

LES ÉCHINODERMES DU PALÉOZOÏQUE INFÉRIEUR DE MONTAGNE NOIRE: BIOSTRATIGRAPHIE ET PALÉODIVERSITÉ

DANIEL VIZCAÏNO & BERTRAND LEFEBVRE

VIZCAÏNO D. & LEFEBVRE B. 1999. Les échinodermes du Paléozoïque inférieur de Montagne Noire: biostratigraphie et paléodiversité. [Early Paleozoic echinoderms from Montagne Noire: biostratigraphy and palaeodiversity]. *GEOBIOS*, 32, 2: 353-364. Villeurbanne, le 30.04.1999.

Manuscrit déposé le 08.07.1998; accepté définitivement le 08.12.1998.

RÉSUMÉ - Les faunes d'échinodermes du Paléozoïque inférieur de Montagne Noire comptent parmi les plus riches et les plus diversifiées connues à ce jour. Ceci explique l'intérêt qu'elles ont suscité et les nombreux travaux qui leur ont été consacrés depuis plus d'un siècle. L'étude de ces organismes et des faunes associées nous permet de les replacer dans un cadre stratigraphique régional bien défini, s'étendant depuis le Cambrien moyen jusqu'à l'Arenig, et de mettre en évidence l'influence des conditions paléoenvironnementales sur la répartition et la diversité des échinodermes. La faune de Montagne Noire présente de fortes affinités avec d'autres assemblages de la bordure nord-gondwanienne (implications paléogéographiques). Les variations de la biodiversité dans le Cambro-Ordovicien de Montagne Noire semblent indiquer que la radiation observée à la base de l'Ordovicien résulterait, au moins en partie, d'une connaissance encore trop imparfaite des faunes du Cambrien supérieur.

MOTS-CLÉS: MONTAGNE NOIRE, CAMBRIEN, ORDOVICIEN, ÉCHINODERMES, PALÉOENVIRONNEMENT, PALÉOGÉOGRAPHIE.

ABSTRACT - Early Palaeozoic echinoderm faunas from Montagne Noire represent some of the richest and most diversified assemblages known so far. This situation results from their interest and from more than one century of active research. Study of echinoderms and associated faunas allows us to place them in a well-defined regional stratigraphical framework extending from the Middle Cambrian up to the Arenig, and to illustrate the influence of palaeoenvironments in the distribution and diversity of echinoderms. Montagne Noire faunas show strong affinities with other assemblages from the northern margin of Gondwana (palaeogeographical implications). Variations in the biodiversity of Cambro-Ordovician echinoderms from Montagne Noire indicate that the radiation observed at the base of the Ordovician may result, at least partly, from a too imperfect knowledge of Upper Cambrian faunas.

KEYWORDS: MONTAGNE NOIRE, CAMBRIAN, ORDOVICIAN, ECHINODERMS, PALAEOENVIRONMENT, PALAEOGEOGRAPHY.

Les échinodermes constituent dans le Cambro-Ordovicien de la Montagne Noire un groupe très diversifié. Les nombreux travaux qui leur ont été consacrés depuis plus d'un siècle nous permettent d'en apprécier la richesse et le vif intérêt qu'ils suscitent pour la connaissance générale de cet embranchement, de définir la place qu'ils occupent dans le cadre stratigraphique local mais également dans le domaine de la paléogéographie et des contextes paléoenvironnementaux.

HISTORIQUE

La preuve de l'existence du Cambrien moyen en Montagne Noire a été apportée par Bergeron (1888), à la suite de la découverte d'une faune significative dans les environs de Ferrals-les-Montagnes. Bergeron (1889) décrit ensuite, entre autres fossiles, *Trochocystites barrandei* et signale la présence de *T. bohemicus*. Miquel (1894) décou-

vre à Coulouma un nouveau cystoïde qu'il propose de nommer *Trochocystites cannati*, avant de le ranger (Miquel 1895) dans le genre *Stromatocystites*. L'ensemble de ces formes, auxquelles s'ajoute *Eocystites primaevus*, se retrouve dans le résumé que Miquel (1912) consacre à l'ensemble des connaissances biostratigraphiques du Cambrien et du Silurien du département de l'Hérault.

