, Précordillère argentine ; **W**, Pays de Galles.

des bivalves puisque d'autres mollusques à coquille aragonitique ont été préservés dans des strates où les bivalves sont absents ou en nombre très réduit. La rareté ou l'absence des bivalves dans les faciès carbonatés apparaît comme un fait généralisé durant l'Ordovicien inférieur. Cope & Babin (1999) attribuent cette déficience à des qualités propres au groupe et remarquent que sur les plates-formes carbonatées de l'Ordovicien inférieur de la Laurentia les rostroconches et les gastropodes occupent l'espace des bivalves. Ceux-ci se diversifient dans des sédiments carbonatés plus récents à partir de l'Ordovicien supérieur et terminal, en particulier avec le développement des coquilles calcitiques des ptéromorphes (Cope & Babin 1999). Dans la succession carbonatée de la Formation de San Juan (Ordovicien inférieur de la Précordillère argentine), après plus de 10 années d'investigations, on a trouvé seulement deux niveaux fossilifères livrant des bivalves. Dans ces deux niveaux, la quantité d'exemplaires recueillis ne dépasse pas la dizaine. Deux observations méritent l'attention. Tout d'abord, dans ces deux niveaux, comme dans le reste des nombreux niveaux fossilifères de la formation, il y a une

TABLEAU 2. — Nombres et pourcentages des genres exclusifs de mollusques bivalves pour l'Ordovicien moyen (Darrivilien).

Région	Nombre total de genres	Nombre de genres exclusifs	Pourcentage d'exclusifs
Afghanistan	0	—	—
Amérique du Nord	0	—	—
Australie	20	17	85
Bohême	8	0	—
Bolivie	1	0	—
Estonie	0	—	—
Sierra de Famatina	0	—	—
Ibérie	15	5	33,3
Irlande	0	—	—
Kazakhstan	0	—	—
Maroc	3	0	—
Massif Armoricaïn	8	0	—
Montagne Noire	0	—	—
Nord-ouest de l'Argentine	0	—	—
Précordillère argentine	0	—	—
Scandinavie	10	5	50
Sibérie	0	—	—
Spitzberg	1	1	100
Pays de Galles	12	5	41,7

grande quantité d'exemplaires appartenant à d'autres groupes, tant de mollusques (gastropodes) que relevant d'autres clades (brachiopodes, porifères, trilobites, conodontes). Par ailleurs, l'une des formes de bivalves recueillies correspond à un ambonychiide (Sánchez 2001b) ; cela s'accorde avec l'idée que l'absence de bivalves dans les faciès carbonatés durant l'Ordovicien inférieur peut être palliée lors de l'acquisition de nouvelles stratégies ou de coquilles calcitiques (ptériomorphes) (Cope & Babin 1999). La présence d'un ambonychiide dans l'Arenig inférieur de la Précordillère (base de la Formation de San Juan), outre qu'elle indique que certaines stratégies apparaissent plus tôt qu'on ne le pensait, confirme les relations entre le type de coquille et le régime sédimentaire. L'absence d'autres bivalves (à l'exception du genre *Modiolopsis*) corrobore les observations de Babin (1993, 1995) sur la plus grande diversité des bivalves dans les faciès clastiques des plates-formes gondwaniennes.

La possibilité pour des faunes d'une région d'en coloniser une autre dépend de divers facteurs, abiotiques et biotiques. Les premiers comprennent la distance entre les régions concernées et/ou l'interposition d'une barrière géographique, la

