Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 102 (1993): 283–319
Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam

La présence de fossiles marins dans le Crétacé terminal des Andes centrales et ses conséquences paléogéographiques

Mireille Gayet[a], Thierry Sempere[b], Henri Cappetta[c], Etienne Jaillard[d] et Alain Lévy[e]

[a] *URA 11 du CNRS, Centre des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard - Lyon I, 27-43 bd du 11 novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France*

[b] *Orstom (UR 1H) et Département de Géologie Sédimentaire, Université Pierre et Marie Curie, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France*

[c] *URA 327 du CNRS, Institut des Sciences de l'Evolution, Laboratoire de Paléontologie, U.S.T.L., place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France*

[d] *Orstom (UR 1H) et Institut Dolomieu, 15 rue Maurice-Gignoux, 38031 Grenoble cedex, France*

[e] *URA 1315 du CNRS, Laboratoire de Stratigraphie, Université Pierre-et-Marie-Curie, 4 place Jussieu, 75252 Paris cedex 05, France*

(Received July 1, 1992; revised and accepted February 5, 1993)

ABSTRACT

Gayet, M., Sempere, T., Cappetta, H., Jaillard, E. et Lévy, A., 1993. La présence de fossiles marins dans le Crétacé terminal des Andes centrales et ses conséquences paléogéographiques. [The occurrence of marine fossils in the latest Cretaceous of the central Andes and its palaeogeographic implication]. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 102: 283–319.

The Maastrichtian deposits (late Campanian? to early Danian?) of the central Andes comprise three transgressive–regressive sequences. In Bolivia (El Molino Formation) they have yielded diverse terrestrial, brackish-water or marine fossils, which make it possible to define the depositional environments at their exact stratigraphic position. Marine-influenced transgressive facies are by far the best developed in the first sequence.

Among the vertebrates, five groups of fishes are restricted, with some rare exceptions, to marine environments. Some other fish families, genera or species, are known to occur both in freshwater, brackish and marine environments and therefore provide no precise environmental indications.

Among the invertebrates, echinoids, serpulids, foraminifera and some pelecypods and gastropods attest to a marine-influenced environment, which may however have experienced periodic salinity variations. The other pelecypods and gastropods generally indicate freshwater environments. The ostracods, often ubiquitous, only provide paleoecologic indications when they constitute oligospecific shell beds, suggesting abnormally low salinity values.

Calcispheres and dinoflagellates indicate a stronger marine influence. Charophytes, especially when abundant, suggest a lacustrine environment. Because of their stratigraphic and paleogeographic positions, stromatolites may indicate intertidal to supratidal environments.

The fossils most likely of marine origin generally occur in the transgressive lower parts of the three sequences, where marine oolites and glauconite are also observed. The often endemic nature of the marine assemblages, the common occurrence of dwarfism and the lack of true nektonic forms suggest that most part of the basin was permanently rather shallow and subjected to important, frequent and/or local, salinity variations. The freshwater fishes appear to be reworked and dissociated in the marine levels, but are better preserved in the mainly continental upper parts of the sequences. Marine fossils are rare in the upper sequence.

These data contradict with interpretations which suggest that the central Andean Senonian deposits are exclusively terrestrial. Given other paleogeographic constraints, we propose that Maastrichtian sedimentation took place in a wide, elongated, subsident basin, forming the eastern foreland of the paleo-Andes and showing a "cul-de-sac" shape in the south. This restricted basin was periodically connected with the open sea through present-day Venezuela. The salinity of its southern part, situated far from the basin mouth, was shallow and affected by fresh water from inflowing rivers.

RÉSUMÉ

Les dépôts maastrichtiens (Campanien terminal? à Danien inférieur?) des Andes centrales comprennent trois séquences transgressives–régressives. Ils ont livré en Bolivie (Formation El Molino) des fossiles variés, continentaux, saumâtres ou marins,

0031-0182/93/$06.00 © 1993 — Elsevier Science Publishers B.V. All rights reserved.

Fonds Documentaire ORSTOM
010019740

Fonds Documentaire ORSTOM
Cote : B* 19740 Ex : unique

dont l'étude permet de préciser les milieux de dépôt, à condition de les replacer à leur niveau stratigraphique précis. Les faciès transgressifs témoignant d'une influence marine sont de loin le mieux développés dans la première séquence.

Parmi les poissons, très nombreux, cinq groupes sont, à quelques rares exceptions près, quasiment inféodés aux eaux marines. Les autres poissons présents sont connus, selon les familles, genres ou espèces, comme des formes d'eaux douces, saumâtres ou marines, et n'apportent pas d'indication précise pour la reconnaissance des milieux. Parmi les invertébrés, des échinoïdes, des serpules, des foraminifères, certains bivalves et gastéropodes plaident en faveur d'un milieu marin, pouvant néanmoins avoir montré des salinités anormales. D'autres groupes de bivalves et de gastéropodes indiquent normalement des milieux plutôt continentaux. Les ostracodes, plus ubiquistes, n'apportent d'indications paléoécologiques que quand ils constituent des lumachelles oligospécifiques, suggérant des salinités anormalement faibles ou nulles. Calcisphères et dinoflagellés indiquent une plus grande influence thalassique. Les charophytes, surtout lorsqu'elles sont abondantes, suggèrent un environnement lacustre. Les stromatolithes pourraient s'être développés lors de l'établissement de conditions très particulières, et/ou, du fait de leurs positions stratigraphiques et paléogéographiques, peut-être dans des milieux intertidaux à supratidaux.

Les fossiles sûrement ou très probablement marins n'apparaissent en général que dans les parties transgressives des trois séquences, où l'on note aussi des oolithes marines et de la glauconie. Les niveaux témoignant d'influence marine peuvent néanmoins voisiner avec des niveaux à caractères plus continentaux. Le caractère souvent endémique des associations marines, les phénomènes fréquents de nanisme et l'absence de formes vraiment nectiques suggèrent que le bassin était en permanence peu profond et soumis à des variations de salinité importantes, fréquentes et/ou locales. Les poissons d'eau douce apparaissent remaniés et dissociés dans les niveaux marins, mais mieux conservés dans les niveaux supérieurs, surtout continentaux, des séquences. On note la rareté des fossiles marins dans la séquence supérieure. L'ensemble de ces données réfute les interprétations selon lesquelles les dépôts sénoniens des Andes centrales seraient exclusivement continentaux. En tenant compte des autres données paléogéographiques, nous proposons que le dépôt du Maastrichtien a eu lieu dans un vaste bassin allongé, subsident, bordant à l'est les paléo-Andes en voie de surrection et fermé en doigt-de-gant au sud. Ce bassin restreint communiquait périodiquement avec la mer ouverte au niveau du Vénézuela actuel, et sa partie sud, éloignée et peu profonde, était plus ou moins dessalée par les cours d'eau qui s'y jetaient.

Introduction

La Formation El Molino de Bolivie est l'une des unités stratigraphiques d'âge maastrichtien des Andes centrales. Elle présente de remarquables similitudes de faciès, de faune et de flore avec des unités de même âge affleurant dans le Sud péruvien, le Nord-Ouest argentin et le Nord chilien. Il est admis que toutes ces unités se sont déposées dans le même bassin (Fig. 1), lequel est étudié depuis une trentaine d'années en particulier en Bolivie et en Argentine (Lohmann et Branisa, 1962; Branisa et al., 1964; Moreno, 1970; Castaños et al., 1975; Marquillas, 1984, 1985, 1986; Marquillas et al., 1984; Riccardi, 1987; Sempere et al., 1987, 1988; Jaillard et Sempere, 1989; Sempere, 1990, sous presse; Gayet et al., 1991; Jaillard et al., sous presse). Le Maastrichtien des Andes centrales est généralement très fossilifère, mais, pour l'instant, ce sont surtout les poissons qui sont les mieux connus (Schaeffer, 1963; Benedetto et Sánchez, 1972; Cappetta, 1975, 1991; Cione, 1977, 1986, 1987; Cione et Laffite, 1980; Cione et Pereira, 1985; Cione et al., 1985; Gayet, 1982a–c, 1986, 1988a, b, 1990, 1991; Muizon et al., 1983, 1984; Marshall et al., 1985; Gayet et Meunier, 1991; Schultze, 1991a, b; Meunier et Gayet, 1993).

La question de l'environnement de dépôt de la Formation El Molino et de ses équivalents a fait l'objet de quelques débats. La présence, entre autres, de sélaciens et d'actinoptérygiens marins, ainsi que de foraminifères et de mollusques marins, suggérait que le dépôt du Maastrichtien centro-andin était, au moins en partie, intervenu dans un environnement marin restreint et peu profond (Frenguelli, 1930, 1936; Moreno, 1970; Cappetta, 1975; Castaños et al., 1975). Des paléontologues (e.g. Fritzsche, 1924; Schaeffer, 1963; Branisa et al., 1964; Benedetto et Sánchez, 1972) signalaient dès les premières études que faune et flore ne présentaient pas un aspect franchement marin. Par ailleurs, des études sédimentologiques détaillées ont insisté sur le caractère particulier et l'aspect confiné du paléoenvironnement (Marquillas, 1984, 1985, 1986). Cependant, des interprétations d'un environnement en permanence lacustre ont été proposées (Palma, 1986; Camoin et al., 1991). Elles ont été réfutées par un rappel sommaire des principales données (Gayet et al., 1992a).

Dans le cadre de ce débat, nous passons ici en revue l'information concernant le Maastrichtien centro-andin et présentons des données inédites récemment obtenues en les replaçant dans leur contexte stratigraphique. Enfin, nous en tirons des

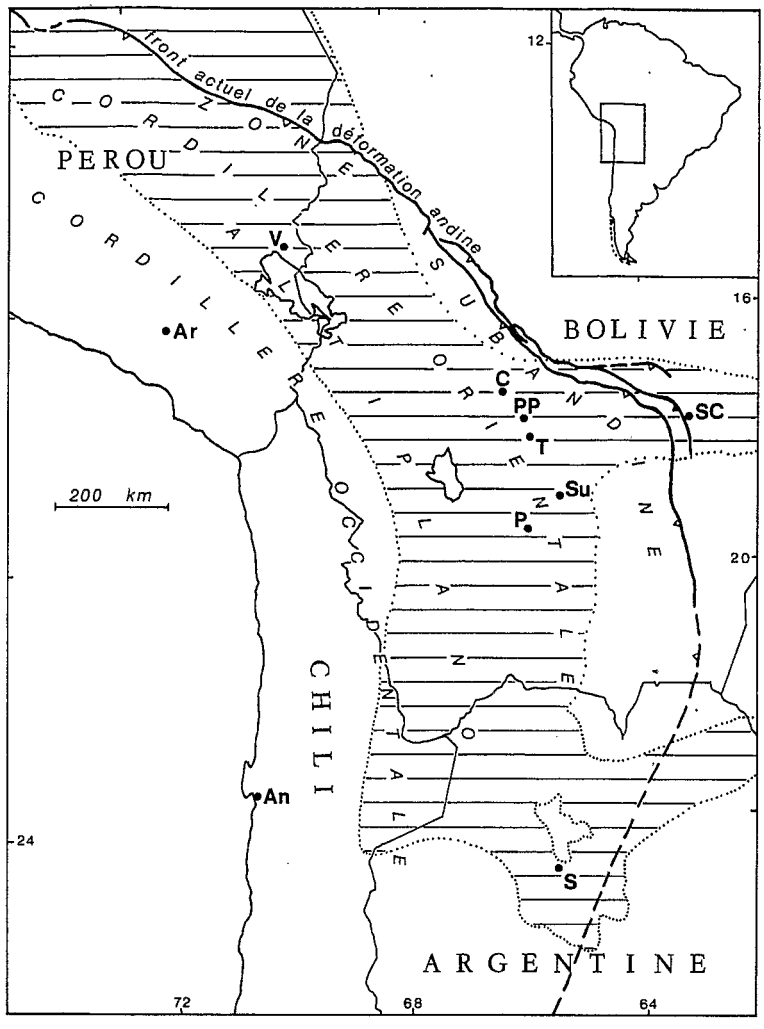

Fig. 1. Carte de localisation de la région étudiée. Localités: *An*= Antofagasta, *Ar*= Arequipa, *C*= Cochabamba, *P*= Potosí, *PP*= Pajcha Pata, *S*= Salta, *SC*= Santa Cruz, *Su*= Sucre, *T*= Torotoro, *V*= Vilquechico. La zone hachurée horizontalement représente l'extension approximative des dépôts sédimentaires maastrichtiens du bassin centro-andin; la ligne pointillée qui la délimite se compose de points plus ou moins espacés en fonction du degré de précision dans la connaissance de cette limite (à noter que, dans le domaine déformé, certaines failles cénozoïques en ont modifié la géométrie initiale).

Fig. 1. Map of the study area. Localities: *An*= Antofagasta, *Ar*= Arequipa, *C*= Cochabamba, *P*= Potosí, *PP*= Pajcha Pata, *S*= Salta, *SC*= Santa Cruz, *Su*= Sucre, *T*= Torotoro, *V*= Vilquechico. Horizontally-hatched area: approximate extension of Maastrichtian sedimentary deposits in the central Andean basin; the boundary line is dotted according to the degree of precision in knowledge of its extent (note that, in the deformed area, some Cenozoic faults have modified the initial geometry of this boundary).

conclusions d'ordre paléogéographique. Il nous paraît important de souligner d'ores et déjà que chacune des considérations paléoécologiques qui suivent doit être rapportée *exclusivement* au niveau fossilifère auquel il est implicitement fait référence.

Les attributions chronologiques utilisées dans cet article sont celles proposées par Sempere (sous presse). Les localités boliviennes sont décrites ou révisées dans Gayet et al. (1991).

Cadre stratigraphique, sédimentologique et géotectonique de la Formation El Molino (Bolivie)

La Formation El Molino fait partie du Groupe Puca (Steinmann, 1906), d'âge Jurassique terminal

à Paléocène (Sempere et al., 1988), lequel s'est déposé dans la partie bolivienne du bassin centro-andin. Ce bassin, principalement continental en Bolivie, couvrait initialement une immense surface (environ 500,000 km^2, voire plus) et s'est ouvert périodiquement, au moins à partir du Cénomanien, vers un domaine marin situé au Nord-Nord-Ouest (Sempere et al., 1987, 1988; Jaillard et Sempere, 1989; Sempere, 1990, sous presse).

Le Sénonien–Paléocène, qui comprend essentiellement les formations Aroifilla (Coniacien), Chaunaca (Santonien–Campanien), El Molino (Campanien terminal–Danien inférieur) et Santa Lucía (Danien supérieur–Thanétien), s'y distingue plus particulièrement du fait de ses faciès en majorité pélitiques et de ses fortes épaisseurs (Fig. 2). Il s'est déposé dans la partie orientale (distale) du bassin d'avant-pays des paléo-Andes, suite à l'établissement de conditions compressives sur la marge andine, approximativement à la limite Turonien–Coniacien (Jaillard, sous presse; Sempere, sous presse). Ce changement de régime géodynamique semble correspondre à des modifications intervenues dans les conditions générales de la subduction. Le raccourcissement et la surcharge tectoniques ainsi initiés ont généré une subsidence importante dans le bassin centro-andin, qui s'est alors mis à jouer le rôle de bassin d'avant-pays associé aux paléo-Andes. Si la Formation Chaunaca témoigne d'une subsidence modérée et donc d'une stabilisation de la charge tectonique, la base de la Formation El Molino enregistre une accélération notable de la subsidence, qui est interprétée comme l'effet d'une réactivation importante du raccourcissement paléo-andin à l'Ouest (Sempere, sous presse).

Les formations Aroifilla, Chaunaca et Santa Lucía se composent essentiellement de pélites rouges épaisses, localement riches en évaporites (gypse; anhydrite transformée en gypse; nombreuses empreintes de cristaux de halite), et se sont déposées dans des environnements alluviaux à lacustres, parfois de type "playa-lake" (Sempere et al., 1988; Jaillard et Sempere, 1989; Sempere, sous presse). Deux minces niveaux composés d'alternances de marnes vertes, de calcaires en bancs minces, de laminites noires très riches en matière organique et de dolomies jaunes s'intercalent cependant dans la Formation Chaunaca (Fig. 2) et se suivent jusqu'au Pérou où ils renferment une faune marine (Jaillard et al., sous presse). En Bolivie, le plus ancien de ces niveaux, d'âge santonien (Pérez, 1987; Jaillard et Sempere, 1989), a fourni de nombreux Mytilidae considérés comme indicateurs de conditions marines peu profondes (Branisa et al., 1966) et des poissons Eotrigonodontidae (M.G., inédit) connus de par le monde en milieu marin exclusivement. La Formation Santa Lucía, d'âge Danien supérieur–Thanétien, s'est déposée en milieu continental, partiellement lacustre, et n'a fourni aucune faune pouvant être interprétée comme marine.

La Formation El Molino contraste fortement avec ces unités sous- et sus-jacentes. Elle se compose en effet de marnes et pélites vertes (prédominantes) à noires, localement bariolées à brun-violacé, dans lesquelles s'intercalent de minces bancs calcaires de grain variable, fin à grossier, dont certains, granoclassés, ont apparemment été déposés par des courants turbides. Toutefois, la base de l'unité comprend surtout des grès blancs calcaires, des grainstones oolithiques, des boundstones stromatolithiques et des marnes laminées noires, parmi lesquels s'intercalent des marnes vertes. Cette partie inférieure de la Formation El Molino, indubitablement déposée en milieu aqueux, surmonte le sommet riche en paléosols de la Formation Chaunaca et traduit inconstestablement l'établissement d'un corps d'eau sur ce substrat. Malgré son épaisseur bien plus forte, la Formation El Molino présente un aspect similaire à celui des deux minces niveaux transgressifs intercalés dans la Formation Chaunaca et attribués, respectivement, au Santonien inférieur et au Campanien moyen (Jaillard et Sempere, 1989; Sempere, sous presse).

La Formation El Molino se compose (Fig. 3) de trois grandes séquences désignées comme ses membres inférieur, médian et supérieur (Gayet et al., 1991; Sempere, sous presse). Les parties inférieures des deux premières séquences, et la séquence supérieure dans sa totalité, présentent des faciès transgressifs caractérisés, entre autres, par des marnes noires à vertes et des calcaires plus abondants qui peuvent livrer des fossiles marins. Les parties supérieures des séquences inférieure et méd-

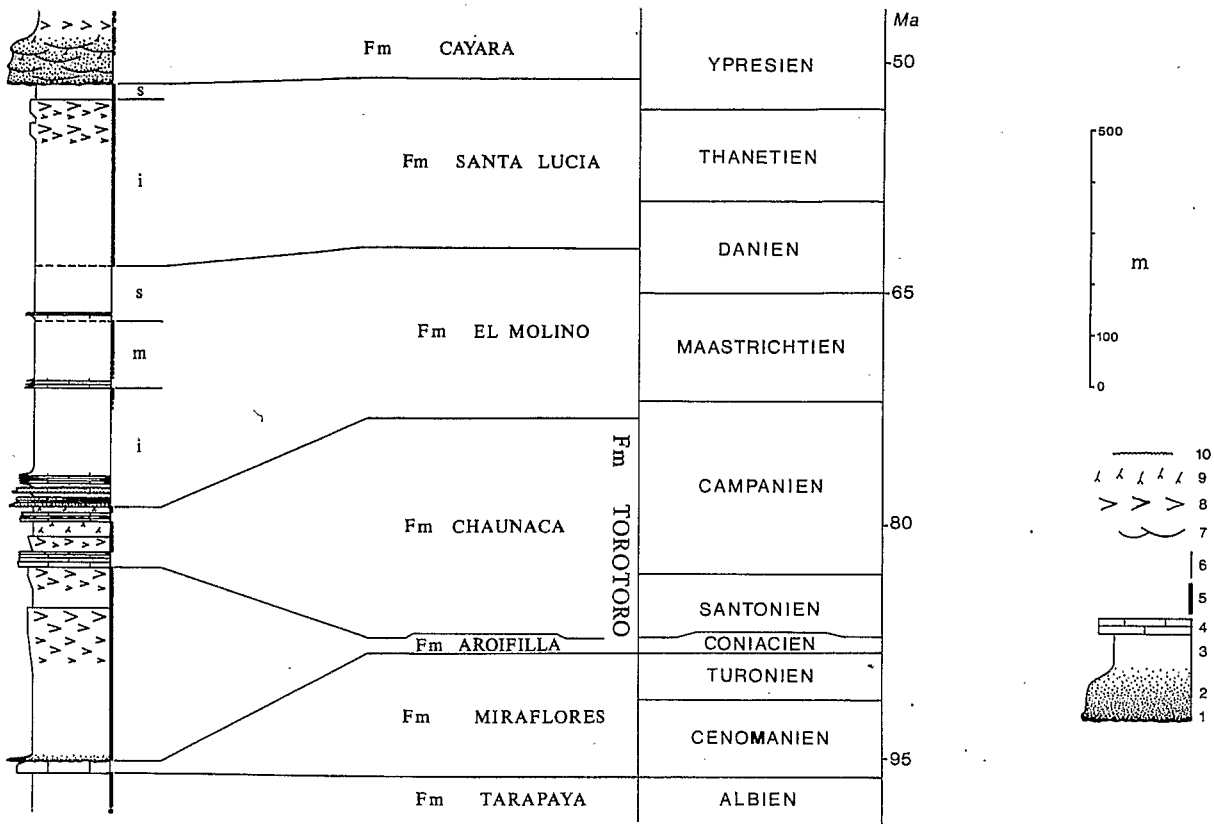

Fig. 2. Section stratigraphique de Potosí (synclinal de Miraflores, route de Potosí à La Palca et Cayara). Abbréviations: *Fm*= formation, *i*= inférieur, *m*= médian, *s*= supérieur. Symboles lithologiques: *1*= conglomérats et grès conglomératiques, *2*= grès, *3*= pélites (y compris marnes), *4*= carbonates (principalement calcaires), *5*= couleur à dominante rouge, *6*= couleur à dominante verte (ou grise), *7*= chenaux, *8*= gypse, *9*= traces de racines, *10*= niveaux stromatolithiques. Les attributions chronologiques suivent Sempere (sous presse), mais pourraient être modifiées par des données nouvelles.