Bather (1913) décrit deux spécimens de *Trochocystites barrandei* provenant des affleurements cambriens de Coulouma. Dans deux importants travaux, Jaekel (1918, 1923) propose le terme de Cincta pour un ordre de carpoïdes exclusivement mésocambriens, ayant pour type le genre *Trochocystites* BARRANDE. Il décrit l'espèce *Gyrocystis platessa* et crée le genre *Cambraster* pour *Stromatocystites cannati*, qu'il considère alors comme une vraie astérie. Thoral (1935) n'apporte aucun complément sur les faunes d'échinodermes déjà décrites dans l'Acadien moyen, qu'il répartit dans

un tableau d'ensemble. Il signale cependant la présence de cystoïdes indéterminables dans l'Acadien supérieur et le Potsdamien.

G. et H. Termier analysant les nombreux échantillons d'échinodermes mésocambriens récoltés par Cabibel (Cabibel, Termier & Termier 1959), signalent un *Stromatocystites* et acceptent avec doute la validité du genre *Cambraster*. Ils créent le genre *Eikosacystis*, dont ils décrivent deux espèces: *E. couloumanensis* et *E. ferralsensis*. Reprenant l'étude des cinctas, ils confirment la présence de *Trochocystites bohemicus* (auquel ils rattachent *T. barrandei*) et de *Gyrocystis platessa*. Ils signalent la présence de *Decacystis hispanicus*, forme créée par Gislen (1927) pour un cincta du Cambrien moyen d'Espagne, et décrivent un nouveau genre et une nouvelle espèce, qu'ils nomment *Sucocystis theronensis*. Plus tard, Termier & Termier (1969) proposent une révision générale des stromatocystitoïdes. Sur la base de nouvelles récoltes, ils révisent les formes connues et créent une nouvelle espèce de *Cambraster*, *C. elegans*, ainsi que deux nouvelles espèces d'*Eikosacystis*: *E. miqueli* et *E. courtessolei*. Termier & Termier (1973) réalisent ensuite une étude détaillée des cinctas du Cambrien moyen de Montagne Noire. Ils confirment la présence de *Decacystis hispanicus* et décrivent une nouvelle forme, *D. praeellipticus*. Ils rejettent le genre *Gyrocystis*, qu'ils considèrent comme mal défini, et proposent les genres *Elliptocinctus* (espèce-type: *Trochocystites barrandei*), *Cyclocinctus* (*C. circularis*), *Cephalocinctus* (*C. labiatus*) et *Trochocinctus* (*T. pardailhanicus*).

Courtessole (1973) propose une biostratigraphie très détaillée du Cambrien moyen du versant méridional de la Montagne Noire. Il distingue dix niveaux paléontologiques au sein de la série cambrienne. Dans les tableaux de répartition des faunes figure celle des échinodermes. Smith (1985) entreprend une nouvelle étude des Eleutherozoa et propose une classification des édriostéroïdes. Le genre *Cambraster* est révisé, ce qui a pour conséquence le rassemblement de tous les Stromatocystitidae décrits auparavant dans la seule espèce, *C. cannati*. Les recherches entreprises au début des années 1980 aboutissent à la découverte de formes nouvelles; trois sont ainsi décrites par Ubaghs (1987): *Ceratocystis vizcainoi*, *Ctenocystis smithi* et l'éocrinoïde *Gogia gondi*. Il rassemble les plaques isolées attribuées auparavant à *Eocystites primaevus* dans une nouvelle espèce qu'il nomme "*E.*" *languedocianus*. La découverte de faunes néocambriennes permet à Ubaghs (1998) de décrire deux cystoïdes glyptocystitides (*Barroubiocystis radiata* et *Velieuxicystis ornata*), des restes de stylophores (dont *Lobocarpus vizcainoi*), un édriostéroïde et une forme énigmatique (*Scoteinocystis cambriensis*). Enfin, Friedrich (1993) reprend la systématique des cinc-

tas. La liste des formes reconnues et nouvelles de Montagne Noire s'établit alors comme suit: *Elliptocinctus barrandei*, *Sucocystis theronensis*, *S. aff. theronensis*, *S. bretoni*, *S. melendezi*, *S. acrofera*, *S. aff. quadricornuta*, *Gyrocystis platessa*, *G. aff. platessa*.