direction des courants marins et les conditions de milieu qui permettent l'installation des espèces immigrantes. Les facteurs biotiques correspondent aux conditions écologiques (écospace disponible, compétitions entre espèces) mais, avant tout, aux propriétés intrinsèques de chaque taxon. Celles-ci incluent tant les niveaux de tolérance aux divers facteurs environnementaux que le type de larve. Environ 65 à 70 % des espèces actuelles des bivalves marins ont des larves planctotrophiques (Jablonski & Lutz 1980) ce qui permet la dispersion sur de grandes distances. Pourtant, les données présentées paraissent contredire cela, au moins pour les bivalves ordoviciens comme Babin (1995) l'avait déjà souligné. Les espèces actuelles de brachiopodes articulés ont une période de développement très brève dépassant rarement deux jours (Scheltema 1977) mais l'abondance des genres cosmopolites au Silurien suggère que de nombreuses espèces ont eu des larves téléplaniques au Paléozoïque inférieur (Rong *et al.* 1995). Par un raisonnement identique, on pourrait postuler que, contrairement aux actuels, les bivalves ordoviciens avaient des larves lécitotrophiques et que leurs périodes de développement étaient courtes. Cela expliquerait la restriction spatiale notable des genres, par-

ticulièrement à cette période caractérisée par la séparation géographique de nombreux blocs continentaux.

Dans quelques cas, la réduction de la dispersion a pu résulter de conditions locales du milieu. Ainsi malgré leur apparente proximité géographique, les faunes de l'Arenig moyen du bassin de Famatina et du vaste bassin qui embrasse le nord-ouest de l'Argentine et la Bolivie offrent d'importantes différences avec un pourcentage minime d'espèces communes. Dans un tel cas, on peut admettre que ces dissemblances résultent de régimes tectono-sédimentaires différents : le bassin nord-argentin-bolivien correspond à une plate-forme de marge continentale et celui de Famatina s'est développé en un système d'arcs volcaniques (Toselli *et al.* 1990 ; Mannheim 1993 ; Pankhurst *et al.* 1998). Cela pourrait suggérer que la majorité des espèces de bivalves de l'Ordovicien étaient sténopes et que leur présence a été contrôlée par les conditions particulières à chaque bassin.

Ces concepts généraux n'expliquent pas, néanmoins, de façon adéquate les petites radiations locales, observées dans diverses localités, ni l'absence d'échanges de faunes entre des régions paléogéographiquement proches. Dans des roches d'âge caradocien de la Précordillère argentine on relève neuf genres de bivalves dont sept sont exclusifs (Sánchez 1999a). Cinq des genres exclusifs appartiennent à la seule famille des Praenuculidae McAlester, 1969, ce qui révèle la diversification rapide d'un seul clade. Dans des couches contemporaines du nord-ouest de l'Argentine, on trouve *Cadomia* Tromelin, 1877, qui est aussi présent en Ibérie et dans le Massif Armoricain, mais il n'y a pas de formes communes avec la Précordillère malgré sa proximité géographique (au Caradoc, en effet, d'après d'autres groupes de fossiles, la Précordillère était proche de la marge du Gondwana, en une position probablement voisine de l'actuelle [Benedetto *et al.* 1999]). Le taux élevé d'endémisme de la faune caradocienne de la Précordillère a été relié à un phénomène local de réchauffement qui aurait provoqué une rapide diversification et entraîné l'impossibilité pour les

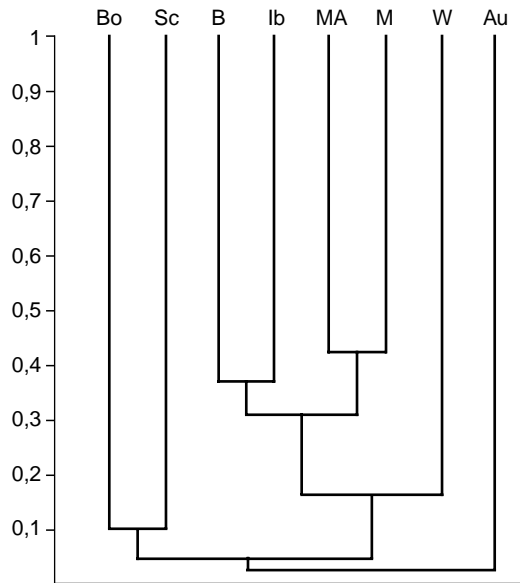


FIG. 2. — Groupement des entités régionales pour les bivalves à l'Ordovicien moyen (simple lien, coefficient de similarité de Jaccard). Abréviations : **Au**, Australie ; **B**, Bohême ; **Bo**, Bolivie ; **Ib**, Ibérie ; **M**, Maroc ; **MA**, Massif Armoricain ; **Sc**, Scandinavie ; **W**, Pays de Galles.