Fig. 2. Stratigraphic section at Potosí (Miraflores syncline, road from Potosí to La Palca and Cayara). Abbreviations: *Fm*= formation, *i*= lower, *m*= middle, *s*= upper. Lithologic symbols: *1*= conglomerates and conglomeratic sandstones, *2*= sandstones, *3*= mudrocks, *4*= carbonates (mainly limestones), *5*= predominant reddish colour, *6*= predominant greenish (or greyish) colour, *7*= channels, *8*= gypsum, *9*= rooted beds, *10*= stromatolitic levels. Chronology after Sempere (in press), but might be modified by new data.

iane sont régressives et laissent apparaître des faciès bariolés à violacés ou brun-rougeâtre qui ne livrent pas de fossiles marins; certains de ces niveaux sont probablement d'origine lacustre, tandis que d'autres représentent des paléosols, plus ou moins bien développés. La séquence supérieure passe rapidement, mais graduellement, à la Formation Santa Lucía sus-jacente, dont la partie inférieure est généralement d'origine lacustre. C'est dans la séquence inférieure que les faciès transgressifs sont, de loin, le mieux développés.

D'abondants niveaux à fentes de dessiccation ou de synérèse soulignent localement la fréquence de conditions émergentes à sub-émergentes et donc la faible profondeur souvent atteinte par la tranche d'eau. Cependant, les paléosols semblent extrêmement rares dans les parties transgressives de la Formation El Molino, en dehors des localités situées en bordure de bassin; ceci contraste avec le sommet de la Formation Chaunaca, riche en paléosols dans tout le bassin.

Les oolithes, très fréquentes dans la majorité des niveaux calcaires de la Formation El Molino, indiquent un milieu calme et protégé (Strasser,

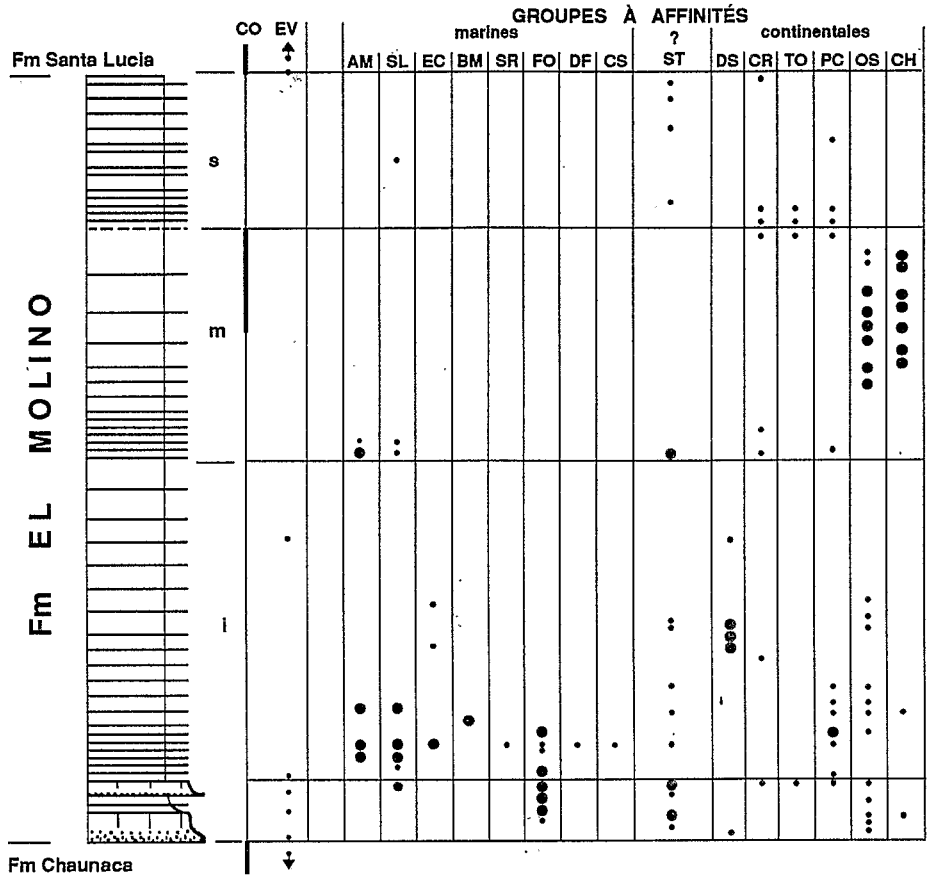

Fig. 3. Répartition schématique des principaux groupes fossiles dont la position stratigraphique exacte nous est connue, dans les formations El Molino, Bolivie (d'après Gayet et al., 1991) et Vilquechico supérieure, Pérou (d'après Jaillard et al., sous presse). Les données proviennent de 33 localités, de l'axe du bassin à ses bordures, et l'équivalence exacte des niveaux fossilifères figurés en regard est parfois incertaine. Les proportions entre les épaisseurs des trois séquences sont rendues approximativement (l'épaisseur totale de la Formation El Molino est généralement comprise entre 60 et 600 m). Abbréviations: *Fm*= Formation, *i*= séquence inférieure, *m*= séquence médiane, *s*= séquence supérieure; *AM*= actinoptérygiens marins, *BM*= bivalves marins, *CH*= charophytes, *CO*= couleur (trait gras: tons rouges dominants; trait maigre: tons verts dominants), *CR*= crocodiles (mais incluant les Dyrosauridae, généralement marins), *CS*= calcisphères, *DF*= dinoflagellés marins, *DS*= dinosaures (pistes et dent), *EC*= échinodermes, *EV*= traces d'évaporites, *FO*= foraminifères, *OS*= ostracodes, *PC*= poissons continentaux, *SL*= sélaciens, *SR*= serpules, *ST*= stromatolithes, *TO*= tortues. La lithologie est représentée schématiquement (voir Fig. 2).

Fig. 3. Schematic distribution of main fossil groups, for which the precise stratigraphic position is known, in the El Molino, Bolivia (after Gayet et al., 1991) and upper Vilquechico, Peru (after Jaillard et al., in press) formations. Data are compiled from 33 basinal to marginal localities, and the exact correlation of fossiliferous levels, as suggested in the figure, may be uncertain. Thicknesses of the three sequences are approximate (total thickness of the El Molino Formation generally varies between 60 and 600 m). Abbreviations: *Fm*= Formation, *i*= lower sequence, *m*= middle sequence, *s*= upper sequence; *AM*= marine actinopterygians, *BM*= marine pelecypods, *CH*= charophytes, *CO*= colour (thick line: red tones dominant; thin line: green tones dominant), *CR*= crocodiles (including however the mostly marine Dyrosauridae), *CS*= calcispheres, *DF*= marine dinoflagellates, *DS*= dinosaurs (trackways and tooth), *EC*= echinoids, *EV*= traces of evaporites, *FO*= foraminifera, *OS*= ostracods, *PC*= continental fishes, *SL*= selachians, *SR*= serpulids, *ST*= stromatolites, *TO*= turtles. Lithology is schematic (see Fig. 2).

1986; P. Bernier, Université de Lyon, France: com. pers., 1991). Ainsi, à Agua Clara 2 (Tableau 1), de très nombreuses oolithes d'origine bactérienne, au nucleus très souvent constitué par un fragment d'ostracode, sont présentes dans les bancs à faune marine (Fig. 4) et sont caractérisées par une seule couche corticale épaisse et fibroradiée, indice d'une faible salinité. Par ailleurs, des phénomènes de

TABLEAU 1

Localités fossilifères de la Formation El Molino selon leur position stratigraphique dans cette unité (d'après Gayet et al., 1991).

TABLE 1

Fossiliferous localities of the El Molino Formation arranged by stratigraphic occurrence in this rock unit (after Gayet et al., 1991).

FORMATION MIRAFLORES (Cénomanien) Macha	**Membre moyen** Hotel Cordillera 2 Huarachani Rancho Hoyada 2 (Quebrada Texisca) Tiupampa 1 Torotoro 6 (Río Cuchira Waykho) Vilcapujio (Wila Apacheta) **Membre supérieur** Calazaya Cayara (Cerro Muyurina) Estancia Blanco Rancho La Placa 3 Pajcha Pata 2 Río Moile Tiupampa 2 (Río Puracani) Torotoro 7
FORMATION AROIFILLA (Coniacien) Calerías	
FORMATION CHAUNACA (Santonien-Campanien) Agua Clara 1 La Palca 1	
FORMATION EL MOLINO (Campanien terminal-Danien inférieur) **Membre inférieur** Agua Clara 2 Cayara Chocaya (Río Angosto) Hotel Cordillera 1 (Saytu Jokhu) La Palca 2 Pajcha Pata 1 Parotani (= Santiváñez) Río Flora Sayari Sevaruyo Torotoro 1 (Cerro Llama Chaqui) Torotoro 2 (Grotte d'Uma Jalanta) Torotoro 3 (Chemin d'Uma Jalanta) Torotoro 4 ("pista de danzas") Torotoro 5 (niveau à Sélaciens) Vila Vila 1	**Membre indéterminé** Arapampa Camargo Chullpa Khasa Jay-Jay Serpa Tambo Colorado Tomave Tacuatambotini Torotoro 8 (Cruz Khasa)
	FORMATION SANTA LUCIA (Danien supérieur-Thanétien) Chaupi Khocha Estancia Blanco Rancho 2 Maragua Pajcha Pata 3 Tiupampa 3 Tiupampa 4 (Criadero de Loro) Torotoro 9 Vila Vila 2

dissolution, observés chez certaines d'entre elles, indiquent l'intervention de phénomènes d'altération en milieu marin. A Torotoro 6, une section réalisée dans la roche entourant un salmoniforme longirostre (Ichthyotringoidei) montre des oolithes à plusieurs couches séparées, provenant d'un milieu margino-littoral de faible énergie. Enfin, la présence de glauconie, sous réserve que ce minéral ne soit pas remanié, plaide en faveur d'un environnement marin à Agua Clara 2.

Les évaporites sont très rares dans la Formation El Molino, ce qui contraste encore une fois avec les unités sous- et sus-jacentes. En effet, dans toute la partie bolivienne du bassin (une cinquantaine de localités ont été visitées), on ne connaît pour l'instant que quelques efflorescences salées sur des

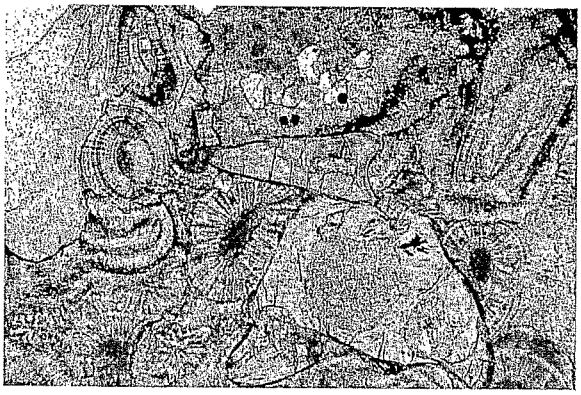

Fig. 4. Lames minces réalisées à Agua Clara 2, montrant des oolithes bactériennes monocorticales à nucleus formé d'un fragment d'ostracode (certaines oolithes montrent des phénomènes de dissolution).

Fig. 4. Thin section of sample from Agua Clara 2, showing bacterial monocortical oolites, the nucleus of which is an ostracod fragment (some oolites show dissolution phenomena).

bancs calcaires, un banc gréseux à gypse nodulaire calcitisé (microscopique; J.M. Rouchy, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris: com. pers., 1990), un filonnet plurimillimétrique de gypse secondaire à Potosí, un mince niveau à gypse secondaire à Agua Clara 2, un niveau à empreintes de cubes de halite dans les environs de Sucre et un horizon gypseux (ou à pseudomorphes de gypse) au contact avec la Formation Santa Lucía dans la région de Cochabamba. Des efflorescences de gypse sont en outre localement abondantes sur les affleurements de pélites riches en matière organique; elles sont dues de toute évidence à l'altération de la pyrite disséminée dans cette lithologie.

La Formation El Molino renferme d'assez nombreux niveaux tuffacés, blancs à verts, dont certains sont en voie de datation. Les traces d'évaporites étant très rares, il est probable que les quelques smectites magnésiennes signalées par Camoin et al. (1991) proviennent de l'altération de produits volcaniques (J.F. Deconinck, Université de Lille, France: com. pers. à T.S., 1991).

Dans les autres régions des Andes centrales, la Formation El Molino a pour équivalents:

—dans la Zone Subandine de la région de Santa Cruz (Bolivie), tout ou partie de la Formation Cajones (voir Sempere, sous presse);

—dans la région de Bolivie située au nord du lac Titicaca, la Formation Ococoya (Sempere et al., 1988);

—dans la région adjacente du Sud péruvien, la Formation Vilquechico *supérieure* (Jaillard et al., sous presse);

—dans le Nord chilien (Región de Antofagasta), les couches de Quebrada Blanca de Poquis, la partie tout à fait basale de la Formation Pajonales, et très probablement la partie basale de la Formation Tonel du Groupe Purilactis (Sempere et Marshall, sous presse);

—dans le Nord-Ouest argentin, les formations Lecho, Yacoraite, Olmedo et Tunal, ainsi que leurs équivalents (Salfity et Marquillas, 1986; Sempere et al., 1987).

Faune et flore: inventaire et interprétation paléoécologique

La Formation El Molino et ses équivalents péruviens et argentins renferment des reptiles (dinosaures, crocodiles et tortues), des poissons, des échinides, des ostracodes, des mollusques (gastéropodes et bivalves), des serpulidés, des foraminifères, des stromatolithes, des dinoflagellés, des calcisphères et des charophytes, irrégulièrement répartis selon les niveaux et provenant, en Bolivie, de 40 localités (Gayet et al., 1991) (Fig. 5 et Tabl. 1). En outre, des oiseaux ont été signalés dans la Formation Lecho du Nord-Ouest argentin (Walker, 1981).

Les vertébrés

Les **reptiles** de la Formation El Molino et de ses équivalents sont représentés par des dinosaures (Theropoda, Sauropodomorpha, Ornithopoda, Ankylosauria ou Ceratopsia), des tortues (Podocnemididae et fam. indet.) et des crocodiles (Dyrosauridae, Dolichochampsidae et fam. indet.) (Gayet et al., 1991). Ils caractérisent généralement un milieu continental ou d'eau douce (Broin, 1991; Buffetaut, 1991; Bonaparte et Powell, 1980). Les dinosaures sont connus par des traces de pas à des niveaux ne recélant aucun autre fossile (ex. Formation Yacoraite en Argentine, Alonso, 1980; Torotoro 1–4 pour la Bolivie), par des ossements assez abondants en Argentine (références dans

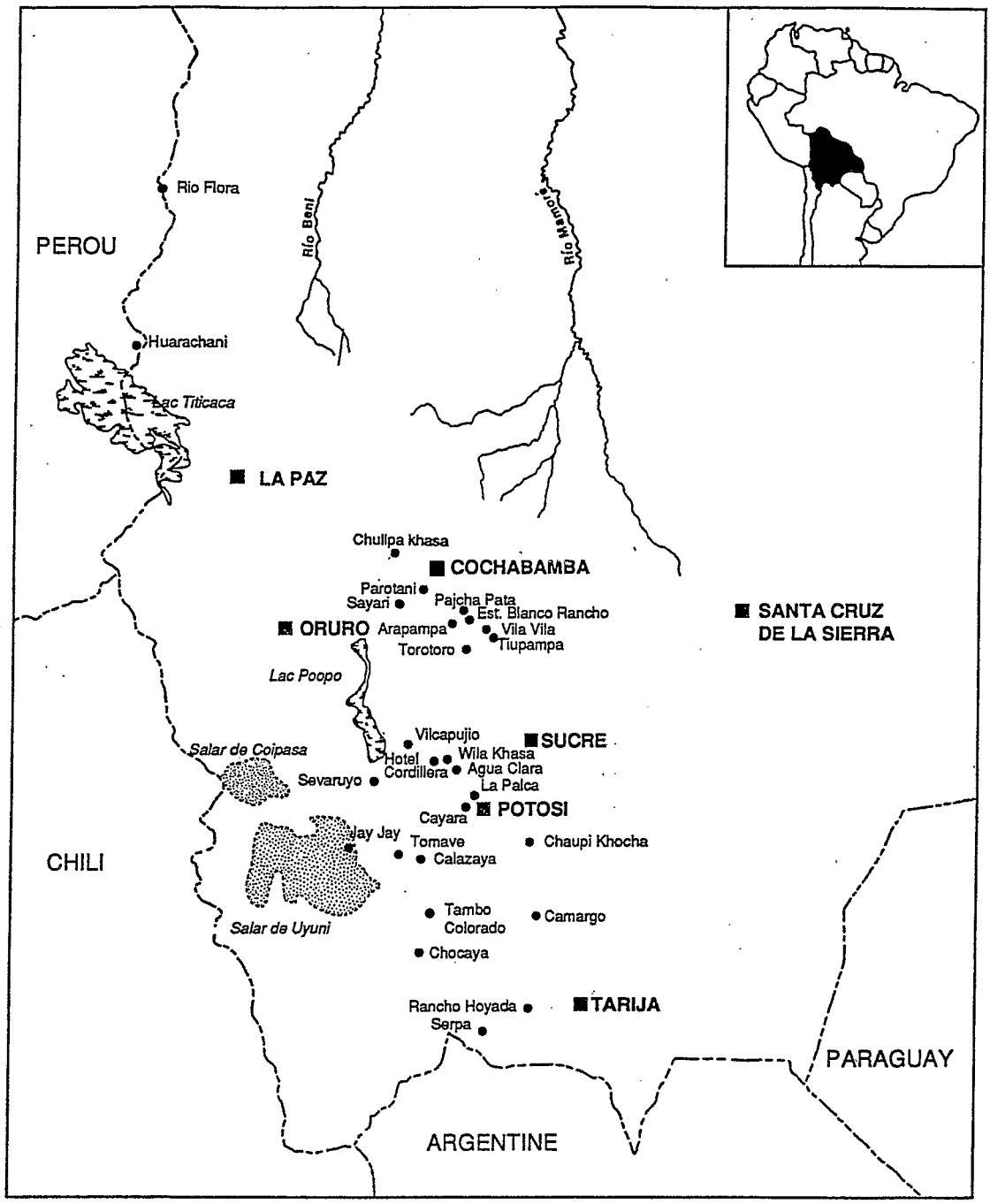

Fig. 5. Carte de la Bolivie indiquant les principales localités fossilifères des formations El Molino et Santa Lucía.
●Localités où ont été découverts des fossiles marins, soit seuls, soit en association avec des fossiles continentaux et/ou dulçaquicoles (voir tableau 2). Dans ces localités, certains niveaux seulement peuvent être concernés (voir texte).

Fig. 5. Map of Bolivia showing the main known fossilerous localities of the El Molino and Santa Lucía formations.
●Localities where marine fossils were discovered, alone or associated with continental and/or freshwater forms (see Table 2). At these localities, this may only occur at specific levels (see text).

Gayet et al., 1991), et, en Bolivie, par une dent de théropode en provenance de Pajcha Pata 1 (membre inférieur de la Formation El Molino; Marshall, 1989) et par quelques os récemment découverts (Formation Cajones, Zone Subandine de la région de Santa Cruz; Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, inédit).

Les **crocodiles** de la famille des Dyrosauridae (Buffetaut, 1991) vivaient généralement dans des eaux marines côtières peu profondes, mais pourraient néanmoins avoir été présents dans des milieux dulçaquicoles (Buffetaut, 1982). Notons que ces Dyrosauridae n'ont pas été utilisés, en accord avec E. Buffetaut (Université Paris VII, France: com. pers., 1991), comme indicateurs de formes continentales ayant nécessité un passage terrestre continu entre l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord en raison justement de leurs "affinités" marines (Gayet et al., 1992b). Quant aux Dolichochampsidae, si leur anatomie permet de montrer qu'ils étaient adaptés à la vie aquatique, rien ne permet de définir leur milieu de vie (Gasparini et Buffetaut, 1980).

Néanmoins, tortues et crocodiles n'existent qu'en nombre très limité et dans quelques niveaux seulement de la Formation El Molino (voir addendum), alors qu'ils deviennent le composant majeur de la faune de la Formation Santa Lucía. La limite Crétacé/Tertiaire n'explique pas la rareté ou l'abondance de ces groupes: les tortues sont en effet présentes dès le Campanien dans la Formation Adamantina au Brésil (Broin, 1991; Bertini et al., 1992), et les crocodiles Dyrosauridae sont connus du Maastrichtien terminal à l'Eocène terminal dans le monde (Buffetaut, 1982). Par ailleurs, les restes de tortues et de crocodiles se rencontrent, soit isolés dans certains niveaux, soit en association avec des siluriformes de la famille des Ariidae (voir ci-après), mais très rarement et alors en nombre de fragments très restreint, avec des poissons et/ou des invertébrés marins, ce qui serait en accord avec leur mode de vie continental.

Les **poissons** sont de loin le groupe le plus abondant et le plus diversifié de toute la faune de la Formation El Molino (Gayet, 1991). Ils se rencontrent dans les trois membres inférieur, médian et supérieur de cette formation, ainsi que dans la Formation Chaunaca, sous-jacente, et la Formation Santa Lucía, sus-jacente.

Ils sont représentés dans la Formation El Molino par quatre classes (Tableau 2). Les sélaciens comprennent deux ordres, trois familles, cinq genres et onze espèces (Cappetta, 1991; Gayet et al., 1991), les ostéichthyiens ("holostéens" et téléostéens) treize ordres, vingt familles, trente-trois genres et plus de quanrante espèces, les cladistiens (= brachyoptérygiens) une famille, un genre et une espèce (Gayet, 1991; Gayet et Meunier, 1991, 1992) et les dipneustes une famille, un genre et une espèce (Gayet et al., 1991; Schultze, 1991b). Ils sont plus nombreux et plus diversifiés dans les membres inférieur (vingt-cinq genres, dix-huit familles, quinze ordres, trois classes) et médian (respectivement 23, 16, 13, 2) que dans le membre supérieur (respectivement 10, 8, 7, 2) (Gayet, 1991) (Tableau 2). Parmi cet abondant matériel paléoichthyologique, cinq groupes de poissons: les sélaciens, les pycnodontiformes, les Enchodontidae, les Ichthyotringoidei et les Eotrigonodontidae, sont quasiment inféodés aux eaux marines.

Les localités ayant livré des **sélaciens** sont au nombre de onze: sept correspondent au membre inférieur de la Formation El Molino (Agua Clara 2, La Palca 2, Pajcha Pata 1, Rancho Hoyada 1, Torotoro 5, Vila Vila 1, Sayari), trois à son membre médian (Hotel Cordillera 2, Rancho Hoyada 2, Tiupampa 1), et une seule (Torotoro 7) à son membre supérieur (Cappetta, 1991; Gayet et al., 1991). Toutes ces formes possédaient un corps aplati dorso-ventralement. Certains gisements parlent peu écologiquement, tels Sayari, qui a fourni une dent de *Pucapristis* associée à un fragment osseux d'Ariidae (Siluriformes), Vilcapujio, Torotoro 6 et 7. Dans ce dernier gisement, *Dasyatis* nov. sp. 3, déjà connue à Rancho Hoyada 2 à la base de la séquence médiane, a été récoltée 18 m au-dessus de la base de la séquence supérieure de la Formation El Molino et correspond à l'espèce trouvée à la base de l'équivalent sud-péruvien de la séquence médiane (Jaillard et al., sous presse). Les autres gisements renferment de quatre à six espèces de sélaciens. Ceux de Vila Vila 1 et Torotoro 5 renferment des associations tout à fait comparables entre elles, avec cinq espèces communes (*Pucapristis branisi, Ischyrhiza hartenbergeri,*

TABLEAU 2

Tableau indiquant la répartition stratigraphique des poissons de la Formation El Molino.