La connaissance des échinodermes de l'Ordovicien inférieur de Montagne Noire est plus récente. Les premières citations sont à mettre à l'actif de Miquel (1912) qui indique l'existence de cystoïdes dans ses listes de faunes du Tremadoc de Montagne Noire. Par la suite, Bather (1913) signale la présence de *Dendrocystites* dans le Tremadoc de l'Hérault. Mais c'est à Thorl (1935) que l'on doit la première description d'ensemble des échinodermes ordoviciens de Montagne Noire, à partir d'un abondant matériel récolté essentiellement dans les nodules siliceux du Bassin de Saint-Chinian et du Minervois. Les formes décrites par Thorl (1935) sont les suivantes: *Placocystites* (*Peltocystis*) *cornuta*, *Lingulocystis elongata*, *Mitrocystella* sp., *Cothurnocystis primaeva*, *Phyllocystis blayaci* (forme *typica* et variétés *crassimarginata* et *major*), *Dendrocystites vidali*, *Mimocystites azaisi*, *Cheirocrinus languedocianus*, *Hemicystis boehmi*, des crinoïdes et des cystoïdes indéterminés, ainsi que des auluroïdes (*Palaeura jacobii*, *Chinia-naster levyi*) et quelques restes indéterminés.

Par la suite, Spencer (1951) puis Fell (1963a, 1963b) ont étudié les stelleroïdes, représentés en Montagne Noire par les somastéroïdes *Chinianaster levyi*, *Villebrunaster thorali*, et *Ampullaster ubaghsi* ainsi que par l'ophiuroides *Pradesura jacobii*. Ubaghs (1960) redécrit le genre *Lingulocystis*, qu'il rattache à la classe des éocrinoïdes. Ubaghs (1961) crée ensuite le genre *Chinianocarpos* à partir du spécimen attribué à *Mitrocystella* par Thorl (1935) puis à *Mitrocystites* par Chauvel (1941). Ubaghs (1969, 1972a) décrit par la suite *Aethocrinus moorei*, plus ancien crinoïde dicyclique connu. Les rhombifères *Mimocystites* et *Cheirocrinus* sont rapportés par Paul (1968, 1972) respectivement aux genres *Macrocystella* et *Cheirocystella*. Dans son importante monographie sur les "carpoïdes" de Montagne Noire, Ubaghs (1970) reprend l'étude des espèces décrites par Thorl (1935), auxquelles s'ajoutent de nouvelles formes: les stylophores *Chauvelicystis spinosa*, *Galliaecystis lignieresi* et *Amygdalotheca griffei*, *Scotiaecystis griffei*, *Cothurnocystis fellinensis*, *C. courtessolei*, ainsi que le solute *Minervaeacystis vidali*. *Peltocystis* est élevé au rang de genre et *Phyllocystis crassimarginata* à celui d'espèce. Ubaghs (1972b) redécrit le genre *Balantiocystis*, éocrinoïde représenté par deux espèces dans le Tremadoc et l'Arenig du Maroc (Chauvel 1966a) et présent en Montagne Noire dans les formations de Saint-Chinian et du Landeyran.

Ubaghs (1983) décrit quelques formes nouvelles d'échinodermes récoltées dans l'Arenig du Languedoc (le crinoïde *Ramseyocrinus vizcainoi* et le cornute *Cothurnocystis melchiori*; membre inférieur de la Formation du Landeyran) et présente un aperçu très complet des connaissances sur les échinodermes de l'Ordovicien inférieur de Montagne Noire. Il rassemble les restes attribués au genre *Balantiocystis* et crée la nouvelle espèce *B. thoralii*. Ubaghs (1991) décrit ensuite deux stylophores de la vallée du Landeyran: le cornute *Nanocarpus dolambii* et le mitrate *Lagnocystis* cf. *pyramidalis* (forme proche, sinon identique à celles de l'Ordovicien moyen de Bohême et du Massif armoricain). Daley (1992) décrit comme nouvelle espèce, *Chauvelicystis vizcainoi*, un cornute précédemment attribué à *C. spinosa* (Ubaghs 1983). Par la suite, Ubaghs (1994) décrit trois nouveaux genres et six espèces nouvelles: deux cornutes provenant de la Formation de Saint-Chinian (*Cothurnocystis occitana* et *Trigonocarpus singularis*) ainsi qu'un autre cornute (*Lyricocarpus courtessolei*), deux mitrates

(*Ovocarpus moncereti* et *O. ? circularis*) et un éocrinioïde (*Lingulocystis deani*) provenant de la Formation du Landeyran (membre supérieur). Dans le même travail, Ubaghs (1994) propose également le nouveau genre *Proscotiaecystis* (espèce-type: *Cothurnocystis melchiori*). Ruta (1997) décrit un nouveau mitrate de l'Arenig de Cassagnole, *Vizcainocarpus dentiger*. Enfin, dans une étude sur les homologues de plaques chez les cornutes, Lefebvre & Vizcaino (sous presse) proposent le genre nouveau *Arauricystis* pour deux espèces de la Formation de Saint-Chinian: *Cothurnocystis occitana* et *C. primaeva*. Deux autres cornutes du membre inférieur de la Formation du Landeyran sont également décrits: *Ampelocarpus landeyranensis* et *Thoralicystis ubaghsii*.