larves de franchir la barrière climatique vers les eaux plus froides de la plate-forme située au Nord (Sánchez 1999b). Cette explication, si elle peut rendre compte de ce cas particulier, n'explique pas le phénomène au niveau global et ne signifie pas que la température a été le facteur principal qui aurait induit la restriction de la dispersion des bivalves.

On peut conclure que les bivalves de l'Ordovicien ont été sensibles à des facteurs variés. Leur diversification et leur dispersion furent conditionnées par le contexte géodynamique (systèmes d'arcs volcaniques, marges continentales passives) qui, à son tour, contrôla le régime sédimentaire. Du point de vue des qualités biologiques, les observations suggèrent que, durant l'Ordovicien, la majorité des bivalves ont été sténopes et ont pu avoir des larves non planctotrophiques. On constate finalement que les mollusques bivalves ne paraissent pas constituer des indicateurs efficaces pour les reconstitutions paléogéographiques de l'Ordovicien.

TABLEAU 3. — Nombres et pourcentages des genres exclusifs de mollusques bivalves pour l'Ordovicien supérieur (Caradoc-Ashgill).

Région	Nombre total de genres	Nombre de genres exclusifs	Pourcentage d'exclusifs
Afghanistan	0	—	—
Amérique du Nord	53	18	34
Australie	9	3	33,3
Bohême	4	1	25
Bolivie	2	0	—
Estonie	1	1	100
Sierra de Famatina	0	—	—
Ibérie	4	0	—
Irlande	17	0	—
Kazakhstan	11	2	18,2
Maroc	1	0	—
Massif Armoricaïn	7	0	—
Montagne Noire	0	—	—
Nord-ouest de l'Argentine	1	0	—
Précordillère argentine	13	7	53,8
Scandinavie	38	17	44,7
Sibérie	23	4	17,4
Spitzberg	0	—	—
Pays de Galles	10	1	10

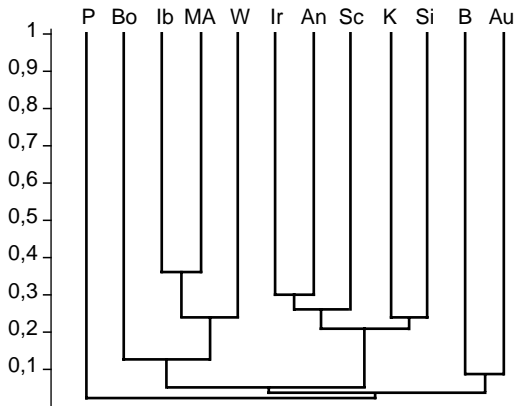


Fig. 3. — Groupement des entités régionales pour les bivalves à l'Ordovicien supérieur (simple lien, coefficient de similarité de Jaccard). Abréviations : **An**, Amérique du Nord ; **Au**, Australie ; **B**, Bohême ; **Bo**, Bolivie ; **Ib**, Ibérie ; **Ir**, Irlande ; **K**, Kazakhstan ; **MA**, Massif Armoricaïn ; **P**, Précordillère argentine ; **Sc**, Scandinavie ; **Si**, Sibérie ; **W**, Pays de Galles.

Remerciements

Nous sommes très redevables à J. C. W. Cope (Cardiff University) et à S. P. Tunnicliff (Grande-Bretagne) dont les lectures critiques ont contribué à améliorer les données et le texte.