TABLE 2

Stratigraphic distribution of fishes in the El Molino Formation.

	Taxons	Nombre total d'espèces	Formation El Molino (nombre de localités)			Formation Sta Lucia (nombre de localités)
			Mb inf.	Mb moy	Mb sup	
Marins	Rhombodontidae (Sélaciens)	2	4	-	-	-
	Dasyatidae (Sélaciens)	6	3	2	1	-
	Sclerorhynchidae (Sélaciens)	3	6	3	-	-
	Pycnodontidae ("Holostéens")	2	4	3	-	-
	Enchodontidae (Téléostéens)	1	1	1	-	-
	Ichthyotringoidei (Téléostéens)	1	1	2	-	-
	Eotrigonodontidae (Téléostéens)	1	2	2	-	-
Marins ou dulçaquicoles	Semionotidae ("Holostéens")	2	3	1	-	-
	Lepisosteidae ("Holostéens")	1	3	2	-	-
	Clupeidae (Téléostéens)	1	7	2	3	1
	Osteoglossidae (Téléostéens)	2	-	1	-	1
	Cypriniformes (Téléostéens)	1	1	1	-	-
	Erythrinidae (Téléostéens)	2	1	1	-	1
	Serrasalmidae (Téléostéens)	2	-	-	-	1
	Characidae (Téléostéens)	2	1	1	-	1
	Ariidae (Téléostéens)	>1	6	3	3	3
	Andinichthyoidei (Téléostéens)	>5	1	-	2	4
	Cyprinodontiformes (Téléostéens)	2	3	1	1	-
	Centropomidae (Téléostéens)	1	-	-	-	2
	Ceratodontidae (Dipneustes)	1	-	-	-	1
Dulçaquicoles stricts	Polypteridae (Cladistia)	1	1	-	-	1
	Lepidosirenidae (Dipneustes)	1	1	-	-	1

Dasyatis molinoensis, *D. schaefferi* et *Pucabatis hoffstetteri*); *Dasyatis branisai,* présente à Torotoro 5, est absente de Vila Vila 1. Parmi les Sclerorhynchidae, le genre *Ischyrhiza* est représenté dans de nombreux gisements: à Agua Clara 2, il est associé à *Schizorhiza*; à La Palca 2 et à Hotel Cordillera 2, on le trouve avec *Pucapristis* et *Schizorhiza;* et à Vila Vila 1 et Torotoro 5, il est présent avec *Pucapristis* seulement. Le genre *Schizorhiza* manque dans ces deux derniers gisements où, en revanche, les Dasyatidae sont abondants et variés (Fig. 6).

Les sélaciens actuels vivent pour leur grande majorité en domaine marin. Certains cependant pénètrent dans des estuaires, des fleuves, voire même dans des lacs en relation avec la mer. Il peut s'agir d'espèces marines qui effectuent des migrations épisodiques en eau douce (Pristidae, Carcharhinidae, Dasyatidae) (Boeseman, 1964; Thorson et al., 1966). Ces espèces sont très peu nombreuses, *Pristis perrotetti* chez les Pristidae et *Carcharhinus leucas* chez les Carcharhinidae, et sont cosmopolites. Deux autres espèces de Carcharhinidae, au statut d'ailleurs incertain et appartenant au genre *Glyphis*, se rencontrent l'une sur les côtes et dans les cours d'eau du Golfe du Bengale et du Pakistan, l'autre du nord de l'Australie à Bornéo (Compagno, 1984). Pour les Dasyatidae marins pénétrant en eaux douces, nous renvoyons au travail de Thorson et Watson (1975). Il faut insister sur le caractère temporaire de ces incursions d'espèces marines en eau douce et donc

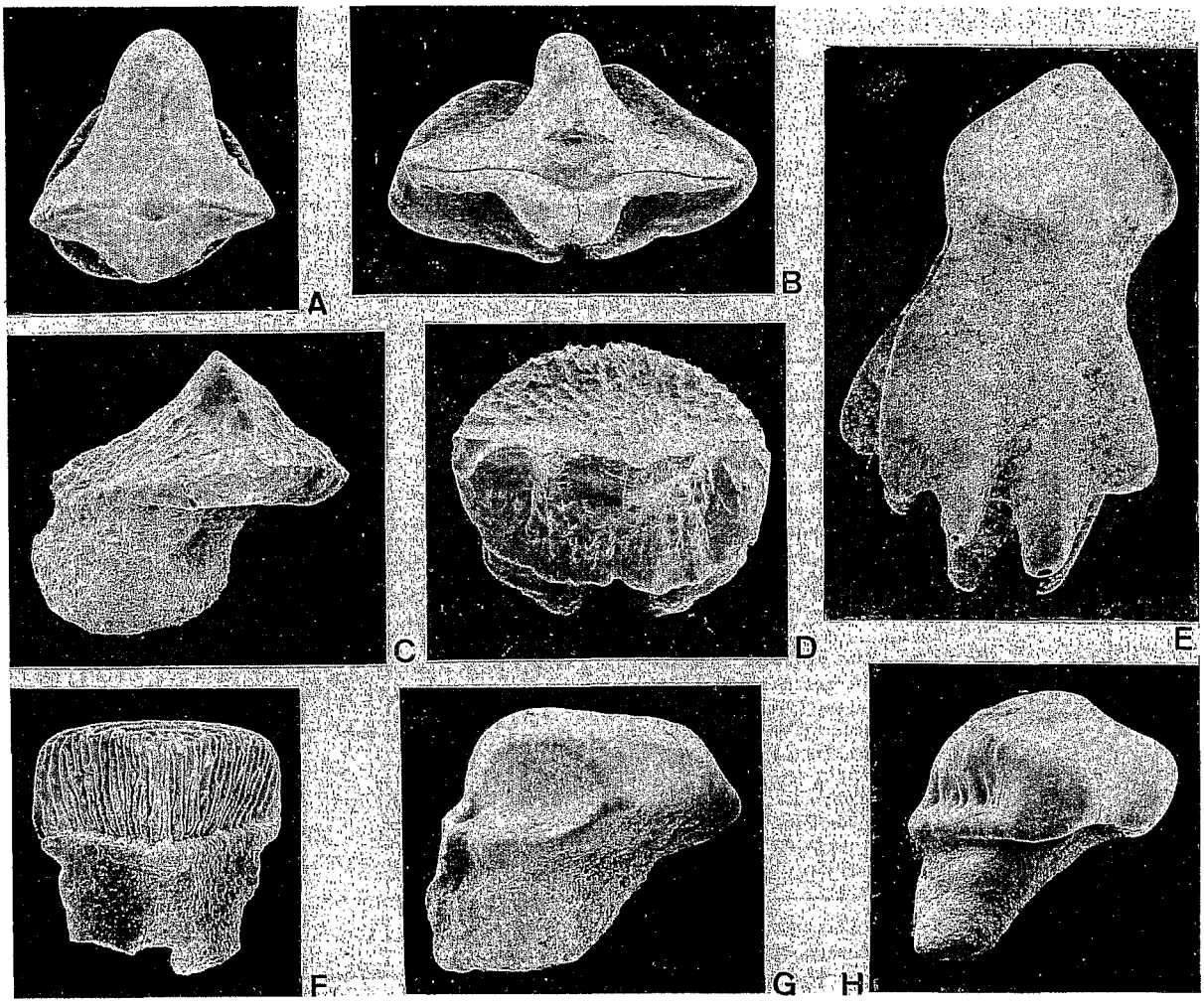

Fig. 6. (A) *Ischyrhiza hartenbergeri* (Agua Clara 2) (× 28.8): dent antérieure en vue occlusale; (B) *Ischyrhiza hartenbergeri* (Agua Clara 2) (× 28.8): dent latérale en vue occlusale; (C) *Dasyatis molinoensis* (Vila Vila) (× 26.4): dent latérale, profil; (D) *Dasyatis molinoensis* (Vila Vila) (× 26.4): dent latéro-antérieure, en vue occlusale; (E) *Schizorhiza* aff. *stromeri* (Agua Clara) (× 15): dent latérale de profil; (F) *Pucabatis hoffstetteri* (Vila Vila) (× 9.6): dent latérale en vue linguale; (G) *Dasyatis schaefferi* (Torotoro) (× 28.8): dent antérieure en vue occlusale; (H) *Dasyatis branisai* (Torotoro) (× 18): dent antérieure de profil.

Fig. 6. (A) *Ischyrhiza hartenbergeri* (Agua Clara 2) (× 28.8): anterior tooth in occlusal view; (B) *Ischyrhiza hartenbergeri* (Agua Clara 2) (× 28.8): lateral tooth in occlusal view; (C) *Ischyrhiza hartenbergeri* (Agua Clara 2) (× 28.8): lateral tooth, side view; (D) *Dasyatis molinoensis* (Vila Vila) (× 26.4): latero-anterior tooth in occlusal view; (E) *Schizorhiza* aff. *stromeri* (Agua Clara) (× 15): lateral tooth in side view; (F) *Pucabatis hoffstetteri* (Vila Vila) (× 9.6): lateral tooth in lingual view; (G) *Dasyatis schaefferi* (Torotoro) (× 28.8): anterior tooth in occlusal view; (H) *Dasyatis branisai* (Torotoro) (× 18): anterior tooth in side view.

de la nécessité d'une liaison permanente ou temporaire avec la mer. On connaît aussi des espèces appartenant à des genres marins mais limitées à certains cours d'eau: *Dasyatis garouaensis* du Bassin de la Bénoué dans l'Ouest africain (Compagno et Roberts, 1984); *Dasyatis laosensis* du Mékong (Roberts et Karnasuta, 1987); *Himantura chaophraya* de Thaïlande (Monkolprasit et Roberts, 1990); *Himantura krempfi* du Mékong et *H. signifer* de Bornéo (Compagno et Roberts, 1982). Seule, la famille des Potamotrygonidae, avec trois genres et plus d'une vingtaine d'espèces, est actuellement strictement inféodée aux eaux douces du bassin de l'Amazone

(Rosa et al., 1987). L'âge de l'apparition de cette famille est encore inconnu du fait de l'absence de fossiles dûment datés (Brooks et al., 1981).

Il peut paraître a priori discutable de s'appuyer sur la faune de sélaciens de Bolivie pour conclure de façon précise sur l'environnement de dépôt des niveaux où ils ont été rencontrés. Il est en particulier difficile d'utiliser des genres endémiques tels que *Pucapristis* et *Pucabatis*, localisés à l'Amérique du Sud, pour préciser les conditions du milieu. Toutefois, les Rhombodontidae, auxquels appartient *Pucabatis*, ne se rencontrent dans le reste du monde que dans des gisements strictement marins. Les Sclerorhynchidae, crétacés, se rencontrent le plus souvent dans des dépôts littoraux, mais leur mode de vie était sans doute proche de celui des Pristidae actuels et ils pouvaient certainement pénétrer en eau douce. Cependant, deux genres présents en Bolivie, *Ischyrhiza* et *Schizorhiza*, ont une large répartition géographique et se rencontrent toujours dans des faciès marins, argument à lui seul suffisant pour considérer comme marins leurs gisements en Bolivie.

En Bolivie, des **pycnodontiformes** ("holostéens") indéterminés ont été trouvés sous forme de dents isolées, ou des fragments d'os spléniaux portant plusieurs dents, dans les formations Miraflores (marine; Cénomanien–Turonien), Chaunaca (une seule dent, sans signification paléoécologique; Santonien–Campanien) et surtout El Molino avec six localités (Agua Clara 2, Pajcha Pata 1, Rancho Hoyada 1 et 2, Hotel Cordillera 2 et Vilcapujio) (Tableau 3), avec au moins deux genres: *Coelodus* et un genre indéterminé mais différent du précédent (Gayet, 1991). L'espèce *Coelodus toncoensis*, définie dans la partie argentine du bassin centro-andin (Benedetto et Sánchez, 1972), a été reconnue à Torotoro (Schultze, 1991a; niveau indéterminé) et à Pajcha Pata 1 (Gayet, 1991) (Fig. 7A, B).

De manière générale, les pycnodontiformes sont des poissons "holostéens" (groupe paraphylétique) connus uniquement à l'état fossile et, dans la quasi-totalité des cas, en milieu marin, même si certains semblent avoir pu supporter des eaux de moindre salinité. Plus particulièrement, le genre *Coelodus* (Gyrodontidae), connu en Argentine (Cione, 1977), au Chili (Schultze, 1981a), ainsi que dans de très nombreux dépôts du monde entier (Blot, 1987; Schultze, 1991a), se rencontre presque exclusivement dans des dépôts marins. Quelques cas isolés de vie en eaux continentales ont cependant été supposés: au Brésil (Wenz, 1989), en Belgique où Herman (1977) estime que le pycnodonte, seul élément marin de l'ichthyofaune du gisement à *Iguanodon* de Bernissart, s'est fossilisé dans un milieu dulçaquicole strict; peut-être (sous toutes réserves) en Chine où Schaeffer et Patterson (1984) citent une communication personnelle de Hsienting Liu sur la présence d'un Gyrodontidae (?*Tibetodus*) dans des terrains qui pourraient (?) être continentaux et enfin, en Espagne (Montsech) où deux Gyrodontidae ont été trouvés (*Coelodus* n. sp. et ?*Microdon* aff. *egertoni*) dans un milieu interprété comme représentant un "étang côtier" (Barale et al., 1984), "isolé de la mer franche", mais néanmoins en relation avec la mer.

Les "**salmoniformes**" sont des téléostéens qui forment un groupe paraphylétique et dont les représentants sont connus dans tous les environnements. Il faut donc se limiter à l'interprétation des deux sous-ordres présents dans la Formation El Molino (Tableau 2). Les **Enchodontoidei** sont représentés par le genre *Enchodus* (Enchodontidae) provenant des membres inférieur et médian d'Agua Clara 2 et d'Hotel Cordillera (Fig. 7E). La présence d'*Enchodus* dans le Paléocène de Tiupampa (Muizon et al., 1983) est erronée (Gayet, 1991). Les **Ichthyotringoidei** comprennent un genre proche d'*Apateodus* [placé par Goody (1969) dans une famille *incertae sedis*] provenant des mêmes sites (Fig. 7D) et un genre longirostre non encore nommé (Gayet, 1991) trouvé à Torotoro 6 (Río Cuchira Waykho) dans la partie inférieure de la séquence médiane de la Formation El Molino.

Les Enchodontidae sont des poissons prédateurs connus exclusivement dans des niveaux crétacés marins, au Congo (Dartevelle et Casier, 1949), au Maroc (Arambourg, 1952), en Europe et en Amérique du Nord (Goody, 1969), au Brésil (Maury, 1930; Rebouças et Santos, 1956; Santos et Salgado, 1969) et au Moyen-Orient (Goody, 1969; Chalifa, 1989). Les Ichthyotringoidei ne sont connus également que dans des milieux marins (Goody, 1969).

TABLEAU 3

Tableau indiquant les localités de la Formation El Molino ayant livré des poissons marins.

TABLE 3

Localities of the El Molino Formation which yielded marine fishes.

Taxons \ Localités	FORMATION EL MOLINO												
	Membre Inférieur							Membre moyen					membre sup.
	Agua Clara 2	La Palca 2	Palcha Pata 1	Rancho Hoyada 1	Sayari	Torotoro 5	Villa Villa 1	Hotel Cordillera	Rancho Hoyada 2	Tiupampa 1	Torotoro 6	Vilcapujio	Torotoro 7
Classe des Sélaciens													
Ordre des Rajiformes													
Sous ordre des Sclerorhynchoidei													
Famille des Sclerorhynchidae													
Pucapristis branisi		●	●	●	●		●	●	●				
Ischyrhiza hartenbergeri	●	●				●	●	●					
Schizorhiza aff. *stromeri*	●	●						●					
Ordre des Myliobatiformes													
Famille des Dasyatidae													
Dasyatis branisai						●		●					
Dasyatis molinoensis		●				●							
Dasyatis schaefferi		●				●		●		●			
Dasyatis nov. sp. 1	●												
Dasyatis nov. sp. 2									●				
Dasyatis nov. sp. 3									●				●
Famille des Rhombodontidae													
Pucabatis hoffstetteri		●				●	●						
Pucabatis nov. sp.	●												
Classe des Osteichthyes													
Sous classe des Actinopterygii													
Infra classe des "Holostei"													
Ordre des Pycnodontiformes													
Famille des Pycnodontidae													
Coelodus toncoensis			●										
gen. et sp. indet.	●		●	●			●	●	●			●	
Infra classe des Teleostei													
Ordre des "Salmoniformes"													
Famille des Enchodontidae													
Enchodus sp.	●							●					
Sous ordre des Ichthyotringoidei													
Famille *incertae sedis* 1													
?Apateodus sp.	●							●					
Famille Incertae sedis 2													
gen. et sp. indet.											●		
Ordre des Tetraodontiformes													
Famille des Eotrigonodontidae													
Stephanodus minimus	●			●				●	●				

Le genre *Stephadonus* (**Tetraodontiformes, Eotrigonodontidae**) est connu, grâce à ses dents pharyngiennes très caractéristiques (Fig. 7C), dans les membres inférieur et médian de la Formation El Molino, à Agua Clara 2, Hotel Cordillera 2 et Rancho Hoyada 1 et 2 et vient d'être découvert à

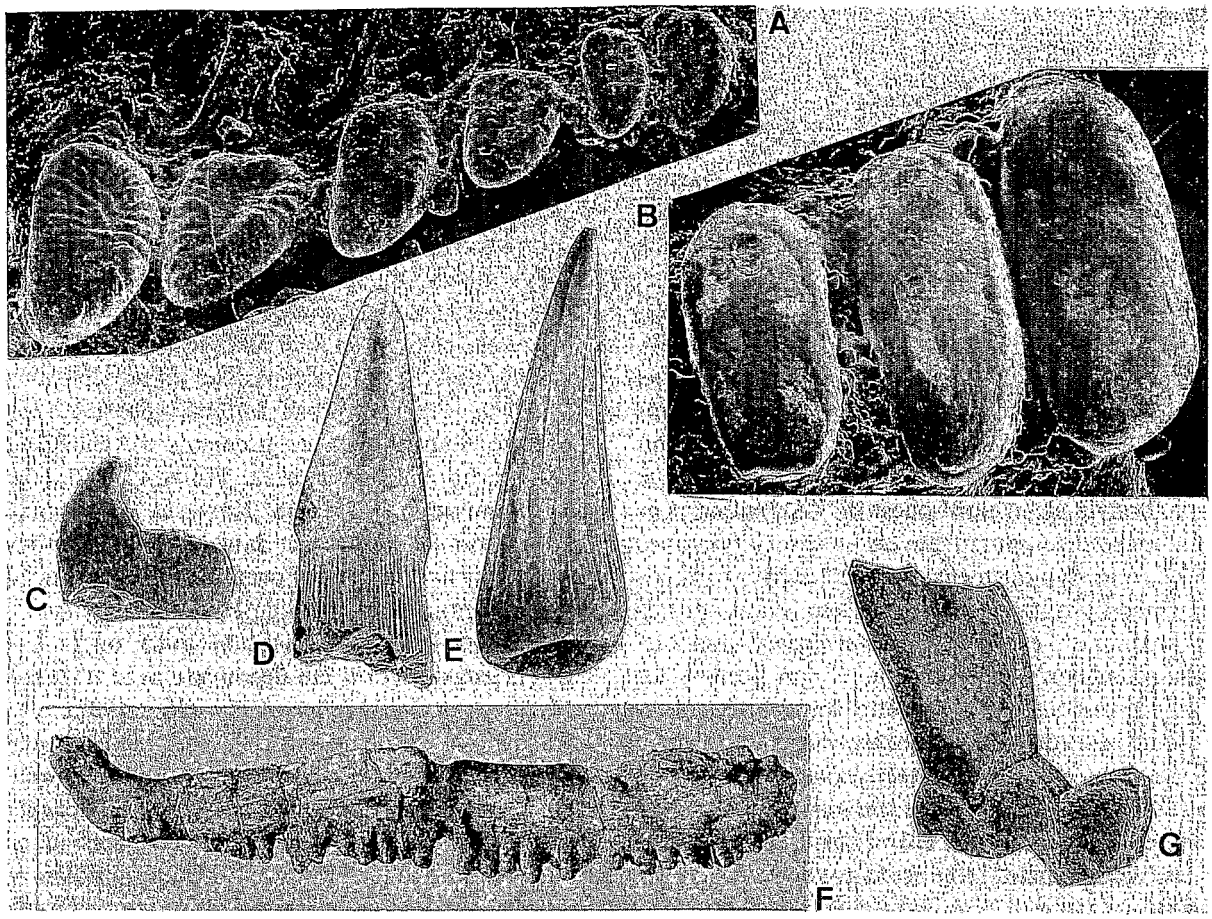

Fig. 7. (A) Dents de *Coelodus toncoensis* (Pycnodontiformes) (× 20) (spécimen MHNC-6136), Pajcha Pata 1; (B) dents de pycnodonte indéterminé (× 15) (spécimen MHNC-6137), Pajcha Pata 1; (C) dent de la mâchoire de *Stephanodus minimus* , Agua Clara 2; (D) dents de la mâchoire d'*?Apateodus* (Ichthyotringoidei) (× 10) (MNHN-ACC 64), Hotel Cordillera; (E) dent de la mâchoire d'*Enchodus* (Enchodontidae) (× 7,5) (MNHN-ACC 63), Agua Clara 2; (F) maxillaire d'Osteoglossidae (× 3) provenant de Tiupampa 3, dont la fragilité indique l'absence de transport *post mortem* (MHNC - 6258); (G) squamules d'Osteoglossidae provenant du champ antérieur d'une écaille; Agua Clara 2 (× 30) (MHNC-6259); (Photos MEB: C. Chancogne, URA 12 du CNRS, Paris).