BIOSTRATIGRAPHIE

Les plus anciens restes d'échinodermes de Montagne Noire se rencontrent sous forme de plaques isolées attribuées à des éocrinioïdes dans les carbonates à bioclastes (débris de trilobites, de bra-

Formations	Cambrien moyen														Camb. sup.	
	inf. ?		? Caesaraugustien						Languedocien							
	Pt	La	Coulouma						Fer.	La Gardie		Val d'Homs				
	Pou	Tan	A	A1	A2	B	C	D	E	F	G	H1	H2	Ber	Bar	Vel
Niveaux paléontologiques																
Classe des HOMOSTELEA																
Ordre des CINCTA																
<i>Elliptocinus</i> TERMIER & TERMIER 1973																
<i>E. barrandei</i> MU.-CHAL. & BERG 1889																
<i>Sucocystis</i> CABIBEL, TERM. & TERM. 1959																
<i>S. theronensis</i> CAB., T. & T. 1959																
<i>S. aff. theronensis</i> CAB., T. & T. 1959																
<i>S. bretoni</i> FRIEDRICH 1993																
<i>S. melendezi</i> (SCHROEDER 1973)																
<i>S. acrofera</i> FRIEDRICH 1993																
<i>S. aff. quadricornuta</i> FRIEDRICH 1993																
<i>Gyrocystis</i> JAEKEL 1918																
<i>G. platessa</i> JAEKEL 1918																
<i>G. aff. platessa</i> JAEKEL 1918																
Classe des CTENOCYSTOIDEA																
<i>Ctenocystis</i> ROBISON & SPRINKLE 1969																
<i>C. smithi</i> UBAGHS 1987																
Classe des STYLOPHORA																
Ordre des CORNUTA																
Cornuta indet.																
<i>Ceratocystis</i> JAEKEL 1901																
<i>Ceratocystis vizcainoi</i> UBAGHS 1987																
Ordre des MITRATA																
<i>Lobocarpus</i> UBAGHS 1998																
<i>L. vizcainoi</i> UBAGHS 1998																
Classe des EOCRINOIDEA																
Eocrinioïdes indet.																
<i>Gogia</i> WALCOTT 1917																
<i>G. gondi</i> UBAGHS 1987																
Classe des CYSTOIDEA																
<i>Barroubiocystis</i> UBAGHS 1998																
<i>B. radiata</i> UBAGHS 1998																
<i>Velieuzyctis</i> UBAGHS 1998																
<i>V. ovata</i> UBAGHS 1998																
Classe des EDRIOASTEROIDEA																
<i>?Stromatocystites</i> POMPECKJ 1896																
<i>Cambroster</i> CABIBEL, TERM. & TERM. 1959																
<i>C. canna</i> CAB. T. & T. 1959																

FIGURE 1 - Répartition stratigraphique des échinodermes du Cambrien de Montagne Noire. Stratigraphic distribution of Cambrian echinoderms in Montagne Noire.

chiopodes et de spicules d'éponges) des formations du Pont de Poussarou et de La Tanque (Cambrien inférieur sommital? - Cambrien moyen basal; Courjault-Radé 1988; Alvaro et al. 1998).

La Formation de Coulouma (Fig. 1) débute par des argilites à nodules calcaires ("Schistes troués", niveaux A, B, C; Courtessole 1973) dont la fréquence diminue graduellement vers le haut, pour passer progressivement à des argilites finement litées ("Schistes non troués", niveaux D, E, F; Courtessole 1973). Cette formation qui se caractérise par la présence d'une riche faune ("Schistes à Paradoxides", Courtessole 1973) nous fournit l'ensemble le plus varié d'échinodermes de notre Cambrien, diversité que l'on retrouve avec l'assemblage de trilobites qui les accompagne. Ces dépôts correspondraient à des conditions de bassin calme, peu profond et distal (Robardet et al. 1994). La faune d'échinodermes est largement

dominée par les cinctas (Fig. 4.1): *Gyrocystis platessa* (niveaux B, C, D, E), *G. aff. platessa* (niveau E), *Elliptyocinctus barrandei* (niveaux E, F), *Sucocystis theronensis* (niveaux E, F), *S. aff. barrandei* (niveau F), *S. bretoni* (niveau F), auxquels s'ajoutent des cténocystoïdes (*Ctenocystis smithi*, niveaux E, F), des cornutes (*Ceratocystis vizcainoi*, niveaux E, F), des éocrinoïdes (*Gogia gondi*, niveaux E, F), des stromatocystitoïdes (*Cambraster cannati*, niveaux E, F; Fig. 4.5), ainsi que *Eocystites languedocensis* (niveau E).