RÉFÉRENCES

BABIN C. 1993. — Rôle des plates-formes gondwaniennes dans les diversifications des mollusques bivalves durant l'Ordovicien. *Bulletin de la Société géologique de France* 164: 141-153.

BABIN C. 1995. — The initial Ordovician bivalve mollusc radiations on the western Gondwanan shelves, in COOPER J. D., DROSER M. L. & FINNEY S. C. (eds), *Ordovician Odyssey*. Pacific Section of the Society for Sedimentary Geology, Fullerton, California 77: 491-498.

BABIN C. & HAMMANN W. 2001. — Une nouvelle espèce de *Modiolopsis* (Bivalvia) dans l'Arenig (Ordovicien inférieur) de Daroca (Aragon, Espagne) ; réflexions sur la denture des bivalves primitifs. *Revista Sociedad Española de Paleontología* 16: 269-282.

BENEDETTO J. L., SÁNCHEZ T. M., CARRERA M. G., BRUSSA E. D. & SALAS M. J. 1999. — Paleontological constraints on successive paleogeographic positions of Precordillera terrane during the early Paleozoic, in RAMOS V. A. & KEPPIE J. D. (eds), *Laurentia-Gondwana Connections before Pangea*. *Geological Society of America Special Paper* 336: 21-42.

COCKS L. R. M. 2000. — The Early Paleozoic geography of Europe. *Journal of the Geological Society, London* 157: 1-10.

COPE J. C. W. 1996. — Early Ordovician (Arenig) bivalves from the Llangynog Inlier, South Wales. *Palaeontology* 39: 979-1025.