Fig. 7. (A) Teeth of *Coelodus toncoensis* (Pycnodontiformes) (× 20) from Pajcha Pata 1 (specimen MHNC-6136); (B) teeth of indeterminate pycnodonts (× 15) from Pajcha Pata 1 (specimen MHNC-6137); (C) jaw tooth of *Stephanodus minimus* from Agua Clara 2; (D) jaw tooth of *?Apateodus* (Ichthyotringoidei) (× 10) from Hotel Cordillera (MNHN-ACC 64); (E) jaw tooth of *Enchodus* (Enchodontidae) (× 7,5) from Agua Clara 2 (MNHN-ACC 63); (F) Osteoglossid maxillary (× 3) from Tiupampa 3, the fragility of which indicates absence of *post mortem* transport (MHNC-6258); (G) Osteoglossid squamules from the anterior field of a scale (Agua Clara 2) (× 30) (MHNC-6259); (SEM Photographs by C. Chancogne, CNRS, URA 12, Paris).

La Palca (Potosí) dans le "calcaire basal", attribué au Santonien inférieur, de la Formation Chaunaca (M.G., E.J. et T.S, inédit).

Si une seule famille (sur 10) de l'ordre des Tétraodontiformes présente deux espèces actuelles (sur 90) pouvant pénétrer en eau douce, la famille des Eotrigonodontidae, strictement fossile, n'est connue que dans des dépôts marins. Elle a une répartition mondiale puisqu'on la retrouve au Crétacé en Egypte (Weiler, 1935), au Nigéria (White, 1934), au Congo (Dartevelle et Casier, 1949), au Niger (Tabaste, 1963; Cappetta, 1972) au Maroc (Arambourg, 1952), en Israël (Raab, 1963) et en Inde (Jain et Sahni, 1983). Dans ce continent, se rencontrent deux autres Tétraodontiformes marins: *Indotrigonodon* et

Pisduron (ibid.). Au Tertiaire (Paléocène–Eocène) le genre *Eotrigonodon* a été trouvé en Europe (Leriche, 1906; Casier, 1966), en Angola (Dartevelle et Casier, 1959) et en Egypte (Peyer, 1928).

A côté des poissons considérés comme marins, existent d'autres groupes qui ont des représentants marins et/ou dulçaquicoles, en nombre de taxons plus ou moins importants.

Les **Semionotidae** (Holostéens) de la Formation El Molino sont représentés par un genre nouveau, *Lepidotyles,* fondé sur l'espèce *L. enigmaticus* (Meunier et Gayet, 1992), considérée précédemment comme un *Lepidotes* (Gayet, 1982b). Connu uniquement par des écailles, il semble endémique à la Bolivie et au nord-ouest de l'Argentine. Ces écailles sont toujours trouvées en association avec des formes typiquement marines (décrites précédemment) et sont inconnues dans les niveaux considérés comme d'eau douce (il n'est pas impossible, cependant, qu'elles aient pu, comme celles des autres poissons ganoïdes, être transportées d'un milieu d'eau douce à un milieu margino-littoral). Cependant, une des caractéristiques majeures de ces écailles est de présenter de très forts remaniements de la ganoïne. Parmi les interprétations possibles de ce fait, l'une est la possibilité d'utilisation de réserves de calcium dans un milieu marin défavorable (Meunier et Gayet, 1992), car les autres écailles ganoïdes (Lepisosteidae et Polypteridae) qui proviennent de niveaux d'eau douce ne présentent pas de tels remaniements; l'autre interprétation, plus plausible après étude des coupes transversales histologiques des écailles (ibid.), envisage une migration des eaux douces vers la mer et /ou vice versa au moment de la reproduction, les écailles des formes juvéniles ne présentant pas, en effet, de remaniement de la ganoïne.

Les Semionotidae, longtemps considérés comme étant dulçaquicoles stricts, ont été trouvés tant dans des milieux saumâtres que marins. Le problème réside le plus souvent dans la reconnaissance du taxon dont les caractères taxinomiques sont peu précis.

Les **Lepisosteidae** (Holostéens) de la Formation El Molino n'ont été trouvés, pour le moment, qu'associés aux formes marines (voir ci-dessus), mais étant donné qu'il ne s'agit que de restes dissociés (écailles, fragments d'os de toits crâniens, dents), il est possible qu'ils aient subi un déplacement *post mortem* et proviennent des cours d'eau avoisinants. Les Lepisosteidae actuels sont dulçaquicoles, à l'exception d'une seule espèce (vivant dans le Golfe du Mexique) qui tolère des eaux saumâtres et même marines; les formes fossiles connues (Wiley, 1976; Gayet, 1987) sont considérées comme dulçaquicoles.

Les **ostéoglossiformes** de Bolivie sont représentés par la famille des Osteoglossidae (avec deux sous-familles, Phareodontinae et Osteoglossinae). Ils ont été trouvés dans les gisements d'Agua Clara 2, Rancho Hoyada 1 et 2, Hotel Cordillera 2, Tacuatambotini, Chullpa Kasa et Huarachani (Formation El Molino) et dans ceux de Tiupampa 2 et Pajcha Pata 3 (Formation Santa Lucía). Cependant, à l'exception de Huarachani (membre médian de la Formation El Molino), où un seul os (prémaxillaire) a été découvert avec un os de Dyrosauridae (Argollo et al., 1987), les Osteoglossidae crétacés de la Formation El Molino ne sont représentés que par des squamules (Fig. 7G), c'est-à-dire des fragments d'écailles (Gayet et Meunier, 1983) alors que ceux de la Formation Santa Lucia (continentale) visiblement préservés in situ sont des os complets malgré leur fragilité (Fig. 7F).

Les Osteoglossidae actuels sont restreints aux eaux douces. Néanmoins, des formes fossiles ont été trouvées dans des milieux saumâtres au Zaïre (Taverne, 1976), ou marins en Afrique (Arambourg, 1952; Dartevelle et Casier 1959; Cappetta, 1972), et en Europe (Woodward, 1901; Bonde, 1966; Danil'chenko, 1968). En fait, les Osteoglossidae marins connus semblent paléocènes ou plus récents, tandis que les formes crétacées connues semblent dulçaquicoles (Gayet, 1987): les formes maastrichtiennes de la Formation El Molino, correspondant à cette seconde catégorie, sont donc considérées comme dulçaquicoles (Gayet, ibid.).

Dans la Formation El Molino, *Gasteroclupea* (**Clupeidae**) est le plus répandu des poissons en nombre de localités et en quantité dans les niveaux considérés. Il est connu par des éléments dissociés (Fig. 8B) dans les niveaux contenant des formes

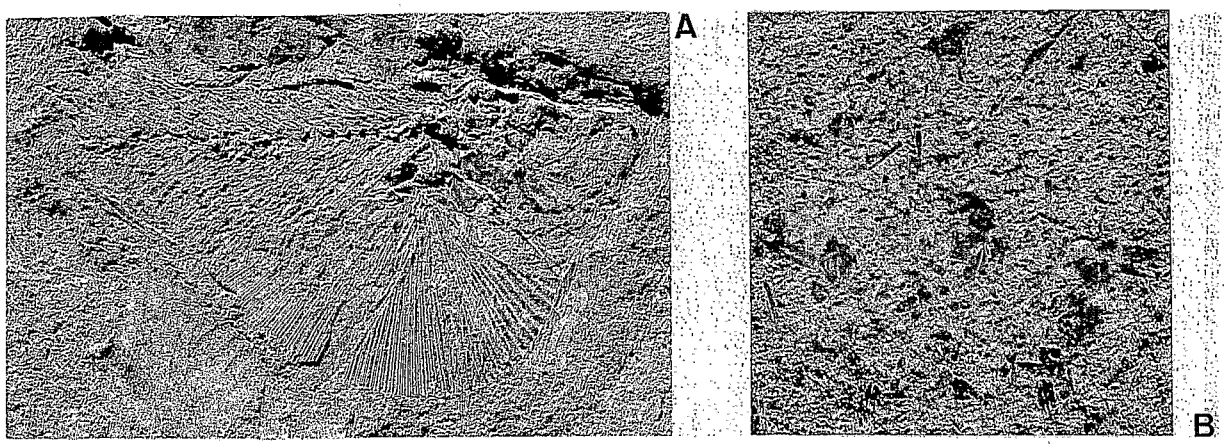

Fig. 8. (A) *Gasteroclupea branisai* (holotype) (× 1,5) provenant de Cayara (photo D. Serrette, URA 12 du CNRS, Paris). Des squelettes complets ont également été trouvés dans certains niveaux d'Agua Clara 2; (B) os dissociés de *Gasteroclupea* (× 3) provenant d'un niveau d'Agua Clara 2, attestant d'un transport, mélangés à des ostracodes (photo N. Podevigne, URA 11 du CNRS, Lyon).

Fig. 8. (A) *Gasteroclupea branisai* (holotype) (× 1,5) from Cayara (photograph by D. Serrette, CNRS, URA 12 , Paris). Complete skeletons have also been found in some levels at Agua Clara 2; (B) dissociated bones of *Gasteroclupea* (× 3) from Agua Clara 2, indicating *post mortem* transport, mixed with ostracods (photograph by N. Podevigne, CNRS, URA 11, Lyon).

marines (voir ci-dessus) et par des squelettes complets (Fig. 8A), seuls ou parfois associés à des ostracodes dulçaquicoles ou saumâtres (mais jamais associés aux restes de poissons considérés comme marins). Pour cette raison, les Clupeidae de la Formation El Molino sont considérés comme des formes dulçaquicoles (ou peut-être saumâtres).

Les Clupeidae sont des poissons généralement marins, avec toutefois quelques exceptions: *Ramnogaster* et *Pristigaster*, des eaux douces d'Amérique du Sud, *Diplomystus* et *Knightia*, des niveaux dulçaquicoles de Green River (Grande, 1984).

Le groupe des **cyprinodontiformes** (cf.) est trop mal représenté pour pouvoir apporter des éléments à la définition d'un environnement, d'autant que les formes connues, tant actuelles que fossiles, colonisent tous les milieux. On observe ces cf. Cyprinodontiformes sous forme de squelettes complets et isolés (aucune autre forme ne leur est associée) à un niveau unique de la séquence inférieure de la Formation El Molino. Ils correspondent ici probablement à des formes dulçaquicoles.

Tous les **characiformes** de la Formation El Molino, qui proviennent des gisements d'Agua Clara 2, Hotel Cordillera 2 et Vila Vila 1, sont dissociés. Au contraire, les restes fossiles des mêmes taxons trouvés à Tiupampa 2 dans la Formation Santa Lucía, continentale, sont connus par des crânes tri-dimensionnels, dont la fragilité suggère une fossilisation in situ. Ils correspondent très probablement à des formes d'eau douce.

Les characiformes actuels sont essentiellement des poissons dulçaquicoles; néanmoins, les premières formes connues de cet ordre, provenant du Cénomanien du Portugal (Gayet, 1985) et de l'Eocène du sud de la France (Cappetta et al., 1972; Gaudant, 1980) sont, respectivement, marines (Gayet, 1981) et saumâtres.

Les **siluriformes** de la Formation El Molino comprennent des Ariidae et des Andinichthyidae. Les Ariidae sont connus dans nombre de gisements tant des formations El Molino que Santa Lucía, mais ils sont mieux représentés, en nombre et en taxons, dans la Formation El Molino. Tous, sans exception, sont dissociés et se rencontrent, dans la Formation El Molino, surtout dans les niveaux à poissons marins. Dans ces gisements, les Andinichthyidae, mêlés à des éléments marins, sont connus par des éléments dissociés du crâne et de la ceinture pectorale, accusant un transport alors qu'à Tiupampa 2 et à Pajcha Pata 2

(Formation Santa Lucía, continentale) ils sont connus par, entre autres, des crânes ou des appareils de Weber tri-dimensionnels, d'une très grande fragilité, ce qui implique une fossilisation in situ. Cette famille doit donc être considérée comme totalement dulçaquicole.

La majorité des siluriformes vit actuellement en eau douce à l'exception d'une famille spécialisée (Plotosidae) et, plus important, des Ariidae, qui vivent actuellement dans les rivières mais aussi le long des côtes. L'adaptation de cette famille au milieu saumâtre, puis marin, dès le Crétacé, semble évidente et a sans doute été la raison de son extension géographique importante en un temps très court (géologiquement parlant) (Gayet, 1991), puisqu'on la retrouve dès le début du Tertiaire aux Etats-Unis (Lundberg, 1975), en Afrique (Arambourg et Joleaud, 1943; Casier, 1960), en Europe (Leriche, 1902, 1906) et en Inde (Sahni et Misra, 1975).

Les **cypriniformes** sont connus à Agua Clara 2 et à Hotel Cordillera par quelques fragments d'os pharyngiens (Gayet, 1991). Ce groupe est dulçaquicole.

Les seuls restes de *dipneustes* trouvés dans la Formation El Molino proviennent de Vila Vila 1, où ils sont mêlés à des formes marines. Ils appartiennent à la famille des Lepidosirenidae, strictement inféodée à l'eau douce (Schultze, 1991b; Gayet et al., 1991) et ne sont représentés que par des dents isolées qui ont donc dû être transportées. Les Ceratodontidae, qui d'après Schultze (1991b) auraient pu vivre dans des environnements influencés par la mer, ne sont pas présents.

Les **Polypteridae** trouvés à Vila Vila 1 (membre inférieur de la Formation El Molino) mélangés à des formes marines doivent cependant être considérés comme des formes d'eau douce (voir Gayet et Meunier, 1991, 1992). En Amérique du Sud, ils ne sont présents en grand nombre qu'à Tiupampa 3 et 4 (Formation Santa Lucía, continentale). Les autres restes fossiles et les formes actuelles, uniquement africains, correspondent à des milieux dulçaquicoles (Gayet et Meunier, 1992).

Les invertébrés

A l'exception des mollusques et des ostracodes, les restes d'invertébrés ont été observés en lames minces. Si certains bancs apparaissent monotaxinomiques (lumachelles à ostracodes, voir Fig. 9), d'autres, au contraire, présentent une faune diversifiée (voir Fig. 10). Ces derniers proviennent, entre autres, d'Agua Clara 2 (banc conglomératique situé 60 m au-dessus de la base du membre inférieur de la Formation El Molino), d'Hotel Cordillera 2 (base du membre médian) et de Torotoro 6 (6 m au-dessus de la base du membre médian).

Les **échinodermes**, bien connus dans les calcaires marins cénomaniens de la Formation Miraflores (voir Branisa et al., 1966), ont été mentionnés dans quatre niveaux (biomicrites et biomicrosparites à entroques, échantillonnées au hasard) de la séquence inférieure de la Formation El Molino à Chita (Aguilera et Salas, 1989). A Agua Clara 2, un niveau conglomératique, situé juste au-dessus du dernier niveau à stromatolithes (appartenant à la séquence inférieure de la Formation El Molino) montre en lame mince d'abondants fragments de tests échinodermiques, dont des sections de radioles attribuables à des spatangues (Fig. 10 E, F) et des fragments de test d'échinides (Fig. 10 A, B).

Si certaines espèces d'échinides peuvent s'accommoder d'une faible dessalure dans l'habitat lagunaire (Lévy, 1982), l'ensemble du groupe caractérise toujours le domaine marin.

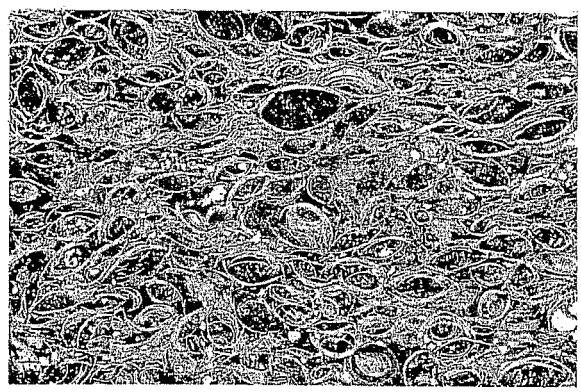

Fig. 9. Lame mince réalisée dans un niveau situé à environ 1 mètre au-dessus du niveau conglomératique d'Agua Clara 2 (Fig. 12) montrant une accumulation d'ostracodes sans aucune autre forme associée (× 50).

Fig. 9. Thin section of a sample taken from a bed located about 1 m above the conglomerate bed of Agua Clara (Fig. 12), showing accumulation of ostracods (× 50).

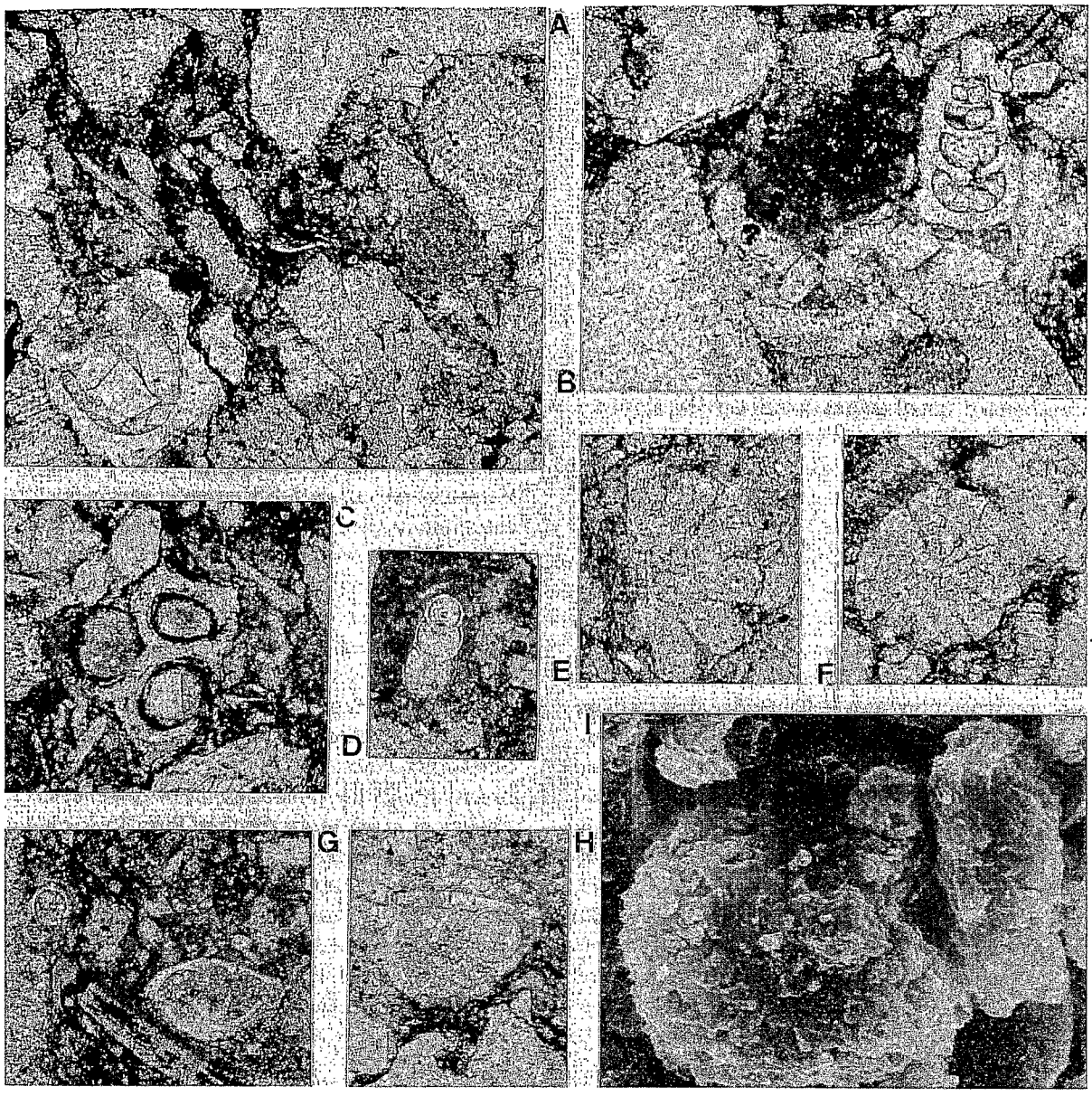

Fig. 10. Lames minces réalisées dans des niveaux conglomératiques d'Agua Clara 2 (A–D, F, H), et d'Hotel Cordillera 2 (E, G). (A) fragments d'échinoïdes (× 50), de type spatangue. (B) Nodosariidae et spatangue (× 75).(C) tubes de serpulidés (× 50). (D) Nodosariidae (× 75). (E) et (F) sections de radioles d'échinides (× 50), de type spatangue. (G) Discorbidae et calcisphère (× 75). (H) Nodosariidae (× 50). (I) *Thoracosphaera* (dinoflagellé) (× 1500) (Photo MEB, C. Chancogne, URA 12 CNRS, Paris).

Fig. 10. Thin sections of conglomeratic beds at Agua Clara 2, (A–D, F, H) and at Hotel Cordillera (E, G). (A) fragments of spatangoid echinoids (× 50). (B) nodosariids and spatangoid (× 75). (C) serpulid tubes (× 50). (D) nodosariids (× 75). (E) et (F) thin sections of radiolae of spatangoid echinoids (× 50). (G) discorbid and calcisphere (× 75). (H) nodosariid (× 50). (I) *Thoracosphaera* (Dinoflagellelata) (× 1500) (SEM photograph, C. Chancogne, URA 12 CNRS, Paris).

La Formation El Molino a livré de nombreux **ostracodes**: *Cypridea* sp. (Fritzsche, 1924) et des lumachelles à *Cypris boliviana* (Pilsbry, 1939). Camoin et al. (1991) font état d'ostracodes (aff. *Candona huantraicoensis*, *Ilyocypris* aff. *wichmanni*, *Ilyocypris* aff. *triebeli* et *Neuquenocypris* sp. aff. *zampalensis*). La majorité des coupes échantillonnées pour l'étude des ostracodes ayant été levée en commun avec G. Camoin, nous savons que la forme aff. *Candona huantraicoensis* provient en abondance de la séquence inférieure de la Formation El Molino (dès sa base), ainsi que du "calcaire basal" de la Formation Chaunaca (Santonien); nous savons aussi que la séquence inférieure a également livré, à Potosí, les deux espèces de *Ilyocypris* et que *Ilyocypris* aff. *wichmanni* a également été trouvée à l'extrême sommet de la Formation El Molino (J.F. Babinot, Université de Marseille, France: com. pers. à T.S., 1990). A Agua Clara 2 (séquence inférieure) et à Hotel Cordillera (séquence médiane) notamment, les ostracodes sont situés dans des niveaux où ils sont soit seuls et extrêmement nombreux (Fig. 9), soit en association avec le Clupeidae dulçaquicole ou saumâtre *Gasteroclupea* (voir ci-dessus). Dans les niveaux contenant une faune marine, les ostracodes sont peu nombreux. Il nous paraît vraisemblable que les ostracodes de la Formation El Molino devaient d'autant plus pulluler que l'influence marine était faible.