Avec la Formation de Ferrals (Fig. 1), des apports terrigènes plus grossiers se manifestent et constituent une série grés-quartzitique dépourvue de fossiles et d'une épaisseur de cent mètres environ. Vers le sommet, les grès s'affinent et sont progressivement remplacés par des pélites à *Sucocystis melendezi*, *S. acrofera* et *S. aff. quadricornuta* associés au trilobite *Bailiella souchoni* (niveau G),

formations	La Darneyre				St-Chinian			La Maurerie		La C. de l'O.	F.	Landeyr.	
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m
Classe des STYLOPHORA													
Ordre des CORNUTA													
<i>Araucicystis</i> LEFEBVRE & VIZCAINO sous presse													
<i>A. primaeva</i> (THORAL 1935)													
<i>A. occitana</i> (UBAGHS 1994)													
<i>Cothurnocystis</i> BATHER 1913													
<i>C. fellinensis</i> UBAGHS 1970													
<i>C. courtessolei</i> UBAGHS 1970													
<i>Phyllocystis</i> THORAL 1935													
<i>P. blayaci</i> THORAL 1935													
<i>P. crassimarginata</i> THORAL 1935													
<i>Thoralicystis</i> CHAUVEL 1971													
<i>T. griffei</i> (UBAGHS 1970)													
<i>T. ubaghsi</i> LEFEBVRE & VIZCAINO sous presse													
<i>Proscitiaecystis</i> UBAGHS 1994													
<i>P. melchiori</i> (UBAGHS 1983)													
<i>Trigonocarpus</i> UBAGHS 1994													
<i>T. singularis</i> UBAGHS 1994													
<i>Chauvelicystis</i> UBAGHS 1970													
<i>C. spinosa</i> UBAGHS 1970													
<i>C. vizcainoi</i> DALEY 1992													
<i>A. landevranensis</i> LEFEBV. & VIZC. sous presse													
<i>Lyricocarpus</i> UBAGHS 1994													
<i>L. courtessolei</i> UBAGHS 1994													
<i>Galliaecystis</i> UBAGHS 1970													
<i>G. lignieresii</i> UBAGHS 1970													
<i>G. ubaghsi</i> (CRIPPS 1989)													
<i>Amigdalothea</i> UBAGHS 1970													
<i>A. griffei</i> UBAGHS 1970													
<i>Nanocarpus</i> UBAGHS 1991													
<i>N. dolambii</i> UBAGHS 1991													
Ordre des MITRATA													
<i>Anatitopsis</i> BARRANDE 1872													
<i>A. trapeziformis</i> THORAL 1935													
<i>Balanocystites</i> BARRANDE 1887													
<i>B. escandei</i> (THORAL 1935)													
<i>Peltocystis</i> THORAL 1935													
<i>P. cornuta</i> THORAL 1935													
<i>Lagyncystis</i> JAFKEI 1918													
<i>L. pyramidalis</i> (BARRANDE 1887)													
<i>Vizcainocarpus</i> RUTA 1997													
<i>V. dentiger</i> RUTA 1997													
<i>Chinianocarpus</i> UBAGHS 1961													
<i>C. thoralis</i> UBAGHS 1961													
<i>Ovocarpus</i> UBAGHS 1994													
<i>O. moncereti</i> UBAGHS 1994													

FIGURE 2 Répartition stratigraphique des échinodermes (Stylophora) de l'Ordovicien inférieur de Montagne Noire. Stratigraphic distribution of Lower Ordovician echinoderms (Stylophora) in Montagne Noire.