- COPE J. C. W. 1997. — The early phylogeny of the class Bivalvia. *Palaeontology* 40: 713-746.
- COPE J. C. W. 1999. — Middle Ordovician bivalves from Mid Wales and the Welsh Borderland. *Palaeontology* 42: 467-499.
- COPE J. C. W. & BABIN C. 1999. — Diversification of bivalves in the Ordovician. *Geobios* 32: 175-185.
- FORTEY R. A. & MELISH C. J. T. 1992. — Are some fossils better than others for inferring palaeogeography? The early Ordovician of the North Atlantic region as an example. *Terra Nova* 4: 210-216.
- GUTIÉRREZ-MARCO J. C. & BABIN C. 1999. — *Lyrodesma* et autres mollusques bivalves des Quartzites Botella (Ordovicien moyen) de la Zone Centre-Ibérique (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, No. extr. *Homenaje al Prof. J. Truyols*: 229-238.
- JABLONSKI D. & LUTZ R. A. 1980. — Molluscan larval shell morphology. Ecological and paleontological applications, in RHOADS D. C. & LUTZ R. A. (eds), *Skeletal Growth of Aquatic Organisms*. Chapter 9. Plenum Publishing, New York: 323-377.
- KHALFIN L. L. 1958. — [Mollusques lamelibranches de l'Ordovicien du Tchou Ilyiskikh Gor, in Ordovik Kazakhstana, III]. *Akademia Nauk SSSR, Trudy Geologicheskogo Instituta* 9: 139-196 (en russe).
- MANNHEIM R. 1993. — Geodynamic evolution of the Paleozoic Gondwana margin in western Argentina (Famatina system). *2nd International Symposium on Andean Geodynamics*, Oxford: 531-534.
- PANKHURST R., RAPELA C. W., SAAVEDRA J., BALDO E., DAHLQUIST J., PASCUA I. & FANNING C. M. 1998. — The Famatinian magmatic arc in the central Sierras Pampeanas: An Early to Mid-Ordovician continental arc on the Gondwana margin, in PANKHURST R. & RAPELA C. W. (eds), *The Proto-Andean margin of Gondwana*. *Geological Society London, Special Publication* 142: 343-367.
- POJETA J. JR. 1971. — Review of Ordovician Pelecypods. *US Geological Survey Professional Paper* 695, 46 p.
- RONG J. Y., BOUCOT A. J., SU Y.-Z. & STRUSZ D. L. 1995. — Biogeographical analysis of Late Silurian brachiopod faunas, chiefly from Asia and Australia. *Lethaia* 28: 39-60.
- SÁNCHEZ T. M. 1999a. — New late Ordovician (early Caradoc) bivalves from the Sierra de Villicum (Argentine Precordillera). *Journal of Paleontology* 73: 66-76.
- SÁNCHEZ T. M. 1999b. — Caradoc bivalves from the Argentine Precordillera: A local radiation-extinction event. *Geobios* 32: 333-340.
- SÁNCHEZ T. M. 2001a. — Moluscos bivalvos de la Formación Molles (Arenigiano medio), sierra de Famatina, Argentina. *Ameghiniana* 38: 185-193.
- SÁNCHEZ T. M. 2001b. — Bivalvia (Mollusca) de la Formación San Juan (Ordovícico temprano, Precordillera Argentina). *Ameghiniana* 38: 471-475.
- SÁNCHEZ T. M. & BABIN C. 1994. — Los géneros *Redonia* y *Catamarcaia* (Mollusca, Bivalvia) de la Formación Suri (Ordovícico temprano, Oeste de Argentina) y su interés paleobiogeográfico. *Revista Española de Paleontología* 9: 81-90.
- SCHELTEMA R. S. 1977. — Dispersal of marine invertebrate organisms. Paleobiogeographic and biostratigraphic implications, in KAUFFMAN E. G. & HAZEL J. E. (eds), *Concepts and Methods of Biostratigraphy*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania: 73-109.
- SCOTESE C. R. & MCKERROW W. S. 1991. — Ordovician plate tectonics reconstructions, in BARNES C. B. & WILLIAMS S. H. (eds), *Advances on Ordovician geology*. *Geological Survey of Canada, Paper* 90-9: 271-282.
- TOSELLI A. J., SAAVEDRA J., PELLITERO E., ROSSI DE TORELLI J., ACEÑOLAZA F. G. & MEDINA M. E. 1990. — Geoquímica y petrogénesis del volcanismo ordovícico de la Formación Las Planchadas, Sistema de Famatina. *Revista Asociación Geológica Argentina* 45: 313-322.
- WEBBY B. D. 1998. — Steps toward a global standard for Ordovician stratigraphy. *Newsletter in Stratigraphy* 36: 1-33.

Soumis le 31 décembre 2001 ;
accepté le 1^{er} juillet 2002.

ANNEXE

Répertoire des genres de bivalves ordoviciens et de leur répartition géographique et stratigraphique. Abréviations : **Af**, Afghanistan ; **An**, Amérique du Nord ; **Au**, Australie ; **B**, Bohême ; **Bo**, Bolivie ; **Est**, Estonie ; **F**, Sierra de Famatina ; **Ib**, Ibérie ; **Ir**, Irlande ; **K**, Kazakhstan ; **M**, Maroc ; **MA**, Massif Armoricain ; **MN**, Montagne Noire ; **No**, nord-ouest de l'Argentine ; **P**, Précordillère argentine ; **Sc**, Scandinavie ; **Si**, Sibérie ; **Sp**, Spitzberg ; **W**, Pays de Galles ; **i**, Ordovicien inférieur ; **m**, Ordovicien moyen ; **s**, Ordovicien supérieur.