L'espèce *Cypris boliviana* créée par Pilsbry (1939) est considérée par lui comme dulçaquicole. Camoin et al. (1991) signalent des ostracodes (cités ci-dessus) "peu diversifiés et mal conservés, proches ("aff.", "cf.") de formes connues dans le Maastrichtien inférieur à moyen d'Argentine". Cette mention correspond aux dépôts du bassin de Neuquén en Argentine centro-occidentale. Le dépôt du Maastrichtien s'est effectué dans ce bassin à la faveur d'une nette transgression marine (Formation Jagüel) et les faciès d'où proviennent les formes citées se sont partiellement déposés dans des environnements margino-littoraux à alluviaux côtiers en relation avec la mer (Formations Huantraico, Loncoche ou Pircala) (Riccardi, 1988; Legarreta et al., 1989). Il est donc difficile d'affirmer que ces ostracodes indiquent un environnement strictement continental en Bolivie. Musacchio (1972) remarque que les ostracodes associés aux charophytes dans certains niveaux maastrichtiens du Nord-Ouest argentin ne présentent pas de formes marines typiques, mais il n'élimine pas la possibilité de communications temporaires avec le domaine marin au cours du Maastrichtien. De même, Stach et Angelozzi (1984) concluent de leur étude de microfossiles de la Formation Yacoraite (Nord-Ouest argentin) que "la présence d'ostracodes caractéristiques d'eaux douces à saumâtres, comme ceux appartenant aux genres *Eucandona*?, *Cypridopsis* et *Ilyocypris*, associés à des foraminifères anormalement développés, typiques d'eaux peu profondes et capables de tolérer des salinités inférieures à la salinité normale de l'eau de mer (*Miliolinella* sp.), suggère pour les niveaux porteurs un environnement littoral saumâtre, oligohalin, à influence marine, et probablement restreint".

Les **mollusques** de la Formation El Molino sont surtout connus par les études originales de Fritzsche (1924) et de Pilsbry (1939), auxquelles s'ajoutent des déterminations de Branisa (Branisa et al., 1964; Sempere et al., 1987) et quelques études ponctuelles récentes. La plupart ne peuvent être hélas replacés dans un contexte stratigraphique précis. Les déterminations de Fritzsche et de Pilsbry se référant au Groupe Puca sans plus de précision (sa stratigraphie détaillée n'a été définie qu'en 1962 par Lohmann et Branisa), nous nous sommes basés sur les descriptions lithologiques précises qui les accompagnent et sur le fait que la Formation El Molino est l'une des unités les plus fossilifères de ce groupe. Néanmoins, il convient d'être prudent quant à la signification de ces déterminations anciennes dont la révision systématique serait sans doute nécessaire.

Dans le Maastrichtien de Bolivie, les **gastéropodes** sont représentés par des Cerithiidae (*Cerithium polygyricum*, *C. pucaense*, *C. miraflorense*, *Eocerithium potosensis*, *Brachycerithium* sp.), des Loxonematidae (*Zygopleura* sp.), des Melaniidae (*Melanoides bicarinata*, *?Doryssa andicola*), des Naticidae (*Natica* sp., *Gyrodes* sp.), des Nerineidae (*Nerinea undulacostata*), des Paludinidae (*Paludina* cf. *fluviorum*), des Planorbidae (*Planorbis boliviensis*, *P. molino*, *Gyraulus* sp.), des Pleurotomidae (*Pleurotoma com-*

onensis, P. globosa), des Pseudomelaniidae (*Pseudomelania* sp.), des Pyramidellidae (*Turbonilla* sp.), et des Valvatidae (*Valvata humilis, V. yaviana, V. satira*). Il faut noter que Bonarelli (1927) considère que *Chemnitzia potosensis* d'Orbigny (1842), rebaptisée *Melania potosensis* par Brackebush (1883), est en fait un Cerithiidae (*Eocerithium potosensis*). A Agua Clara 2, on en trouve, entre autres, dans le niveau conglomératique à faune marine précédemment décrit. A Tiupampa 1 (Río Pucarani), de gros Cerithiidae sont associés au sélacien *Dasyatis schaefferi* (Gayet et al., 1991) et à un fragment de crocodile indéterminé (Marshall et al., 1985) dans des dépôts probablement estuariens.

Certains de ces groupes caractérisent généralement des eaux douces (Melaniidae, Paludinidae, Planorbidae, Valvatidae) et d'autres des eaux marines (Loxonematidae, Naticidae, Nerineidae, Pleurotomidae, Pyramidellidae). Si les Cerithiidae et Pseudomelaniidae existent dans des milieux marins, saumâtres ou d'eau douce, les *Cerithium* sont normalement marins mais peuvent supporter un envahissement de leur habitat par des eaux douces. Inversement, quelques espèces de *Planorbis* peuvent vivre dans de l'eau salée (Termier et Termier, 1952; Verniory, 1970).

Dans le Nord-Ouest argentin, les gastéropodes ont été étudiés par Bonarelli (1921, 1927) et Cossmann (1925), qui ont conclu de façon erronée à un âge triasique pour les calcaires de la Formation Yacoraite, maastrichtienne. Ces auteurs ont reconnu des Cerithiidae (six à dix espèces de *Brachycerithium*, quatre espèces de *Paracerithium*, deux espèces de *Eocerithium*), des Loxonematidae (quatre à quatorze espèces de *Zygopleura*, quatre à quinze espèces de *Katosira*, deux espèces de *Hypsipleura*, une à quatre espèces de *Stephanocosmia*, une à trois espèces de *Tyrsoecus*, ainsi que *Doellocosmia doelloi, Goniospira ameghinorum* et *Anoptychia* sp.), des Neritidae [*Naticopsis* (*Fedaiella*?) *andina*)] des Pseudomelaniidae (*Oonia* ?), des Purpurinidae (deux à quatre espèces de *Gonioconcha*) et des Spirostylidae (*Spirostylus elegans, Heligmostylus bonarellii*).

Les **bivalves** sont connus dans pratiquement tous les affleurements du "calcaire basal" de la Formation Chaunaca (Santonien inférieur), ainsi qu'à différents niveaux de la Formation El Molino, comme, dans son membre inférieur, peu au-dessus et en dessous du dernier niveau à stromatolithes à Agua Clara 2 et à l'extrême sommet de la barre de calcaire oolithique à Torotoro.

Dans le "calcaire basal" santonien de la Formation Chaunaca, il s'agit de Mytilidae du genre *Brachidontes* (Branisa et al., 1966), dont la longueur atteint couramment 17 à 23 mm. A La Palca (Potosí), ces Mytilidae sont associés à des Eotrigonodontidae (tétraodontiformes marins), ainsi qu'à de grosses graines fossiles suggérant la proximité de mangroves (J. Dejax, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France: com. pers., 1992). Selon S. Freneix (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France: com. pers., 1992), *Brachidontes* est un genre suspensivore, filtreur, faisant partie de l'épifaune marine, fixé par un byssus sur un substrat dur ou semi-enfoui dans des crevasses ou des cavités dans des régions exposées. Ce genre peut former des amas habitant des bancs d'huîtres (à *Crassostrea*), s'attacher à des racines de mangroves dans la zone interdidale ou sur des surfaces rocheuses subtidales peu profondes. *Brachidontes* correspond soit à une biocoenose lagunaire euryhaline et eurytherme dans des zones estuariennes sur substrat dur sableux ou sablo-vaseux, soit à une biocoenose médiolittorale inférieure dans des cavités de roches calcaires à mélobésiées, soit, enfin, à l'étage infralittoral, au-dessous de la tranche d'eau où le ressac est le plus actif. Certaines espèces actuelles préfèrent un habitat de baie dont la salinité varie de 18 à 34‰. Des associations à *Brachidontes* sont connues dans la Formation Kiowa du Crétacé inférieur du Kansas dans un faciès gréseux finement laminé représentant un habitat côtier (Scott, 1970). Dans la Fox Hills Formation (Maastrichtien), Dakota du Sud, ils sont récoltés dans le banc coquillier à *Crassostrea subtrigonalis* (Speden, 1970). Anecdotiquement, les espèces marines acuelles *Brachidontes minimus* et *Cardium edule* ont été signalées dans les eaux sursalées (47 g/l de NaCl) du Birket el Gessabaia (oasis de Siwa) dans le désert de Libye (Crawford, 1948).

Dans le Sud péruvien (Formation Vilquechico médiane), dans un niveau d'âge campanien moyen équivalent à "l'horizon vert supérieur" de la

Formation Chaunaca, un bivalve cardiidé et un gastéropode épitoniidé, marins, sont associés au sélacien *Schizorhiza stromeri* (Jaillard et al., sous presse).

Dans la Formation El Molino, de petits Mytilidae indéterminés ont été reconnus dans le membre inférieur, à Agua Clara 2. A Torotoro, les bivalves de l'horizon coquillier situé au sommet de la barre de calcaires oolithiques (séquence inférieure) correspondent à une association où deux formes au moins sont présentes. S. Freneix les attribue, toutefois avec un certain doute, à ?*Corbula* sp. aff. *Corbula pozo* Dailey et Poenoe (Corbulidae) et à ?*Eriphyla* sp. (Astartidae) (Fig. 11). Il s'agit de bivalves marins suspensivores, fouisseurs superficiels vivant sur des fonds meubles. Les Astartidae sont marins. Les Corbulidae, qui sont des formes de mers chaudes ou saumâtres, résistent en particulier aux stress physico-chimiques, ainsi qu'aux baisses de salinité et d'oxygénation. Certaines espèces se rencontrent dans les mers de basse salinité comme les mers Baltique (Rygg, 1970) et d'Azov (Casper, 1957), ainsi que les mers résiduelles telles les mers Caspienne et d'Aral (Zenkevich, 1963). Des associations à Corbulidae sont souvent citées dans des milieux euryhalins, parfois brachyhalins. *Corbula* sp. a aussi été observée par L. Branisa (in Sempere et al., 1987).

D'après Fritzsche (1924), Pilsbry (1939) et L. Branisa (in Sempere et al., 1987), la Formation El Molino a aussi livré des Corbiculidae (*Cyrena* aff. *venulina*, *C.* aff. *zimmermanni*, *C.* aff. *unculaeformis*, *C.* aff. *dorsata*, *C.* cf. *exarata*, *Corbicula dormitator*), des Crassatellidae (*Crassatella* sp.) et des Pisidiidae (*Pisidium* sp.). Les Corbiculidae vivent normalement dans des eaux saumâtres à douces, mais parfois marines, les Pisidiidae sont dulçaquicoles, tandis que les Crassatellidae sont marins.

Les mollusques de la Formation El Molino, sous réserve de la validité actuelle des déterminations anciennes, témoignent, comme les poissons, d'environnements dulçaquicoles, saumâtres ou marins. Ceux de la Formation Yacoraite (Maastrichtien du Nord-Ouest argentin) ont fourni les mêmes indications (Cossmann, 1925, fide Marquillas, 1986). En l'absence d'une localisation stratigraphique précise de la plupart de ces mollusques, nous ne pouvons que remarquer qu'au moins dix groupes à affinités thalassiques ont été reconnus.

Des tubes de **serpulidés** sont observables en lames minces à Agua Clara 2 (Fig. 10 C). Ces

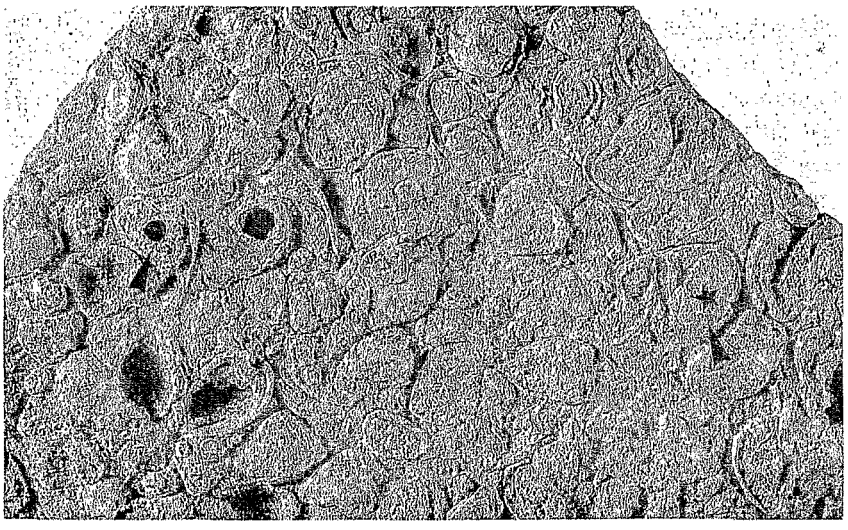

Fig. 11. Calcaire provenant de Torotoro montrant l'association de ?*Corbula* sp. aff. *Corbula pozo* (★) et ?*Eriphyla* sp. (●) (× 1). Photo N. Podevigne (URA 11 CNRS, Lyon).

Fig. 11. Limestone from Torotoro showing an assemblage of ?*Corbula* sp. aff. *Corbula pozo* (★) et ?*Eriphyla* sp. (●) (× 1). Photograph by N. Podevigne (URA 11 CNRS, Lyon).

tubes calcaires sont secrétés, généralement en milieu thalassique, par des annélides polychètes sédentaires.

Plusieurs groupes de **foraminifères** ont été reconnus jusqu'à présent dans la Formation El Molino, mais aucune étude exhaustive ne leur a encore été consacrée. Ce sont:

—des Valvulininae et des Ophtalmidiinae (G. Bizon, com. pers. à B. Beaudoin, Ecole des Mines, Paris, France, 1986), provenant des calcaires oolithiques du membre inférieur de la Formation El Molino à Capinota (45 km au sud de Cochabamba);

—des Discorbidae et des Miliolidae à test mince, signalés par Camoin et al. (1991; localités non précisées), mais également repérés à Agua Clara 2 (Fig. 10 G); des Miliolidae ont été signalés dans le Maastrichtien du Nord-Ouest argentin (Méndez et Viviers, 1973; Marquillas, 1985, 1986).

—des Nodosariidae, reconnus à Agua Clara 2 en association avec des débris d'échinides (Fig. 10 B, D, H) et à Hotel Cordillera 2.

Dans le Nord-Ouest argentin (Formation Yacoraite), des Miliolidae (*Miliolinella* sp.) et des Rotaliina indeterminés sont signalés par Stach et Angelozzi (1984).

Les représentants de ces familles de foraminifères sont indicateurs d'environnements thalassiques littoraux on margino-littoraux (Lévy, 1971). Cela est particulièrement vrai pour les Miliolidae qui sont des organismes essentiellement marins dont seules quelques espèces sont euryhalines, mais ne peuvent subsister dans des eaux de concentration saline inférieure à 30 g/l (Lévy, 1982). La famille des Nodosariidae n'est représentée, dans la nature actuelle, que par des taxons indicateurs d'un milieu franchement marin, jamais observés en lagunes.

Palma (1986) et Camoin et al. (1991) considèrent que la Formation El Molino s'est déposée en milieu continental permanent, bien que s'y rencontrent des organismes réputés marins. Cette interprétation conduit naturellement à s'interroger: (1) sur la signification écologique des foraminifères réputés être des organismes essentiellement marins; (2) sur l'aptitude de certaines espèces à pouvoir subsister et proliférer dans les eaux continentales du domaine limnique; et (3) sur la crédibilité de l'hypothèse de leur introduction dans le domaine athalassique.

Bien que les foraminifères, en général, soient considérés comme des organismes essentiellement marins ou quelque peu inféodés aux milieux de transition entre mer et continent, la question reste de savoir quelle signification accorder à ceux qui ont été décrits, par divers auteurs, dans les eaux continentales, situées à plusieurs dizaines ou centaines de kilomètres des rivages marins. Les données écologiques des milieux actuels montrent que certaines espèces littorales, mais surtout margino-littorales, peuvent effectivement proliférer dans des eaux continentales salées, dotées d'un chimisme adéquat, à la condition de s'y être trouvées introduites. Ce phénomène est vérifié dans les lacs endoréiques de Salton en Californie et du Qarun en Egypte, dont la salinité est poly-euhaline (Arnal, 1961; El-Maghraby et Dowidar, 1969) et où diverses espèces de foraminifères ont été artificiellement introduites par l'homme lors des opérations de ré-empoissonnement de ces lacs, par l'eau des conteneurs utilisés pour transplanter les poissons littoraux originaires des côtes du Texas (Lévy, 1991), et de la région d'Alexandrie (Lévy, 1989), respectivement. Des Rotaliidae, des Elphidiidae, des Miliolidae et même des Bolivinidae y sont apparues depuis lors (Lévy, 1984), mais leur présence ne paraît être qu'éphémère du fait de l'évolution continentale de ces milieux voués à une complète dessiccation. Dans le Qarun, cette conception infirme donc l'interprétation inappropriée d'un hypothétique transport par les oiseaux migrateurs (Gasse et al., 1987). Un autre exemple significatif est celui d'un lac de cratère saumâtre à dulçaquicole des îles Hawaï où l'apparition des foraminifères est encore manifestement due à diverses interventions anthropiques. En effet, ce lac qui abrite actuellement 41 espèces en était dépourvu en 1910 quand débutèrent les travaux d'aménagement d'un parc d'aquaculture destiné à la transplantation et à l'élevage des muges (Resig, 1974). Un autre cas est représenté par les mers Caspienne et d'Aral, détachées du domaine marin de la Paratéthys il y a près de 7 Ma, et dans lesquelles certaines espèces margino-littorales de foraminifères ont vécu jusqu'à l'époque actuelle: Nonionidae, Rotaliidae, Elphidiidae (Boltovskoy

et Wright, 1976). Leur subsistance peut s'y expliquer par la très grande étendue des nappes d'eau correspondantes et par l'évolution du chimisme des eaux, demeuré favorable (Lévy, 1984). Ainsi, certains foraminifères décrits par Brodsky (1928) en Asie centrale, dans des puits du Kara-Koum, sont des espèces relictes de la mer paratéthysienne qui recouvrait alors toute cette région aralo-caspienne, mais d'autres, plus franchement marines, comme *Textularia*, *Nodosaria*, *Lagena* et surtout *Globigerina*, sont indubitablement des formes remaniées, comme le soulignent Boltovskoy et Wright (1976). Il en est de même pour les foraminifères à caractère marin décrits par Gauthier-Lièvre (1935) dans les eaux de l'oued Rhir et qui correspondent, comme le considère à juste raison cet auteur, à un reliquat de la mer quaternaire qui recouvrait le sud-tunisien et le sud-constantinois.

Si donc certains foraminifères peuvent subsister dans certaines conditions et même proliférer dans les eaux continentales, lorsque leur chimisme le permet, la question essentielle est de savoir s'ils peuvent s'introduire dans les régions intracontinentales. En particulier, peuvent-ils être transplantés par les oiseaux d'eau migrateurs suivant l'hypothèse darwinienne sans cesse évoquée dans la littérature? Or, contrairement à certains organismes, les foraminifères ne sont pas protégés par un test hermétique les mettant à l'abri d'une dessiccation complète lors d'un hypothétique transport aérien. Dépourvus, par ailleurs, de formes de résistance (oeufs, kystes, etc.), leur transplantation ne paraît pas même envisageable au stade juvénile. Ces données sont étayées par leur absence complète dans les milieux lacustres actuels, endoréiques et non résiduels, même dotés d'un chimisme adéquat et, qui plus est, fréquentés par une avifaune migratrice (Lévy, 1991). Cette interprétation est concordante avec les observations de Zaninetti (1982) sur les foraminifères des étangs du Golfe du Lion où, chaque année, en automne, la redistribution des saumures des marais-salants dans les étangs provoque leur raréfaction suivie par de nouvelles proliférations massives au printemps, lors du pompage des eaux littorales. Or, puisque les espèces marines sont différentes de celles des étangs, il semble que leur repeuplement rapide ne puisse résulter que de leur subsistance dans les eaux résiduelles de ceux-ci et ne pas être imputée aux oiseaux, du fait même qu'il s'effectue sur une si grande échelle et pendant un intervalle de temps aussi restreint.

En conséquence, les foraminifères de la Formation El Molino n'ont pu apparaître ni se développer spontanément dans un milieu lacustre permanent, même oligohalin. Leur présence plaide au contraire en faveur d'au moins une ingression marine dont les traces sont perceptibles dès la base du membre inférieur. L'adjonction d'organismes continentaux dans des niveaux sus-jacents aux niveaux à nette influence marine, puis leur substitution aux organismes marins dans des niveaux surincombants et dans la Formation Santa Lucía sus-jacente, suggèrent que les épisodes transgressifs ont été suivis par l'établissement d'environnements de type margino-littoral résiduel, caractérisés par la pauvreté spécifique observée par Camoin et al. (1991) dans des niveaux par ailleurs non précisés. En tout état de cause, il semble douteux que certains des Miliolidae mentionnés par ces auteurs puissent être des *Pyrgo*, car ce genre n'est représenté que par des espèces authentiquement marines et strictement sténohalines, ne pouvant ainsi s'accommoder d'influences continentales. Il pourrait plutôt s'agir de *Sinuloculina* (= *Pseudotriloculina*) dont certaines espèces sont connues en milieu margino-littoral.

La flore

Les **stromatolithes** de la Formation El Molino et de ses équivalents ont été signalés, dès 1921, par Bonarelli dans le Nord-Ouest argentin et nommés *Pucalithus* par Steinmann (in Fritzsche, 1924). Différentes localités du bassin centro-andin montrent jusqu'à une dizaine de niveaux stromatolithiques, d'une hauteur allant de 0,1 à 1 m environ, en lentilles ou en bancs continus. Ils apparaissent dès la base de la Formation El Molino et se rencontrent jusque dans sa partie sommitale. Leur fréquence semble croître vers le Sud et les plus épais d'entre eux se rencontrent dans le Nord-Ouest argentin.

Quelques points nous semblent importants à signaler:

—Les principaux niveaux à stromatolithes actuellement connus sont situés dans les trois-quarts inférieurs de la séquence inférieure, dans les premiers mètres de la séquence médiane, et dans les parties inférieure et supérieure de la séquence supérieure de la Formation El Molino. C'est dans la partie inférieure de la séquence inférieure qu'ils connaissent le plus fort développement, et c'est aussi là que les niveaux témoignant d'une influence marine sont le mieux représentés. Les niveaux stromatolithiques sont plus rares dans les membres médian (La Palca) et supérieur (dans ce dernier cas, ils sont bien développés à Torotoro 7, assez bien à Pajcha Pata 2, et plus discrètement à La Palca et à Tambo Colorado).

—Les stromatolithes sont apparemment absents des parties régressives des deux premiers membres de la Formation El Molino, ainsi que de la partie lacustre de la Formation Santa Lucía sus-jacente.

—A Agua Clara 2, le niveau conglomératique à échinodermes, déjà mentionné, se situe immédiatement au-dessus d'un niveau stromatolithique. Deux autres niveaux à faune marine sont présents à 30 cm et à environ 1 m au-dessus de ce même niveau stromatolithique.