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W	
<i>Actinopterinia</i> Isberg, 1934																x -				s m i
<i>Afghanodesma</i> Termier & Termier, 1971	- - x																			s m i
<i>Ahtioconcha</i> Öpik, 1930						x -														s m i
<i>Aloconcha</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Allodesma</i> Ulrich, 1894		x -								x -						x x -				s m i
<i>Allonychia</i> Ulrich, 1893		x -																		s m i
<i>Ambonychia</i> Hall, 1847		x -	x -						x -							x x -	x -			s m i
<i>Ambonychiopsis</i> Isberg, 1934		x -							x -							x -				s m i
<i>Ananterodonta</i> Babin & Gutiérrez- Marco 1985								- x -												s m i
<i>Anderkenia</i> Khalfin, 1958										x -										s m i
<i>Anomalocoelia</i> Isberg, 1934																x -				s m i
<i>Anomalodonta</i> Miller, 1874		x -																		s m i
<i>Arcodonta</i> Cope, 1999																			- x -	s m i
<i>Arenigomya</i> Cope, 1996																			- - x	s m i
<i>Aristerella</i> Ulrich, 1894		x -																		s m i
<i>Babinka</i> Barrande, 1881				- x -				- x -			- - x	- - x				- x -			- x x	s m i
<i>Brachilyrodesma</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Breviorthonota</i> Krasilova, 1979																	x -			s m i
<i>Byssodesma</i> Isberg, 1934																x -				s m i
<i>Byssonychia</i> Ulrich, 1893		x -																		s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W	
<i>Cadomia</i> Tromelin, 1877								- x -				x -		x -						s m i
<i>Callodonta</i> Isberg, 1934																x -				s m i
<i>Camnantia</i> Cope, 1999																			- x -	s m i
<i>Caritodens</i> Foerste, 1910		x -																		s m i
<i>Cardiolaria</i> Munier-Chalmas, 1876								- x x			- x x	- x x								s m i
<i>Carminodonta</i> Cope, 1996																			- x	s m i
<i>Catamarcaia</i> Sánchez & Babin, 1993							- x													s m i
<i>Celtoconcha</i> Cope, 1996																			- x	s m i
<i>Cleionychia</i> Ulrich, 1892		x -							x -	x -						x -	x -		- x	s m i
<i>Claudeonychia</i> Pojeta, 1997		x -																		s m i
<i>Colpantyx</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- - x																	s m i
<i>Colpomya</i> Ulrich, 1894		x -			x -		- - x		x -									x -		s m i
<i>Concavodonta</i> Babin, 1972									x -			x -				x -				s m i
<i>Concavoleda</i> Sánchez, 1999																x -				s m i
<i>Copidens</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Corallidomus</i> Whitfield, 1893		x -							x -											s m i
<i>Costaledopsis</i> Sánchez, 1990																x -				s m i
<i>Coxiconchia</i> Babin, 1966				- x -	- -			- x -			- x -	- x								s m i
" <i>Ctenodonta</i> " Salter, 1852		x -	x x -	x x x				- x -									x -			s m i
<i>Cuneamya</i> Hall & Whitfield, 1875		x -			- x -					x -							x x -	x -		s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W	
<i>Cuyopsis</i> Sánchez, 1999															X -					s m i
<i>Cycloconcha</i> Miller, 1874		X -							X -											s m i
<i>Cymatonota</i> Ulrich, 1893		X -																	X -	s m i
<i>Cyrtodonta</i> Billings, 1858		X -	- x -						X -	X -						X -	X -		- - x	s m i
<i>Cyrtodontula</i> Tomlin, 1931		X -	X - x					- x -								X -	X -		- - x	s m i
" <i>Deceptrix</i> " Fuchs, 1919		X -	X -						X -			X -				X -	X -		X -	s m i
<i>Denticelox</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Dipleurodonta</i> Isberg, 1934																X -				s m i
<i>Dystactella</i> Hall & Whitfield, 1872																X -				s m i
<i>Dulcineaia</i> Babin & Gutiérrez- Marco, 1991								- x -												s m i