—D'après G. Tronchetti (Université de Marseille, France: com. pers. à T.S., 1990), les foraminifères sont apparemment moins rares à proximité stratigraphique de ces niveaux stromatolithiques.

Le développement de ces stromatolithes est parfois spectaculaire, notamment en Argentine dans la région de Salta (extrémité sud du bassin centro-andin). Un tel développement de ces constructions bactério-algaires suggère qu'il n'a pu s'effectuer qu'à la faveur de l'établissement de conditions physico-chimiques particulières. Cependant, nos corrélations détaillées entre coupes éloignées de quelques kilomètres à quelques dizaines de kilomètres montrent que les niveaux stromatolithiques n'ont pas de grande extension latérale et ne correspondent probablement qu'à des sous-environnements d'un milieu plus étendu.

D'après Camoin et al. (1991), les stromatolithes de la Formation El Molino se seraient construits dans un milieu continental oligohalin. Vu leur association spatiale avec des faciès à influence marine, on peut cependant se demander si ces stromatolithes sont tous effectivement lacustres comme l'affirment ces auteurs. Même si l'absence n'est jamais une preuve, il faut noter que les stromatolithes semblent absents des parties à plus nette influence continentale, localement lacustres, des formations El Molino et Santa Lucía. Rappelons que les stromatolithes étaient communs dans les environnements intertidaux à supratidaux jusqu'à la fin du Crétacé, et qu'il en existe encore aujourd'hui dans ces milieux (Monty, 1979).

La plus grande fréquence et le plus fort développement des stromatolithes à l'extrémité sud du bassin, donc dans les régions les plus éloignées des influences marines (voir ci-après), suggèrent néanmoins qu'ils se sont construits dans des conditions écologiques particulières: on songe à un environnement calme, abrité, avec une certaine influence continentale, de type supratidal sensu lato. Ces conditions auraient notamment été réunies en Bolivie lors des pulsations transgressives de la partie inférieure de la séquence inférieure de la Formation El Molino, où l'on observe plus fréquemment les stromatolithes. Il est en outre envisageable, étant donné la présence de niveaux marins juste au-dessus de certains niveaux stromatolithiques (à Agua Clara 2 par exemple), que la croissance de ceux-ci ait été interrompue par des arrivées d'eau plus franchement marine. Dans cette optique, il serait sans doute intéressant d'étudier systématiquement et en détail tous les niveaux immédiatement sous- et sus-jacents aux stromatolithes.

Des kystes de **dinoflagellés** ont été trouvés dans la Formation El Molino (industrie pétrolière, inédit; J. Oller, YPFB, Bolivie: com. pers., 1991) ainsi que dans la Formation Yacoraite du Nord-Ouest argentin (Moroni, 1982; M. Quattrochio, Argentine: com. pers. à J. Oller, 1990). Leur étude détaillée reste à faire. A Agua Clara 2, dans un niveau à poissons marins, des *Thoracosphaera* ont pu être observés au MEB (Fig. 10 I). Ces dinoflagellés à test calcaire sont connus dans des milieux marins. Ils peuvent vivre en milieu légèrement dessalé mais sont totalement inconnus dans les eaux oligohalines (D. Noël, Muséum national d'Histoire naturelle: com. pers., 1992).

A Agua Clara 2, le niveau à échinodermes (séquence inférieure de la Formation El Molino)

montre des **calcisphères** de forme ronde (Fig. 10 G). Ces calcisphères peuvent être attribuées à la famille des Calcispherulidae, généralement présente au Crétacé supérieur dans les dépôts marins du monde. Elles caractérisent, comme toutes les calcisphères, un milieu thalassique. Elles sont cependant peu nombreuses et relativement petites, suggérant que le milieu leur était peu favorable et donc pas marin franc. En effet, d'après Saint-Marc (1974), le diamètre des calcisphères est généralement compris entre 0,02 mm et 0,14 mm; celui des calcisphères observées dans la Formation El Molino ne dépasse pas 0,08 mm.

Les **charophytes** caractérisent généralement un milieu dulçaquicole bien que certaines puissent supporter d'importantes variations de salinité. En effet, certaines espèces de charophytes halophiles ne requièrent généralement des eaux oligohalines à mésohalines que pendant leur germination, mais peuvent ensuite s'accommoder au stade adulte de conditions hyperhalines (Lévy et Lucas, 1971). En tout état de cause, les gyrogonites, qu'on trouve en très petit nombre dans les parties transgressives de la Formation El Molino et de ses équivalents, deviennent abondantes, voire majoritaires, dans leurs parties régressives, qui semblent correspondre à des périodes d'émersion partielle et de sédimentation continentale à épisodes lacustres plus ou moins fréquents (Stach et Angelozzi, 1984; Jaillard et al., sous presse).

Conclusions des données paléontologiques

Avant de discuter de l'ensemble des formes marines, il est nécessaire de parler des amphibiens et des mammifères terrestres, seuls vertébrés continentaux liés inconditionnellement aux eaux douces (en dehors de certains groupes de poissons cités précédemment). Ils sont, pour l'instant, inconnus dans la Formation El Molino et présents seulement dans la Formation Santa Lucía, continentale (Rage, 1986, 1991; Muizon et al., 1983). Comme pour les reptiles, l'âge des formations ne peut expliquer à elle seule cette différence puisque les amphibiens et les mammifères sont connus dès le Campanien en Argentine (Baez, 1982, 1987; Bonaparte, 1987) et au Brésil (Baez, 1985; Baez et Peri, 1989; Bertini et al., 1992) .

De nombreuses données présentées ci-dessus s'opposent a priori à une interprétation résolument continentale de l'environnement de dépôt de la Formation El Molino dans son ensemble. Il convient d'abord de rappeler que le cadre stratigraphique indique clairement que la Formation El Molino a commencé à se déposer à la faveur de l'établissement d'un corps d'eau sur un substrat jusqu'alors couvert par des paléosols, c'est-à-dire à la faveur d'une "transgression" sensu lato, qu'elle ait été marine ou lacustre.

La diversité des taxons chez les poissons à affinités marines de la Formation El Molino, parfois associés dans un même niveau (Tableau 3), plaide dans ces cas pour une origine marine. Nulle part, actuellement, on ne connaît d'associations de sélaciens et/ou d'actinoptérygiens marins aussi variées dans des eaux continentales. Une même remarque peut être faite pour les mollusques. L'adaptation à un milieu lacustre pour l'ensemble de la Formation El Molino, telle qu'implicitement proposée par Palma (1986) et Camoin et al. (1991), concernerait donc onze espèces de sélaciens appartenant à trois familles et deux ordres différents, deux espèces de pycnodontes (une seule famille), trois espèces de "salmoniformes" (appartenant à trois familles différentes) et une espèce de tétraodontiformes, dix groupes de mollusques à affinités thalassiques, autant d'exceptions qui s'ajouteraient à celles apportées par les foraminifères, les échinodermes, les serpules, les calcisphères et les dinoflagellés. Toutes ces formes se seraient introduites, par des voies difficiles à imaginer, dans un environnement lacustre établi sur un substrat continental au début du dépôt de la Formation El Molino et séparé du domaine thalassique soumis à la même époque aux transgressions maastrichtiennes. Il nous paraît plus vraisemblable de considérer que tous ces taxons à affinités marines, que l'on rencontre dans des niveaux appartenant aux parties transgressives de la Formation El Molino, ont pénétré, à la faveur de ces transgressions, depuis le domaine plus franchement marin situé au Nord, dans le bassin centro-andin avec lequel il communiquait.

Les Tableaux 2 et 3 donnent la position stratigraphique des poissons présents dans les formations El Molino et Santa Lucía. On constate que les formes réputées marines ne sont présentes que

dans les séquences inférieure et médiane de la Formation El Molino, à l'exception d'un sélacien dans la séquence supérieure à Torotoro 7. La limite Crétacé–Tertiaire, probablement située entre les séquences médiane et supérieure (Gayet et al., 1991), ne peut expliquer cette disparition puisque la plupart des taxons perdurent ailleurs au moins jusqu'à l'Eocène (et pour certains jusqu'à l'actuel). Elle peut juste, éventuellement, expliquer l'absence dans le membre supérieur, des Rhombodontidae et des Sclerorhynchidae (sélaciens), des Semionotidae ("holostéens") qui ne dépassent pas le Crétacé et des Lepisosteidae ("holostéens") qui semblent disparaître, en Amérique du Sud, à la fin du Crétacé.

La présence d'éléments dissociés de poissons dulçaquicoles ou bivalents dans les niveaux marins des membres inférieur et médian de la Formation El Molino évoque un environnement côtier où des éléments osseux de poissons dulçaquicoles étaient amenés post mortem par des cours d'eau. En effet, les squelettes trouvés en connexion dans la Formation El Molino (*Gasteroclupea* et cf. Cyprinodontiformes) apparaissent isolés dans leur niveau ou associés à des ostracodes ou à des restes de plantes, mais ne sont pas connus dans les gisements contenant une faune marine.

Il nous semble donc indéniable que des niveaux marins ou à influence marine alternent avec des niveaux continentaux au sein de la Formation El Molino. Celle-ci ne constitue pas un cas unique en son genre où des faunules littorales à margino-littorales apparaissent associées à des faunes dulçaquicoles dans des dépôts intra-continentaux. D'autres exemples sont connus dans la littérature et à diverses époques géologiques, notamment dans le Cénozoïque de la péninsule ibérique (Anadón, 1989), dans certains dépôts du Quaternaire saharien (Lévy, 1991) ainsi que dans la mer Baltique actuelle (P. Janvier, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France: com. pers., 1992).

A elles seules, les données paléoichthyologiques de la Formation El Molino démontrent, d'une part, qu'un nombre non négligeable d'espèces de poissons marins a pu pénétrer dans le bassin centro-andin au Maastrichtien et donc que celui-ci communiquait au moins périodiquement avec un domaine franchement marin et, d'autre part, que du matériel osseux d'espèces dulçaquicoles parvenait également au bassin, probablement grâce aux cours d'eau qui s'y jetaient. En raison du caractère endémique de l'ichthyofaune sélacienne du bassin andin et de l'absence de formes nectiques franchement marines comme les requins, le milieu avait été interprété comme un bras de mer peu profond, aux influences marines atténuées par les arrivées d'eau douce du continent et présentant donc de fortes variations de salinité (Cappetta, 1975).

Il est cependant important de signaler que les relations entre les faunes thalassoïdes et athalassiques varient selon les niveaux. A la base du membre inférieur de la Formation El Molino, on observe une intercalation de niveaux gréseux, parfois conglomératiques, calcaires et/ou marneux qui contiennent des faunes dulçaquicoles strictes et/ou saumâtres (squelettes complets de *Gasteroclupea* ou de cf. Cyprinodontiformes, lumachelles à ostracodes, etc.), marines strictes (niveaux à sélaciens, à Ichthyotringoidei) ou mixtes (contenant généralement les formes marines décrites ci-dessus associées à des formes réputées dulçaquicoles). Tous les niveaux fossilifères, loin de là, ne contiennent pas des poissons marins, mais plusieurs d'entre eux situés notamment à Agua Clara, Hotel Cordillera, Pajcha Pata, Vila Vila et Torotoro ont fourni des formes marines seules ou plus généralement mélangées à des formes dulçaquicoles (Tableau 3). Torotoro est une localité où trois niveaux ont fourni des éléments marins sans faune dulçaquicole associée.

Aux actinoptérygiens marins et aux sélaciens s'ajoutent des échinodermes, des serpulidés, des groupes normalement marins de gastéropodes et de bivalves, des foraminifères, des dinoflagellés marins et des calcisphérulidés, qui s'inscrivent dans cette logique d'un milieu margino-littoral connecté à la mer pour les niveaux où ils ont été rencontrés, la plupart du temps en association. Il est difficile, voire impossible, d'imaginer pour l'ensemble de la Formation El Molino un environnement en permanence strictement continental où tant d'espèces marines se seraient adaptées, créant autant d'exceptions au mode de vie connu pour chacune d'elles.

Interprétation paléogéographique

Le contexte paléogéographique et paléogéodynamique semble éclairer la question dans son ensemble. Il faut en effet s'interroger sur le fonctionnement géotectonique du bassin et sur l'origine de la subsidence qui a permis l'accumulation de parfois plus de 500 m de sédiments au cours du Maastrichtien.

Les progrès réalisés ces dernières années dans notre connaissance des bassins andins indiquent que le bassin maastrichtien centro-andin présentait une organisation générale assez simple (Fig. 12) autour d'un axe subméridien à NNW–SSE, avec des dépôts fluviatiles au Sud (Salfity et Marquillas, 1986; Gómez-Omil et al., 1987; Sempere et Marshall, sous presse) et marins au Nord (Moreno, 1970; Sempere et al., 1987, 1988; Jaillard et Sempere, 1989; Sempere, sous presse). L'ensemble des paléocourants relevés en Bolivie témoigne effectivement d'un approfondissement général vers le Nord-Nord-Ouest selon cet axe. Il semble donc qu'une éventuelle communication avec l'Atlantique Sud au travers du seuil formé par l'"Arco del Quirquincho" (voir Salfity et al., 1985) n'ait pu être que très temporaire, lors des maxima transgressifs.

Dans le Nord chilien, les faciès rencontrés sont peu épais et essentiellement fluviatiles, avec des paléocourants dirigés vers le Nord-Nord-Est à Nord-Nord-Ouest (Sempere et Marshall, sous presse). Près du point triple Chili–Argentine–

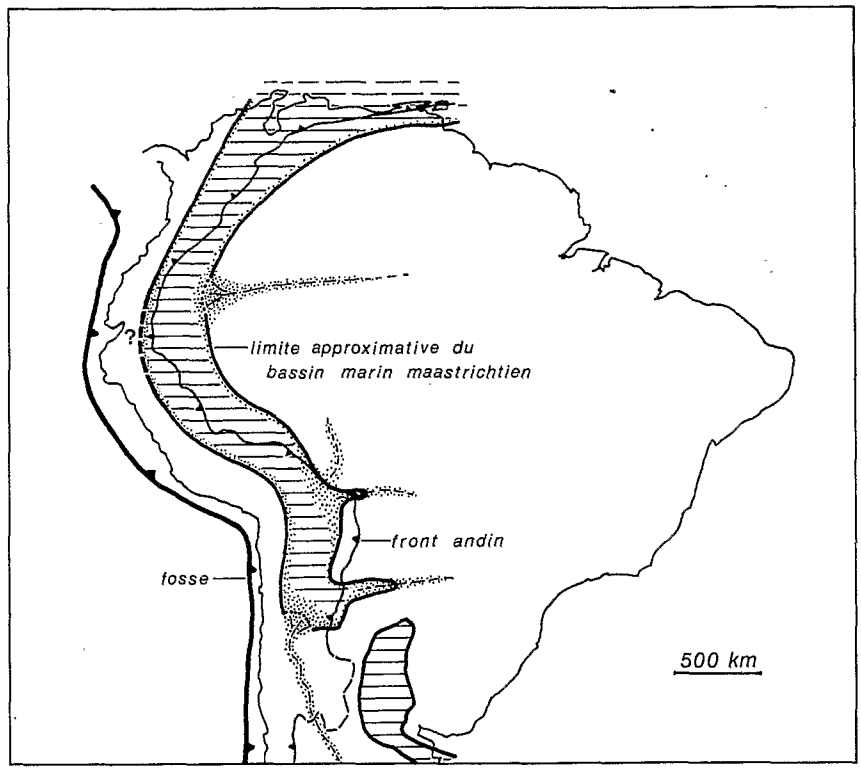

Fig. 12. Schéma paléogéographique du nord de l'Amérique du Sud au Maastrichtien (d'après Sempere, sous presse). On note (hachures horizontales) la position particulière de la Bolivie et du Nord-Ouest argentin à l'extrémité australe d'un bassin d'arrière-arc (et d'avant-pays), allongé, marin à marin restreint, qui communiquait avec la mer ouverte dans la région du Vénézuéla actuel. Plusieurs fleuves importants, dont le paléo-Amazone, se jetait dans ce bassin, en y déversant matériel clastique (points) et eau douce.

Fig. 12. Paleogeographic sketch-map of northern South America for the Maastrichtian showing the peculiar position of the Bolivian and northwestern Argentine regions at the southern tip of an elongated marine to restricted-marine, back-arc (foreland) basin (horizontal hatching) connected to the open sea in present-day Venezuela (after Sempere, in press). Several large rivers, including the paleo-Amazon river, were contributing clastics (dots) and fresh water to the basin.

Bolivie, on note la présence de dépôts continentaux à dinosaures, surmontés par quelques mètres de calcaires oolithiques présentant des brèches de dissolution.

Dans le Nord-Ouest argentin se succèdent les formations Lecho (grès de teintes claires), Yacoraite (carbonates), Tunal (marnes vertes) et Olmedo (marnes noirâtres), dont l'ensemble équivaut à la Formation El Molino (Salfity et Marquillas, 1986; Sempere et al., 1987, 1988; Sempere, sous presse). Parmi elles, la Formation Yacoraite a fait l'objet d'une précieuse synthèse (Marquillas, 1985, 1986). On y note la rareté des évaporites, comme en Bolivie, et l'envahissement de l'extrémité sud du bassin par des faciès gréseux (Gómez-Omil et al., 1987; Marquillas et Salfity, 1989), qui suggèrent qu'un fleuve important débouchait depuis le Sud dans cette région. Des grès continentaux attribués au Maastrichtien sont connus plus au Sud (Salfity et Marquillas, 1986) et semblent définir un domaine fluviatile, qui devait être drainé vers le Nord (Fig. 12). La Formation Yacoraite a fourni une ichthyofaune qui, bien que n'étant pas toujours le meilleur indicateur des conditions de salinité, évoque cependant "un milieu marin anormal (mixte ou saumâtre) à continental strict" (Cione et Pereira, 1985). La plupart des auteurs argentins envisagent, ou du moins n'écartent pas, la possibilité de niveaux, limités temporellement et géographiquement, correspondant à des dépôts marins quasi normaux (Moreno, 1970; Benedetto et Sánchez, 1972; Musacchio, 1972; Méndez et Viviers, 1973; Castaños et al., 1975; Marquillas, 1985, 1986; Cione et Pereira, 1985; Gómez-Omil et al., 1987). Notons que dans le Nord-Ouest argentin les poissons marins sont en nombre plus restreint que dans la Formation El Molino.

En Bolivie, deux domaines paléogéographiques "interne" et "externe", séparés par une zone à barrières oolithiques, avaient été reconnus (Castaños et al., 1975), puis précisés (Sempere et al., 1987, 1988), en admettant un contexte marin sensu lato du fait des données paléontologiques (les environnements lacustres "bordier", "ouvert" et "marginal" de Camoin et al. (1991) sont calqués sur ces trois domaines, respectivement). Du fait de la mise en évidence des trois séquences présentées ci-dessus, cette partition paléogéographique n'est en fait valable que pour les parties inférieures des séquences inférieure et médiane. Récemment, une étude indépendante (Okamoto et al., 1990) a réitéré, sur des bases strictement sédimentologiques, une interprétation marine sensu lato d'une partie au moins de la Formation El Molino dans la région de Camargo. L'axe paléogéographique du bassin passait approximativement par l'actuelle zone de transition entre Altiplano et Cordillère Orientale (Sempere, sous presse).

Dans le Sud péruvien, le Crétacé supérieur est principalement représenté par des argiles et marnes rouges, brunes ou vertes sur l'ensemble du bassin. Au Sénonien inférieur (Coniacien–Santonien), celles-ci contiennent des faunes marines (ammonites) dans les secteurs occidentaux, alors que la zone orientale sud-péruvienne, plus proximale, en est dépourvue. Au Sénonien supérieur (Santonien supérieur?–Maastrichtien), le domaine occidental émerge sous l'effet de la phase tectonique péruvienne (Steinmann, 1929; Jaillard, sous presse) et la zone orientale reçoit seule une sédimentation partiellement marine. Dans cette dernière zone, les dépôts du Crétacé terminal, stratigraphiquement équivalents à la Formation El Molino (Formation Vilquechico supérieure: Jaillard et al., sous presse), sont caractérisés par la présence de séquences sédimentaires transgressives-régressives, comme en Bolivie. Les séquences débutent par des argiles ou calcaires noirs à poissons et mollusques, qui ont livré un aptychus (Audebaud, 1973), et se terminent par des argiles ou marnes rouges ou bariolées en partie d'origine lacustre, à charophytes et intercalations de calcaires verts à ostracodes et gastéropodes. L'équivalent de la séquence inférieure de Bolivie montre une base marquée par l'importance des apports gréseux, et se poursuit par des faciès plus carbonatés, qui ont livré dans le domaine est-péruvien des foraminifères et des huîtres (Müller et Aliaga, 1981) et semblent correspondre au maximum de la transgression maastrichtienne, comme en Bolivie. L'équivalent de la partie inférieure de la séquence médiane de Bolivie, de couleur verte, est généralement carbonaté, mais peut devenir gréseux sur la bordure ouest du bassin (Jaillard et al., sous presse). Ces séquences peuvent apparemment se corréler sur l'ensemble du bassin centro-

andin, et semblent être liées à certaines des transgressions eustatiques enregistrées entre le Campanien terminal et le Paléocène basal (voir Haq et al., 1987).

En allant vers le Nord, le caractère marin des dépôts maastrichtiens s'accentue. En effet, l'équivalent de la partie moyenne de la séquence inférieure de la Formation El Molino (Formation Cachiyacu) a livré dans le domaine est-péruvien des foraminifères (*Ammobaculites*, *Haplophragmoides*), des huîtres (Müller et Aliaga, 1981), et quelques ammonites (*Sphenodiscus*, in Rodríguez et Chalco, 1975; indéterminées, in Vargas, 1988). Dans l'Oriente équatorien, outre de nombreux ostracodes, charophytes et dents de poissons, on y connaît des foraminifères benthiques (*Rzehakina epigona*, *Siphogenerinoides* aff. *cretacea*, *Neobulimina canadensis*, *Spiroplectammina* sp.) et des formes planctoniques (Rotaliidae, *Hedbergella* sp., *Guembelina* cf. *globulosa*, *Globotruncana* cf. *lapparenti*) (déterminations J. Sigal, in Faucher et al., 1971; Bristow et Hoffstetter, 1977). Sur la bordure occidentale de ce bassin, vers 2°30'S, affleurent des marnes et des calcaires à foraminifères maastrichtiens, contenant des crinoïdes, des bivalves et des ammonites géantes indéterminables (Faucher et al., 1971). Dans le Sud-Ouest équatorien (4°S, 79°30'W), Kennerley (1973) signale des dépôts marins qu'il attribue au Maastrichtien, et qui ont récemment livré: à leur base, des ammonites très probablement santoniennes (détermination P. Bengtson); dans leur partie médiane, des foraminifères d'âge Campanien moyen à Maastrichtien (détermination Petroecuador); dans leur partie supérieure, des foraminifères indiquant un âge Crétacé supérieur. Ces données suggèrent que le bassin maastrichtien centro-andin, en plus de sa communication avec la mer des Caraïbes par le Vénézuela actuel (Mourier et al., 1988; Sempere, sous presse), a pu communiquer à l'Ouest avec le Pacifique au niveau du sud de l'Equateur actuel (Fig. 12).