<i>Ectenocardiomorpha</i> Isberg, 1934																X -				s m i
<i>Ekaterodonta</i> Babin, 1982								- x -					- - x							s m i
<i>Emiliana</i> Sánchez, 1999															X -					s m i
<i>Eritropis</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																- x -	s m i
<i>Eurymyella</i> Williams, 1912																X -				s m i
<i>Eurymya</i> Ulrich, 1894		X -															X -		- - x	s m i
<i>Falcatodonta</i> Cope, 1996																			- - x	s m i
<i>Famatinadonta</i> Sánchez, 2001							- - x													s m i
<i>Fidera</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			x - -																	s m i
<i>Fortowensia</i> Cope, 1996																			- - x	s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W			
<i>Glyptarca</i> Hicks, 1873																				- x x	s m i	
<i>Glyptonychia</i> Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977			- x -																		s m i	
<i>Goniophora</i> Phillips, 1848		x -						- x -	x -							x -	x -			x -	s m i	
<i>Goniophorina</i> Isberg, 1934					- x		- x			x -				- x		x -	x -				s m i	
<i>Heikea</i> Isberg, 1934																x -					s m i	
<i>Hemiconcavodonta</i> Sánchez, 1999															x -						s m i	
<i>Hemiprionodonta</i> Cope, 1996								- x -				- x -									s m i	
<i>Inaequidens</i> Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977			x x -																		s m i	
<i>Ischyrodonta</i> Ulrich, 1890		x -																			s m i	
<i>Johnmartinia</i> Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977			- x -																		s m i	
<i>Leconychia</i> Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977			- x -																		s m i	
<i>Leptodesma</i> Hall, 1883																- x -					s m i	
<i>Lophoconcha</i> Pojeta & Gilbert-Tomlinson, 1977			- x -																		s m i	
<i>Lyrodesma</i> Conrad, 1841		x -			x -			x -	x -			x -								x -	s m i	
<i>Maryonychia</i> Pojeta, 1966		x -																			s m i	
<i>Matheria</i> Billings, 1858		x -																			s m i	
<i>Modiolodon</i> Ulrich, 1893		x -															x -			- x -	s m i	
<i>Modiolopsis</i> Hall, 1847		x -	- x -					x x x	x -			x -	- -		x -	x x				- x -	s m i	
<i>Moridunia</i> Cope, 1996																					- - x	s m i
<i>Myodakryotus</i> Tunnicliff, 1987																					x -	s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W		
<i>Myoplusia</i> Neumayr, 1884				X X -				X X -				X X -								X X -	s m i
<i>Mytilarca</i> Hall & Whitfield, 1869												- X -				X - -					s m i
<i>Natasia</i> Sánchez, 1995					- - X									- - X							s m i
<i>Neofordilla</i> Krasilova, 1977																	X - -				s m i
<i>Noradonta</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- X -											- - X							s m i
<i>Notonychia</i> Sánchez, 2001							- - X														s m i
<i>Nuculites</i> Conrad, 1841		X - -	- X -					- - X	X - -	X - -		- - X				X - -	X - -				s m i
<i>Opisthoptera</i> Meek, 1872		X - -																			s m i
<i>Ortonella</i> Ulrich, 1893		X - -															X - -				s m i
<i>Orthodesma</i> Hall & Whitfield, 1875		X - -																	X - -		s m i
<i>Orthonota</i> Conrad, 1841		X - -																			s m i
<i>Ovatoconcha</i> Cope, 1996																				- - X	s m i
<i>Palaeoconcha</i> Miller, 1889		X - -													X - -						s m i
<i>Palaeoneilo</i> Hall & Whitfield, 1873			X X -												X - -						s m i
<i>Palaeopteria</i> Whiteaves, 1897		X - -																		- - X	s m i
<i>Palaeosolen</i> Hall, 1885																X - -					s m i
<i>Parallelodus</i> Branson, 1909		X - -																		- - X	s m i
<i>Paramytilarca</i> Isberg, 1934																X - -					s m i
<i>Paramodiola</i> Isberg, 1934																X - -					s m i
<i>Paraphtonia</i> Khalfin, 1958										X - -								X - -			s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W		
<i>Paulinea</i> Cope, 1996																				- x	s m i
<i>Pensarnia</i> Cope, 1996																				- x	s m i
<i>Pharcidoconcha</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- - x																		s m i
<i>Pholadomorpha</i> Foerste, 1914		x - -																			s m i
<i>Plethocardia</i> Ulrich, 1892		x - -															x - -				s m i
<i>Plicatomorpha</i> Krasilova, 1979																	x - -				s m i
<i>Præanomalous</i> Isberg, 1934																x - -					s m i
<i>Praeleda</i> Pfab, 1934				- x -								- x -								- x x	s m i
<i>Praenucula</i> Pfab, 1934		x - -		- x -				x x x	x - -		- x x	- x x			x - -	x - -					s m i
<i>Prolobella</i> Ulrich, 1894		x - -																			s m i
<i>Pseudarca</i> Tromelin & Lebesconte, 1875												x - -								x - -	s m i
<i>Pseudocolpomya</i> Ulrich, 1894		x - -																			s m i
<i>Psiloconcha</i> Ulrich, 1893		x - -															x - -				s m i
<i>Psilonychia</i> Ulrich, 1893		x - -															x - -				s m i
<i>Pterinea</i> Goldfuss, 1832		x - -	x - -								x - -										s m i
<i>Pteronitina</i> Khalfin, 1950										x - -											s m i
<i>Pteronychia</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																		s m i
<i>Ptychodesma</i> Hall & Whitfield, 1872		x - -		x - -													x - -				s m i
<i>Redonia</i> Rouault, 1851				- x -	- - x		- - x	- x x			- x x	- x x	- - x							- x -	s m i
<i>Rhytimya</i> Ulrich, 1893		x - -															x - -				s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W	
<i>Runnegaria</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Saffordia</i> Ulrich, 1894		x - -														x - -	x - -			s m i
<i>Semicorallidomus</i> Isberg, 1934		x - -							x - -							x - -				s m i
<i>Shaninopsis</i> Isberg, 1934																x - -				s m i
<i>Sibiroctenia</i> Krasilova, 1976																	x - -			s m i
<i>Similodonta</i> Soot-Ryen, 1964		x - -		- x -					x - -							- x -			x - -	s m i
<i>Sphenosolen</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Sthenodonta</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- x -																	s m i
<i>Suria</i> Sánchez, 1997							- x													s m i
<i>Synek</i> Barrande, 1881				x - -																s m i
<i>Tancrediopsis</i> Beushausen, 1895		x - -								x - -						x - -	x - -		- x -	s m i
<i>Thoralia</i> Morris, 1980													- - x							s m i
<i>Thorslundia</i> Isberg, 1934																x - -				s m i
<i>Tironucula</i> Morris & Fortey, 1976																		- x -		s m i
<i>Trigonoconcha</i> Sánchez, 1999															x - -					s m i
<i>Tromelinodonta</i> Babin, 1982												- - x								s m i
<i>Vanuxemia</i> Billings, 1858		x - -							x - -	x - -						x - -			x - -	s m i
<i>Villicumia</i> Sánchez, 1999															x - -					s m i
<i>Vlasta</i> Barrande, 1881		x - -																		s m i
<i>Warburgia</i> Isberg, 1934																x - -				s m i

GENRES	Af	An	Au	B	Bo	Est	F	Ib	Ir	K	M	MA	MN	No	P	Sc	Si	Sp	W	
<i>Whiteavesia</i> Ulrich, 1893		x - -													x - -		x - -			s m i
<i>Whitella</i> Ulrich, 1890		x - -																		s m i
<i>Xestoconcha</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			- - x																- - x	s m i
<i>Zeehania</i> Pojeta & Gilbert- Tomlinson, 1977			x - -																	s m i

Nombre total de genres : 144

Nombre total de genres exclusifs : 115

Pourcentage total d'exclusifs : 79,86 %