Curieusement, Camoin et al. (1991) déduisent de leur étude sommaire du seul Maastrichtien bolivien que des conditions continentales auraient régné de façon permanente dans le bassin centro-andin après le Cénomanien, ce qui, selon eux, remettrait en cause une "migration" vers l'Est de la sédimentation marine au Crétacé supérieur. Les données paléobiologiques, sédimentologiques, stratigraphiques et les estimations de la subsidence montrent que c'est pourtant cette dernière que l'on observe (Jaillard, sous presse; Sempere, sous presse). Le caractère partiellement marin des dépôts n'a que peu d'importance au regard de ce qui est primordial pour l'interprétation de l'évolution géotectonique de la région, à savoir la migration vers le craton oriental de l'axe paléogéographique du bassin, qui constitue un phénomène géodynamique désormais classique dans l'évolution des bassins d'avant-pays (Flemings et Jordan, 1989). C'est selon cet axe paléogéographique, topographiquement déprimé, que se sont produites, depuis le Nord, les différentes transgressions. Celles-ci ont été contrôlées par les fluctuations eustatiques globales, d'une part, et par la relation entre subsidence et apports sédimentaires, d'autre part. Il faut souligner que cet axe paléogéographique ne coïncide pas nécessairement avec l'aire de subsidence maximale du système (ibid.). Dans cette optique, toute réactivation de la surcharge tectonique des paléo-Andes sur la bordure occidentale de la plaque sud-américaine a provoqué une accélération de la subsidence, laquelle a pu permettre des incursions marines lorsque le contexte eustatique global était suffisamment favorable. L'influence marine a pu se maintenir, pendant les périodes de haut niveau marin, tant que les apports ne suffisaient pas à combler le volume d'accomodation laissé libre par les regains de subsidence. Corrélativement, l'extension vers le Sud de ces incursions a été contrôlée par les mêmes facteurs. En toute logique, la fréquence et/ou l'épaisseur des niveaux marins, dont le recensement exact reste à faire (si tant est qu'il est possible), devrait diminuer du Nord vers le Sud, ce qui semble à première vue être le cas.

Conclusion

Au Maastrichtien, époque de transgressions globales (voir Haq et al., 1987) bien marquées en Amérique du Sud (Zambrano, 1981), le bassin d'avant-pays des paléo-Andes présentait une architecture simple et cohérente, de type "underfilled", qui a rendu possibles dans le domaine centro-

andin des incursions marines depuis le Nord (Fig. 12). Celles-ci ont été contrôlées par le jeu des fluctuations eustatiques globales et des variations locales de la subsidence dues aux à-coups de la propagation vers le craton des chevauchements paléo-andins.

Cette interprétation rend compte de l'ensemble des diverses données actuellement disponibles, et notamment de la diminution apparente, en nombre, netteté et fréquence, des caractéristiques marines vers le Sud, c'est-à-dire dans la partie centro-andine de ce bassin. Celle-ci correspondait à une vaste aire de sédimentation, où les éventuelles influences marines étaient atténuées par les arrivées d'eau douce du continent, et qui présentait de fortes variations de salinité, ce sur quoi s'accordent la plupart des auteurs.

En outre, nos travaux, encore en cours, indiquent que les niveaux à influence marine se groupent préférentiellement dans certaines parties de la Formation El Molino (trois-quarts inférieurs de la séquence inférieure, et base de la séquence médiane, notamment), d'où des niveaux à forte influence continentale ne sont toutefois pas absents. On y note en effet l'alternance fréquente de niveaux à influence marine et de niveaux plus continentaux. Il y a donc nécessité, dans toute étude du Maastrichtien des Andes centrales, de travailler niveau par niveau et d'éviter les interprétations trop générales. Même si des études plus précises sont nécessaires, il nous semble douteux qu'il n'existe dans la série qu'un nombre restreint de niveaux marins, surtout lorsqu'on va vers le Nord.

En Bolivie, c'est la partie inférieure de la Formation El Molino qui paraît le mieux témoigner d'une période d'incursions marines. Frenguelli (fide Marquillas, 1986), se référant au Maastrichtien calcaire du Nord-Ouest argentin, estimait dès 1930 que "l'ingressione marina non fu completa e persistente, ma parziale, transitoria, intermittente, temporanea o semplicemente fugace." En dépit de son immensité, le bassin était en effet remarquablement plat, peu profond à subémergent. Situé en position d'arrière-arc, il correspondait au bassin d'avant-pays des paléo-Andes (Sempere, sous presse), et c'est dans sa partie axiale que se sont déposés les faciès témoignant d'influences marines. Cette paléogéographie particulière, dont il ne semble pas exister d'équivalent dans la nature actuelle, permet d'expliquer comment un environnement marin restreint a pu s'étendre sur une telle surface pendant certaines périodes. La Bolivie andine et le Nord-Ouest argentin étaient localisés dans un cul-de-sac, à l'extrémité sud d'un bassin andin épicontinental allongé en "doigt-de-gant", communiquant avec le domaine océanique vraisemblablement dans la région de l'actuel Vénézuéla, 3800 km plus au nord (Fig. 12). En outre, à en juger par l'abondance des faciès sableux déposés à l'extrémité sud du bassin, ainsi que dans la branche nord-ouest/sud-est des Andes boliviennes et sur la bordure sud-ouest du bassin sud-péruvien, d'importants cours d'eau devaient déboucher dans ce cul-de-sac épisodiquement "marin" et alimenter en eau douce ce domaine où la tranche d'eau était faible (Sempere, ibid.). La conjonction de ces conditions particulières (époque de transgressions marines globales et de réactivations de la subsidence tectonique péri-andine, position à l'extrémité d'un bassin en doigt-de-gant, faible profondeur, alimentation par des fleuves importants) a contribué à donner au Maastrichtien centro-andin ses caractéristiques si particulières.

Remerciements

Les missions de terrain ont pu être réalisées grâce au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS-URA 12, Paris; 1981), au Muséum National d'Histoire Naturelle (Action Spécifique, Paris; 1983–1989), à la National Geographic Society (2467-82; 1983, 1989), à l'Orstom (UR 1H), à Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (YPFB), à l'Asociación Boliviana de Paleontología (ABP, Cochabamba), à l'Institut Français d'Etudes Andines et à Varig (lignes aériennes brésiliennes). Nous remercions nos collègues sud-américains L. Branisa, C. Cherroni, M. Cirbián, R.A. Marquillas, J. Oller, J.A. Salfity pour les discussions fécondes que certains d'entre nous ont eu avec eux. Nous remercions, pour les renseignements qu'ils nous ont donnés, les collègues français et étrangers dont les noms sont cités dans le texte ("com. pers.") ainsi que les rapporteurs, P. Bengtson (Allemagne), R.

Hoffstetter (France) et un anonyme pour les remarques pertinentes faites sur notre travail. Nous remercions également C. Chancogne (URA 12 CNRS, Paris) pour les photos au MEB, N. Podevigne (URA 11 CNRS, Lyon) pour les photos macroscopiques et A. Armand pour la scannérisation de certains dessins.

Bibliographie

Aguilera, E. et Salas, H., 1989. Estudio petrográfico sobre la Formación El Molino del Cretácico superior en la zona andina de Bolivia. Mem. VIII Congr. Geol. Bol., 1: 243–272.

Alonso, R.N., 1980. Icnitas de dinosaurios (Ornithopoda, Hadrosauridae) en el Cretácico Superior del Norte de Argentina. Acta Geol. Lilloana, 15 (2): 5564.

Anadón, P., 1989. Los lagos salinos interiores (atalásicos) con faunas de afinidad marina del Cenozoico de la Penín sula Ibérica. Acta Geol. Hisp., 24 (2): 83–102.

Arambourg, C., 1952. Les vertébrés fossiles des gisements à phosphates (Maroc–Algérie–Tunisie). Notes Mém. Serv. Géol. Maroc, 118: 1–188.

Arambourg, C. et Joleaud, L., 1943. Vertébrés fossiles du Bassin du Niger. Bull. Dir. Mines A.O.F., 7: 1–74.

Arnal, R.E., 1961. Limnology, sedimentation and microorganisms of the Salton Sea (California). Bull. Geol. Soc. Am., 72 (3): 427–478.

Argollo, J., Buffetaut, E., Cappetta, H., Fornari, M., Hérail, G., Laubacher, G., Sigé, B. et Viscarra, G., 1987. Découverte de vertébrés présumés paléocènes dans les Andes septentrionales de Bolivie (Río Suches, synclinorium de Putina). Geobios, 20 (1): 123–127.

Audebaud, E., 1973. Geología de los cuadrángulos de Ocongate y Sicuani. Bol. Inst. Geol. Min. Metal., 25, 72 pp.

Baez, A.M., 1982. Redescription and relationships of *Saltenia ibañezi*, a late Cretaceous pipid frog from northwestern Argentina. Ameghiniana, 18 (3–4): 127–154.

Baez, A.M., 1985. Anuro leptodactílido en el Cretácico superior (Grupo Bauru) de Brasil. Ameghiniana, 22 (1–2): 75–79.

Baez, A.M., 1987. The late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part III: Anurans. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. B. Rivadavia, Paleontol., 3 (3): 121–130.

Baez, A.M. et Perí, S., 1989. *Baurubatrachus pricei*, nov. gen., nov. sp., un Anuro del Cretácico superior de Minas Gerais, Brasil. An. Acad. Bras. Cienc., 61 (4): 447–458.

Barale, G., Blanc-Louvel, C., Buffetaut, E., Courtinat, B., Peybernes, B., Boada, L.V. et Wenz, S., 1984. Les gisements des calcaires lithographiques du Crétacé inférieur de Montsech (province de Lérida, Espagne). Considérations écologiques. Geobios Mém. Sp., 8: 275–283.

Benedetto, J. et Sánchez, T.M., 1972. *Coelodus toncoensis* nov. sp. (Pisces, Holostei, Pycnodontiformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico superior de la Provincia de Salta. Ameghiniana, 9 (1): 59–71.

Bertini, R., Marshall, L.G., Gayet, M. et Brito, P., 1993. Vertebrate fauna from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group) late Cretaceous, Brazil in their stratigraphic and paleoecological context. Neues. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh., 188: 000–000.

Blot, J., 1987. L'ordre des Pycnodontiformes. St. Rich. Terz. Bolca., 5: 1–211.

Boeseman, M., 1964. Notes on the fishes of western New Guinea. III. The freshwater shark of Jamoer Lake. Zool. Meded., 40: 9–22.

Boltovskoy, E. et Wright, R., 1976. Recent Foraminifera. Junk, LaHaye, 115 pp.

Bonaparte, J.F., 1987. The late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part VIII: The Mammals. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. B. Rivadavia Paleontol., 3 (3): 163–169.

Bonaparte, J.F. et Powell, J.E., 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda–Coelurosauria–Aves). Soc. Géol. Fr. Mém. h.s., 139: 19–28.

Bonarelli, G., 1921. Tercera contribución al conocimiento geológico de las regiones petrolíferas subandinas del Norte (Prov. Salta y Jujuy). An. Min. Agric. Nac., Secc. Geol. Miner. Minas, 15 (1):1–97.

Bonarelli, G., 1927. Fósiles de la Formación Petrolífera o Sistema de Salta. Bol. Acad. Nac. Cienc., 30: 51–116.

Bonde , N., 1966. The fishes of the Mo-Clay Formation (lower Eocene). A short review. Medd. Dansk Geol. Fören., 16: 198–202.

Brackebush, L., 1883. Estudio sobre la Formación Petrolífera de Jujuy. Bol. Acad. Nac. Cienc., 5 (2): 137–184.

Branisa, L., Hoffstetter, R. et Signeux, J., 1964. Additions à la faune ichthyologique du Crétacé supérieur de Bolivie. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 2 , 36 (2): 279–297.

Branisa, L., Hoffstetter, R., Freneix , S., Roman, P. et Sornay, J., 1966. Nouvelle contribution à l'étude de la paléontologie et de l'âge du Groupe Puca (Crétacé de Bolivie). Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 2, 38 (3): 301–310.

Bristow, C.R. et Hoffstetter, R., 1977. Ecuador. In: Lexique International de Stratigraphie. CNRS, Paris, 410 pp.

Brodsky, A., 1928. Foraminifera polythalamia in the wells of Kara-Kum desert. Trans. Central Asiatic Univ. Tashkent Zool., 5: 1–5.

Broin, F. de, 1991. Fossil turtles from Bolivia. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 509–528.

Brooks, D.R., Thorson, T.B. et Mayes, M.A., 1981. Freshwater stingrays (Potamotrygonidae) and their helminth parasites: testing hypothesis of evolution and coevolution. In: V.A. Funk et D.R. Brooks (Editors), Advances in Cladistics. Proc. 1st Meet. Willi Hennig Soc. New York Bot. Garden, pp. 147–175.

Buffetaut, E., 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des Crocodiliens mésosuchiens. Mém. Soc. Géol. Fr., 60 (142): 1–88.

Buffetaut, E., 1991. Fossil crocodilian from Tiupampa, Bolivia. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 545–558.

Camoin, G., Rouchy, J.-M., Babinot, J.F., Deconinck, J.F. et Tronchetti, G., 1991. Dynamique sédimentaire et évolution paléogéographique d'un bassin continental en position d'arrière-arc: exemple du Maastrichtien de la Cordillère Orientale (Bolivie). C. R. Acad. Sci., 2, 312: 1335–1341.

Cappetta, H., 1972. Les poissons crétacés et tertiaires du Bassin de Iullemmeden (République du Niger). Palaeovertebrata, 5 (5): 174–243.

Cappetta, H., 1975. Sur quelques Sélaciens nouveaux du Crétacé supérieur de Bolivie (Amérique du Sud). Geobios, 8 (1): 5–24.

Cappetta, H., 1991. Upper Cretaceous selachian faunas from Bolivia: new data and summary. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 434–441.

Cappetta, H., Russell, D.E. et Braillon, J., 1972. Sur la découverte de Characidae dans l'Eocène inférieur français (Pisces, Cypriniformes). Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 3, 51, 89: 37–51.

Casier, E., 1960. Note sur la collection des poissons paléocènes et éocènes de l'Enclave de Cabinda (Congo). Ann. Mus. R. Congo Belge, A3, 1 (2): 1–48.

Casier, E., 1966. Faune ichthyologique du London Clay. Trust. Br. Mus. (Nat. Hist.), London, pp. 1–496.

Casper, H., 1957. Black Sea and Sea of Azov. Geol. Soc. Am. Mem., 67 (1): 801–809.

Castaños, A., Pinedo, R. et Salfity, J.A., 1975. Nuevas consideraciones sobre la Formación Yacoraite del Cretácico superior del Norte Argentino. Rev. Téc. YPFB, 4: 31–59.

Chalifa, Y., 1989. New species of *Enchodus* (Pisces: Enchodontidae) from the Lower Cenomanian of Ein-Yabrud, Israël. J. Vertebr. Paleontol., 63 (3): 356–364.

Cione, A., 1977. Algunas consideraciones sobre Pycnodontiformes (Pisces, Holostei) procedentes de la Formación Yacoraite, Cretácico tardío de la Provincia de Salta, Argentina. Ameghiniana, 14 (1–4): 315–316.

Cione, A., 1986. Los peces continentales del Cenozoico Argentino. Su significación paleoambiental y paleobiogeográfica. Rev. Asoc. Geol. Argent.: 101–106.

Cione, A., 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part I: The Fishes. Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. B. Rivadavia, Paleontol., 3 (3): 111–120.

Cione, A. et Laffite, G., 1980. El primer Siluriforme (Pisces, Ostariophysi) del Cretácico de Patagonia. Consideraciones sobre el área de diferenciación de los Siluriformes. Aspectos biogeográficos. In: Actas 2nd Congr. Argent. Paleontol. Bioestratigr. 1st Congr. Latinoam. Paleontol., Buenos Aires, 2, pp. 35–46.

Cione, A. et Pereira, S.M., 1985. Los peces de la Formación Yacoraite (Cretácico tardío–Terciario, Noroeste Argentino) como indicadores de salinidad. Rev. Asoc. Geol. Argent., 40 (1–2): 83–88.

Cione, A., Pereira, S.M., Alonso, R. et Arias, J., 1985. Los Bagres (Osteichthyes, Siluriformes) de la Formación Yacoraite (Cretácico tardío) del Noroeste Argentino. Consideraciones biogeográficas y bioestratigráficas. Ameghiniana, 21 (2): 294–304.

Compagno, L.J.V., 1984. FAO Species Catalogue. 4. Sharks of the World. An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date. Part 2: Carcharhiniformes. FAO Fish. Synop., Rome, 125, 4 (2): 251–655.

Compagno, L.J.V. et Roberts, T.R., 1982. Freshwater stingrays (Dasyatidae) of Southeast Asia and New Guinea, with description of a new species of Himantura and reports of unidentified species. Env. Biol. Fish., 7 (4): 321–339.

Compagno, L.J.V. et Roberts, T.R., 1984. Marine and freshwater stingrays (Dasyatidae) of West Africa, with description of a new species. Proc. Calif. Acad. Sci., 43 (18): 283–300.

Cossmann, M., 1925. Description des gastropodes mésozoïques du nord-ouest de l'Argentine. Publ. Mus. Nac. Cienc. Nat. B. Rivadavia, Paleontol., Invertebr., 10: 193–209.

Crawford, G.I., 1948. The Armstrong College Zoological Expedition to Siwa Oasis (Libyan Desert), 1935. Mollusca. Proc. Egypt. Acad. Sci., 4: 45–57.

Dartevelle, E. et Casier, E., 1949. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines (2ème partie). Ann. Mus. Congo Belge. A. Min. Géol. Paléont., sér. 3, 2 (2): 201–256, Tervuren.

Dartevelle, E. et Casier, E., 1959. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines (4ème partie). Ann. Mus. Congo Belge, Min. Géol. Paléontol., 3, 2 (3): 257–368.

Danil'chenko, P.G., 1968. Ryby verkhnego paleotsena Turkmenii. In: D.V. Obruchev (Éditeur), Ocherki po filogenii i sistematike iskopaemykh ryb i beschelyustnykh. Nauka, Moscou, pp. 113–156.

El-Maghraby, A.M. et Dowidar, N.M., 1969. The occurence of marine plankton organisms in lake Qarun (Egypt). Rapp. Comm. Int. Mer Medit., 19 (5): 849–851.

Faucher, B., Vernet, R., Bizon, G., Bizon, J.J., Grefoff, N., Lys, M. et Sigal, J., 1971. Sedimentary Formations in Ecuador. A Stratigraphic and Micropaleontological Survey. Bureau Etudes Ind. Coop. Inst. Fr. Pét. (BEICIP), Paris, 2 vols.

Flemings, P.B. et Jordan, T.E., 1989. A synthetic stratigraphic model of foreland basin development. J. Geophys. Res., 94: 3851–3866.

Frenguelli, G., 1930. Geosinclinali continentali. Boll. Soc. Geol. Ital., 49: 1–24.

Frenguelli, G., 1936. Investigaciones geológicas en la zona salteña del valle de Santa María. Inst. Mus. La Plata, Obra del Cincuentenario, 2: 215–572.

Fritzsche, C.H., 1924. Neue Kreidefaunen aus Südamerika (Chile, Bolivia, Peru, Colombia). Neues Jahrb. Min. Geol. Paläontol., Beilageband, 50: 1–56; 313–334.

Gasparini, Z.B. et Buffetaut, E., 1980. *Dolichochampsa minima* n.g.n. sp., a representative of a new family of eusuchian crocodiles from the late Cretaceous of Northern Argentina. Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Monatsh., 5: 257–271.

Gasse, F., Fontes, J.C., Plaziat, J.C., Carbonnel, P., Kacsmarska, P., De Dekker, P., Soulié-Marsche, I., Callot, Y. et Dupeuble, A., 1987. Biological remains, geochemistry and stable isotopes for the reconstruction of environmental and hydrological changes in the Holocene lakes from North Sahara. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 60: 1–46.

Gaudant, J., 1980. *Eurocharax touraini* nov. gen., nov. sp. (poisson, téléostéen, Ostariophysi) nouveau Characidae fossile des "Calcaires à Bythinies" du Var. Geobios, 13 (5): 683–703.

Gauthier-Lièvre, L., 1935. Sur une singularité de l'oued Rhir. Des foraminifères thalassoïdes vivant dans les eaux sahariennes. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 26: 142–147.

Gayet, M., 1981. Considérations relatives à la paléoécologie du gisement cénomanien de Laveiras (Portugal). Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., 4, 3C, 4 (1–2): 21–41.

Gayet, M., 1982a. Découverte dans le Crétacé de Bolivie des

plus anciens Characiformes connus. C. R. Acad. Sci., 2, 294: 1037–1040.
Gayet, M., 1982b. Nouvelle extension géographique et stratigraphique du genre *Lepidotes*. C. R. Acad. Sci., 2, 294: 1387–1390.
Gayet, M., 1982c. Cypriniforme crétacé en Amérique du Sud. C. R. Acad. Sci., 2, 295: 405–407.
Gayet, M., 1985. Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. Partie III: Complément à l'étude des Ostariophysaires. Comun. Serv. Geol. Port., 71 (1): 91–117.
Gayet, M., 1986. Ictiofauna cretácica y terciaria de Bolivia. Actas 1st Simp. Invest. Fr. Bolivia, La Paz, pp. 175–176.
Gayet, M., 1987. Consideraciones preliminares sobre la paleobiogeografía de los Osteoglossomorpha. Actas 4th Congr. Latinoamer. Paleontol., 1: 379–398.
Gayet, M., 1988a. Los peces del Cretácico de Bolivia y los problemas paleogeográficos suscitados. Actas 2nd Simp. Invest. Fr. Bolivia, La Paz, pp. 67–74.
Gayet, M., 1988b. Le plus ancien crâne de Siluriformes: *Andinichthys bolivianensis* nov. gen., nov. sp. (Andinichthyidae nov. fam.) du Maastrichtien de Tiupampa (Bolivie). C. R. Acad. Sci., 2, 307: 833–836.
Gayet, M., 1990. Nouveaux Siluriformes du Maastrichtien de Tiupampa (Bolivie). C. R. Acad. Sci., 2, 390: 867–872.
Gayet, M., 1991. Holostean and Teleostean fishes from Bolivia. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 453–494.
Gayet, M., Marshall, L.G. et Sempere, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: A review. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 393–433.
Gayet, M. et Meunier, F.J., 1983. Ecailles actuelles et fossiles d'Ostéoglossiformes (Poissons, Téléostéens). C.R. Acad. Sci., Paris, 2, 297: 867–870.
Gayet, M. et Meunier, F.J., 1991. Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polypteriformes) from the Maastrichtian and Paleocene of Bolivia. Geobios, 24 (4): 463–466.
Gayet, M. et Meunier, F.J., 1992. Etude des Polypteridae (Pisces, Cladistia, Polyptériformes) du Maastrichtien et du Paléocène de Bolivie. Geobios Mém. Sp., 14: 159–168.
Gayet, M., Sempere, T. et Cappetta , H., 1992a. A propos de l'environnement marin restreint du bassin centro-andin au Maastrichtien. C. R. Acad. Sci., 2, 314: 223–228.
Gayet, M., Rage, J.-C., Sempere, T. et Gagnier, P.-Y., 1992b. Modalités des échanges de Vertébrés continentaux entre l'Amérique du Nord et l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. Bull. Soc. Géol. Fr., 163 (6): 781–791.
Gómez-Omil, R.J., Boll, A. et Hernández, R.M., 1987. Cuenca cretácico-terciaria del Noroeste argentino (Grupo Salta). In: X Congr. Geol. Argent., 5, Tucumán, p. 9 (inédit).
Goody, P.C., 1969. The relationships of certain upper Cretaceous Teleosts with special references to the Myctophoids. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 7: 1–255.
Grande, L., 1984. Paleontology of the Green River Formation, with a review of the fish fauna. Geol. Surv. Wyo., 63: 1–333.
Haq, B.U., Hardenbol, J. et Vail, P.R., 1987. Chronology of fluctuating sea-levels since the Triassic. Science, 235: 1156–1167.
Herman, J., 1977. Les sélaciens des terrains néocrétacés et paléocènes de Belgique et des contrées limitrophes. Eléments d'une biostratigraphie inter-continentale. Mém. Explor. Cart. Géol. Minér. Belgique, Sér. Géol. (1975), 15, 401 pp.
Jaillard, E., sous presse. Tectonic and geodynamic evolution of the Peruvian margin between Kimmeridgian and Paleocene times. In: J.A. Salfity (Éditeur), Cretaceous Tectonics in the Andes. (Earth Evol. Sci., Int. Monogr. Ser.). Vieweg, Wiesbaden.
Jaillard, E., Cappetta, H., Ellenberger, P., Feist, M., Grambast-Fessard, N., Lefranc, J.-P. et Sigé, B., sous presse. The late Cretaceous Vilquechico Group of southern Peru. Sedimentology, paleontology, biostratigraphy, correlations. Cretaceous Res.
Jaillard, E. et Sempere, T., 1989. Cretaceous sequence stratigraphy of Peru and Bolivia. Contrib. Simp. Cretácic. Amér. Lat., Buenos Aires, pp. A1–A27.
Jain, S. et Sahni, A., 1983. Some upper Cretaceous vertebrates from central India and their paleogeographical implications. In: H.K. Maheswari (Éditeur), Cretaceous of India. Indian Assoc. Palynostratigr., Lucknow, pp. 66–83.
Kennerley, J.B., 1973. Geology of the Loja Province, southern Ecuador. London Inst. Geol. Sci. Rep., 23, 34 pp.
Legarreta, L., Kokogián, D.A. et Boggetti, D.A., 1989. Depositional sequences of the Malargüe Group (upper Cretaceous–lower Tertiary), Neuquén Basin, Argentina. Cretaceous Res., 10: 337–356.
Leriche, M., 1902. Les poissons paléocènes de Belgique. Mém. Mus. Hist. Nat. Belg., 2: 1–48.
Leriche, M., 1906. Contribution à l'étude des Poissons fossiles du Nord de la France et des régions voisines. Mém. Soc. Géol. Nord, 5 (1): 1–423.
Lévy, A., 1971. Eaux saumâtres et milieux margino-littoraux. Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn., 13, 3: 269–278.
Lévy, A., 1982. Environnement margino-littoraux actuels et anciens. In: Livre jubilaire G. Lucas. Mém. Soc. Géol. Univ. Dijon, pp. 81–93.
Lévy, A., 1984. Données nouvelles sur la paléogéographie du Sud Tunisien au Quaternaire supérieur. In: Benthos '83, 2nd Int. Symp. Benthic Foraminifera, Pau, pp. 369–374.
Lévy, A., 1989. Lacs quaternaires sahariens à faunes margino-littorales. Bull. Soc. Géol. Fr., 8, 5 (1): 63–71.
Lévy, A., 1991. Sur une nouvelle possibilité d'introduction d'espèces à caractère marin en milieu continental saharien. C.R. Acad. Sci., 2, 310: 645–650.
Lévy, A. et Lucas, G., 1971. Remarques sur le rôle des Charophytes dans les milieux margino-littoraux. C. R. Acad. Sci., D, 272: 2527–2530.
Lohmann, H.H. et Branisa, L., 1962. Estratigrafía y paleontología del Grupo Puca en el sinclinal de Miraflores, Potosí. Petról. Bol., 4: 9–16.
Lundberg, J., 1975. The fossil catfishes of North America. In: C.W. Hibbard Memorial. Pap. Paleontol., 11, 2: 1–51.
Marquillas, R.A., 1984. La Formación Yacoraite (Cretácico superior) en el Río Juramento, Salta: estratigrafía y ciclicidad. Actas IX Congr. Geol. Argent., 5: 186–196.
Marquillas, R.A., 1985. Estratigrafía, sedimentología y paleoambientes de la Formación Yacoraite (Cretácico superior) en el tramo austral de la cuenca, Norte argentino. Thesis. Univ. Nacional, Salta.

Marquillas, R.A., 1986. Ambiente de depósito de la Formación Yacoraite (Grupo Salta, Cretácico–Eoceno), Norte argentino. In: I Simp. PICG, 242: 153–169.

Marquillas, R.A., Boso, M.A. et Salfity, J.A., 1984. La Formación Yacoraite (Cretácico superior) en el Norte argentino, al sur del paralelo 24°. Actas IX Congr. Geol. Argent., 2: 467–470.

Marquillas, R.A. et Salfity, J.A., 1989. Dispersión regional de los miembros de la Formación Yacoraite (Cretácico superior) en el Norte argentino. Contrib. Simp. Cretácico. Amér. Lat., Buenos Aires, pp. A253–A272.

Marshall, L.G. 1989. El primer diente de dinosaurio en Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 10 (3–4): 129–130.

Marshall, L.G., Muizon C. de, Gayet, M., Lavenu, A. et Sigé, B., 1985. The "Rosetta Stone" for mammalian evolution in South America. Nat. Geogr. Res., 1: 274–288.

Maury, C.J., 1930. O Cretáceo da Parahyba do Norte, Brasil. Monogr. Serv. Geol. Min., 8: 1–305.

Méndez, I. et Viviers, M.C., 1973. Estudio micropaleontológico de sedimentitas de la Formación Yacoraite (Provincias de Salta y Jujuy). Actas V Congr. Geol. Argent., 3: 467–470.

Meunier, F.J. et Gayet, M., 1992. Remaniement de la ganoïne chez un poisson holostéen du Crétacé supérieur de Bolivie: problème physiologique et/ou indice de milieu marin restreint? Geobios, 6 : 767–773.

Monkolprasit R. et Roberts, T.R., 1990. *Himantura chaophraya*, a new giant freshwater stingray from Thailand. Japan J. Ichthyol., 37 (3): 203–208.

Monty, C., 1979. Stromatolites. In: R.W. Fairbridge et D. Jablonski (Éditeurs), The Encyclopedia of Paleontology. Dowden, Hutchinson et Ross, Stroudsburg, pp. 768–775.

Moreno, J.A., 1970: Estratigrafía y paleogeografía del Cretácico superior en la cuenca del Noroeste argentino, al sur del paralelo 24°S. Rev. Asoc. Geol. Argent. 26: 9–44.

Moroni, A.M., 1982. Correlación palinológica en las formaciones olmedo y Yacorante, cuenca del Noroeste argentino. Actas III Congr. Geol. Chil., Concepción, 3: F339–F349.

Mourier, T., Bengtson, P., Bonhomme, M., Buge, E., Cappetta, H., Crochet, J.-Y., Feist, M., Hirsch, K.F., Jaillard, E., Laubacher, G., Lefranc, J.-P., Moullade, M., Noblet, C., Pons, D., Rey, J., Sigé, B., Tambareau, Y. et Taquet, P., 1988. The upper Cretaceous–lower Tertiary marine to continental transition in the Bagua basin, northern Peru. Paleontology, biostratigraphy, radiometry, correlations. Newsl. Stratigr., 19 (3): 143–177.

Muizon, C. de, Gayet, M., Lavenu, A., Marshall, L.G., Sigé, B. et Villarroel, C., 1983. Late Cretaceous vertebrates including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia. Geobios, 16 (6): 747–753.

Muizon, C. de, Gayet, M., Lavenu, A., Marshall, L.G. et Villarroel, C., 1984. Observation à la note de Muizon, C. de, Gayet, M., Lavenu, A., Marshall, L.G., Sigé, B. et Villarroel, C., 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia. Geobios, 17 (3): 251–252.

Müller, H. et Aliaga, E., 1981. Estudio bioestratigráfico del Cretáceo de la cuenca Marañón. Petroperú, Lima, 57 pp. (rapport inédit).

Musacchio, E.A., 1972. Charophytas de la Formación Yacoraite en Tres Cruces y Yavi Chico, Jujuy, Argentina. Ameghiniana, 9: 223–237.

Odin, G.S. et Odin, C., 1990. Echelle numérique des temps géologiques. Géochronique, 35: 12–21.

Okamoto, K., Oiso, Y. et Lema, J.C., 1990. Facies sedimentarias controladas por eventos transgresivos y regresivos en el Cretácico del sinclinal de Camargo (Cordillera Oriental de la zona andina, Departamento de Chuquisaca, Bolivia). Rev. Téc. YPFB, 11: 167–178.

Orbigny, A. d', 1842. Voyage dans l'Amérique méridionale. 4. Paléontologie. Paris et Strasbourg, 188 pp. (10 vols.).

Palma, R.M., 1986. Interpretación ambiental de las formaciones del límite Cretácico–Terciario en el noroeste de Argentina. Zentralbl. Geol. Paläontol., 1 (1985): 1337–1350.

Pérez, M.A., 1987. Datos palinológicos del Cretácico superior de la sección estratigráfica de Carata (Potosí, Bolivia). Actas IV Congr. Latinoam. Paleontol., 2: 739–756.

Peyer, B., 1928. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. V. Tertiäre Wirbeltiere. 2. Die Welse des ägyptischen Alttertiärs. Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Abt., 32 (3), 61 pp.

Pilsbry, H.A., 1939. Freshwater Mollusca and Crustacea from near El Molino, Bolivia. Johns Hopkins Univ. Stud. Geol., 13: 69–72.

Raab, M., 1963. Fossil fish and reptiles from Late Campanian phosphatic deposits of the Negev region of Israël. Israël J. Earth Sci., 12 (1): 26–40.

Rage, J.-C., 1986. Le plus ancien Amphibien apode (Gymnophiona) fossile. Remarques sur la répartition et l'histoire paléobiogéographique des Gymnophiones. C. R. Acad. Sci., 2, 302: 1033–1036.

Rage, J.-C., 1991. Squamate reptiles from the early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucía Formation), Bolivia. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 499–504.

Rebouças, J.C. et Santos, R. da S., 1956. Fauna ictiologica do fosfato de Pernambouco, Brasil. DNPM, Div. Geol. Min., 162: 1–29.

Resig, J.M., 1974. Recent foraminifera from a landlocked hawaiian lake. J. Foraminiferal Res., 4 (2): 447–470.

Riccardi, A.C., 1987. Cretaceous paleogeography of southern South America. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 59 (1–3): 169–195.

Riccardi, A.C., 1988. The Cretaceous system of southern South America. Geol. Soc. Am. Mem., 168: 1–161.

Roberts, T.J. et Karnasuta, J., 1987. *Dasyatis laosensis*, a new whiptail stingray (family Dasyatidae) from the Mekong River of Laos and Thailand. Environ. Biol. Fishes, 20 (3): 131–167.

Rodríguez, A. et Chalco, A., 1975. Cuenca Huallaga. Reseña geológica y posibilidades petrolíferas. Bol. Soc. Geol. Perú, 45: 187–212.

Rosa, H.P., Castello, R.L. et Thorson, T.B., 1987. *Plesiotrygon iwamae*, a new genus and species of neotropical freshwater stingray (Chondrichthyes: Potamotrygonidae). Copeia, 2: 447–458.

Rygg, B., 1970. Studies on *Cerastoderma edule* (L.) and *Cerastoderma glaucum* (Poiret). Sarsia, 43: 65–80.

Sahni, A. et Misra, V.P., 1975. Lower Tertiary vertebrates from western India. Monogr. Paleontol. Soc. India, 3: 1–48.

Saint-Marc, M., 1974. Etude stratigraphique et micropaléon-

tologique de l'Albien, du Cénomanien et du Turonien du Liban. Notes Mém. Moyen–Orient, 13: 1–288.

Salfity, J.A., Marquillas, R.A., Gardeweg, M., Ramírez, C. et Davidson, J., 1985. Correlaciones en el Cretácico superior del norte de Argentina y Chile. Actas IV Congr. Geol. Chil., 4 (1): 654–667.

Salfity, J.A. et Marquillas, R.A., 1986. Marco tectónico y correlaciones del Grupo Salta (Cretácico–Eoceno), República Argentina. In: I Simp. PICG, 242: 170–184.

Santos, R.S. et Salgado, M.S., 1969. *Enchodus longipectoralis* (Schaeffer) um Teleostei do Cretáceo de Sergipe. An. Acad. Bras. Ciênc., 41 (3): 381–392.

Schaeffer, B., 1963. Cretaceous fishes from Bolivia, with comments on pristid evolution. Am. Mus. Novit., 2159: 1–20.

Schaeffer, B. et Patterson, C., 1984. Jurassic fishes from the western United States with comments on Jurassic fish distribution. Am. Mus. Novit., 2796: 1–86.

Scott, R.W., 1970. Paleoecology and paleontology of the Lower Cretaceous Kiowa Formation, Kansas. Univ. Kansas Paleontol. Contrib., 52: 125–148.

Schultze, H.-P., 1981a. A pycnodont dentition (*Paramicrodon volcanensis* n. sp.: Pisces, Actinopterygii) from the Lower Cretaceous of Volcán region, southeast of Santiago, Chile. Rev. Geol. Chile, 12: 87–93.

Schultze, H.-P., 1981b. A dipnoan tooth plate from the Lower Cretaceous of Kansas, USA. Kansas. Acad. Sci. Trans., 84 (4): 187–195.

Schultze, H.-P., 1991a. Pycnodontes. In: R. Suárez-Soruco (éd.) Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 12 (3–4): 441–452.

Schultze, H.-P., 1991b. Lungfishes from the El Molino (Late Cretaceous) and Santa Lucía (early Paleocene) formations in southcentral Bolivia. In: R. Suárez-Soruco (Éditeur), Fósiles y Facies de Bolivia. Rev. Téc. YPFB, 2 (3–4): 499–508.

Sempere, T., 1990. Cuadros estratigráficos de Bolivia: propuestas nuevas. Rev. Téc. YPFB, 11: 215–227.

Sempere, T., sous presse. Kimmeridgian? to Paleocene tectonic evolution of Bolivia. In: J.A. Salfity (Éditeur), Cretaceous Tectonics in the Andes (Earth Evol. Sci., Int. Monogr. Ser.). Vieweg, Wiesbaden.

Sempere, T. et Marshall, L.G., sous presse. Location of the Tiupampa vertebrates in the late Cretaceous–Paleocene stratigraphy of Bolivia: Resolution of a paleontological debate. J. South Am. Earth Sci.

Sempere, T., Oller, J. et Barrios, L., 1988. Evolución tectosedimentaria de Bolivia durante el Cretácico. Actas V Congr. Geol. Chileno, 1: A127–A142.

Sempere, T., Oller, J., Cherroni, C., Aranibar, O., Barrios, L., Branisa, L., Cirbián, M. et Pérez, M.A., 1987. Un ejemplo de cuenca carbonatada en un contexto distensivo de retroarco: paleogeografía del Cretácico terminal en la República de Bolivia (Formación El Molino y equivalentes). Rés. X Congr. Geol. Argent.: 18–19 (manuscrit inédit).

Speden, I.G., 1970. The type Fox Hills Formation, Cretaceous (Maestrichtian), South Dakota. Part 2. Systematics of the Bivalvia. Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ., 33: 1–222.

Stach, A.K. de, et Angelozzi, G., 1984. Microfósiles calcáreos de la Formación Yacoraite en la subcuenca Lomas de Olmedo, Provincia de Salta. Actas IX Congr. Geol. Argent., 4: 508–522.

Steinmann, G., 1906. Die Entstehung der Kupfererzlagerstätte von Corocoro und verwandter Vorkommnisse in Bolivien. In: Festschrift 70 Geb. H. Rosenberg. Schweizerbart, Stuttgart, pp. 335–368.

Steinmann, G., 1929. Geologie von Peru. Winter, Heidelberg, 448 pp.

Strasser, A., 1986. Ovoids in Purbeck limestones (Lowermost Cretaceous) of the Swiss and French Jura. Sedimentology, 33: 711–717.

Tabaste, N., 1963. Etude de restes de poissons du Crétacé saharien. Mém. IFAN 68, Mél. Ichthyol., pp. 438–485.

Taverne, L., 1976. Les Téléostéens fossiles du Crétacé moyen de Kipala (Kwango, Zaire). Ann. Mus. R. Afr. Centr., Sci. Géol., 79: 50 pp.

Termier, H. et Termier, G., 1952. Gastéropodes. In: J. Piveteau (Éditeur), Traité de Paléontologie. Masson, Paris, pp. 365–460.

Thorson, T.B. et Watson, D.E., 1975. Reassignment of the African freshwater stingray *Potamotrygon garouaensis*, to the genus *Dasyatis*, on physiologic and morphologic grounds. Copeia, 4: 701–712.

Thorson, T.B., Watson, D.E. et Cowan, C.M., 1966. The status of the freshwater shark of Lake Nicaragua. Copeia, 3: 385–402.

Vargas, J.M., 1988. Potencial petrolífero de la cuenca Huallaga, Oriente peruano. In: III Simp. Bolivariano Explor. Pet. Cuenc. Subband., Caracas, pp. 195–225.

Verniory, R., 1970. Atlas de Paléontologie des Invertébrés. Georg, Genève, 222 pp.

Walker, C.A., 1981. New subclass of birds from the Cretaceous of South America. Nature, 292: 51–52.

Weiler, W., 1935. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. I. Wirbeltierreste des Baharîje-Stufe (unterstes Cenoman). 16. Neue Untersuchungen an den Fischresten. Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-Natur. Abt., N.F., 1: 1–57.

Wenz, S., 1989. *Iemanja palma* n.g., n. sp., Gyrodontidae nouveau (Pisces, Actinopterygii) du Crétacé inférieur de la Chapada do Araripe (N-E du Brésil). C. R. Acad. Sci., 2, 308: 975–980.

White, E.I., 1934. Fossil fishes of Sokoto province. Geol. Surv. Nigeria, 14: 1–78.

Wiley, E.O., 1976. The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae). Misc. Publ. Univ. Kansas, 64: 1–111.

Woodward, A.S., 1901. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Br. Mus. (Nat. Hist.), London, 4, pp. 1–544.

Zambrano, J.J., 1981. Distribución y evolución de las cuencas sedimentarias en el continente sudamericano durante el Jurásico y el Cretácico. In: W. Volkheimer et E.A. Musacchio (Éditeurs), Cuencas sedimentarias del Jurásico y Cretácico de América del Sur. Com. Sudamer. Jurásico y Cretácico, Buenos Aires, 1, pp. 9–44.

Zaninetti, L., 1982. Les foraminifères des marais salants de Salin-de-Giraud. Géol. Médit., 9 (4): 447–470.

Zenkevich, L.A., 1963. Biology of the Seas of the U.S.S.R. Allen and Unwin, London.

Addendum

Depuis le dépôt de ce manuscrit, Camoin et al. (1992) ont publié une courte note, en réponse à Gayet et al. (1992a), dans laquelle ils réaffirment (Camoin et al., 1991) leur interprétation continentale de l'environnement de dépôt de la Formation El Molino et de ses équivalents. Un certain nombre d'amalgames de données qui faussent les interprétations sont à relever. Ainsi, Camoin et al. (1992) regroupent toutes les formes fossiles rencontrées dans la Formation El Molino sans se préoccuper des niveaux précis dans lesquels elles ont été trouvées. Par exemple et sans entrer dans les détails (voir leur article), tous les fossiles qu'ils citent p. 893 (données paléontologiques, deuxième paragraphe), et dont certains sont incontestablement marins, ne se rencontrent jamais associés aux pistes de dinosaures qui ne sont connues qu'à deux localités. De même, les auteurs regroupent tous les poissons sans se préoccuper de leurs associations précises, pour affirmer que l'ensemble est continental. Or, parmi les poissons, les cinq groupes marins ne se rencontrent qu'à certaines localités et n'y sont en outre connus qu'à quelques niveaux bien spécifiques. Enfin, il convient de rappeler qu'on ne connaît pas dans la Formation El Molino d' "*accumulations d'ossements de vertébrés continentaux*", contrairement à ce que signalent Camoin et al. (1992, p. 894), celles-ci n'étant connues que dans la Formation Santa Lucia sus-jacente, dont le caractère continental n'a jamais été contesté. En revanche, les niveaux de la Formation El Molino qui contiennent effectivement des accumulations d'os sont justement ceux qui livrent en grande majorité, voire en totalité, les formes marines citées précédemment. Ainsi, devons-nous insister encore sur une phrase de notre conclusion: "*Il y a donc nécessité dans toute étude du Maastrichtien des Andes centrales, de travailler* ***niveau par niveau*** *et d'eviter les interprétations trop générales*". Que certains niveaux aient été strictement continentaux, nul ne le conteste. En revanche, nous maintenons notre conclusion d'incursions marines au moins épisodiques dans certaines parties du bassin.

Camoin, G., Rouchy, J.-M., Babinot, J.-F., Casanova, J., Deconinck, J.-F, Redondo, C. et Tronchetti, G., 1992. Sur l'environnement continental du bassin centro-andin (Bolivie) au Crétacé terminal. C. R. Acad. Sci. Paris, 315, 2: 891–896.