FIGURE 3 - Répartition stratigraphique des échinodermes (Homoiostelea, Eocrinoidea, Crinoidea, Rhombifera, Edrioasteroidea, Stelleroidea) de l'Ordovicien inférieur de Montagne Noire. *Stratigraphic distribution of Lower Ordovician echinoderms (Homoiostelea, Eocrinoidea, Crinoidea, Rhombifera, Edrioasteroidea, Stelleroidea) in Montagne Noire.*

formations	La Darneyre				St-Chinian			La Maurerie		La C. de l'O.	F.	Landeyr.	
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m
Classe des HOMOIOSTELEA													
Ordre des SOLUTA													
<i>Minervacystis</i> UBAGHS & CASTER 1968													
<i>M. vidali</i> (THORAL 1935)						+	+	+					
Classe des EOCHRINOIDEA													
<i>Balantiocystis</i> CHAUVEL 1966													
<i>B. thoralis</i> UBAGHS 1983							+	+	+				
<i>B. sp.</i>												+	+
<i>Lingulocystis</i> THORAL 1935													
<i>L. elongata</i> THORAL 1935								+	+	+	+		
<i>L. deani</i> UBAGHS 1994													+
Classe des CRINOIDEA													
Ordre des CLADIDA													
<i>Aethocrinus</i> UBAGHS 1970													
<i>A. moorei</i> UBAGHS 1970							+	+	+				
<i>Ramsevocrinus</i> BATES 1968													
<i>R. vizcainoi</i> UBAGHS 1983													+
Classe des RHOMBIFERA													
Ordre des DICHOPORITA													
<i>Macrocyrtella</i> CALLAWAY 1877													
<i>M. thavarica</i> (BARRANDE 1868)				+									
<i>M. azaizi paucicristata</i> (THORAL 1935)						+	+						
<i>M. azaizi multicristata</i> (THORAL 1935)						+	+						
<i>M. sp.</i>	+	+											
<i>Cheirocystella</i> PAUL 1972													
<i>C. languedociana</i> (THORAL 1935)									+				+
<i>C. sp.</i>													
Classe des EDRIOASTEROIDEA													
<i>Hemicystites</i> HALL 1852													
<i>H. boehmi</i> (THORAL 1935)								+					
<i>?Pyrrocystis</i> BATHER 1915													
<i>P. sp.</i>								+	+				+
Classe des STELLEROIDEA													
Sous-classe des SOMASTEROIDEA													
Ordre des GONIACTINIDA													
<i>Chiniaster</i> THORAL 1935													
<i>C. levyi</i> THORAL 1935								+	+				
<i>Villebrunaster</i> SPENCER 1951													
<i>V. thoralis</i> SPENCER 1951									+				
<i>Ampullaster</i> FELL 1963													
<i>A. ubaghisi</i> FELL 1963									+				
Sous-classe des OPHIUROIDEA													
Ordre des STENURIDA													
<i>Pradesura</i> SPENCER 1951													
<i>P. jacobi</i> (THORAL 1935)									+				

puis par de nouvelles intercalations de bancs décimétriques de grès à nombreux trilobites et rares *Sucocystis melendezi* (niveau H1, faune à *Eccaparadoxides macrocercus*; Courtessole 1967, 1973). Cet ensemble et les grès qui le surmontent (niveau H2) composent la Formation de La Gardie (Fig. 1).

La présence du Cambrien supérieur (Fig. 1), longtemps controversée, est aujourd'hui attestée par la présence de trilobites exclusivement gondwaniens. Deux horizons fossilifères ont permis de mettre à jour une intéressante et inédite faune d'échinodermes (Ubaghs 1998) composée de deux cystoïdes glyptocystitidés (*Barroubiocystis radiata*, *Velieuxicystis ornata*), de stylophores (*Lobocarpus vizcainoi*, cornutes indéterminés), d'un ?*Stromatocysti-*

tes, ainsi que d'une forme énigmatique, *Scoteinocystis cambriensis*, représentée par un nombre important d'individus.

Dans le Trémadocien (Formation de la Darneyre), la présence d'échinodermes se limite à quelques restes de Macrocyrtellidés (*Macrocyrtella* sp., *M. ? bavari-*
ca; Sdzuy 1957; Capera et al. 1975). Au-dessus des "Quartzites de la Dentelle", une épaisse série de pélites se dépose durant l'Arénigien (Fig. 2-3). La partie inférieure (Formation de Saint-Chinian) se caractérise par la présence dans les pélites, de nodules calcaires limoniteux (niveau e) et de nombreux nodules siliceux (niveaux f et g) comportant une riche faune de trilobites, de mollusques, de céphalopodes, ainsi que l'assemblage d'échinodermes le plus varié de Montagne Noire (Lefebvre &

Vizcaino sous presse; Fig. 2-3; 4.2-3; 4.6). La particularité de l'ensemble de cette faune indiquerait l'existence d'un environnement de plate-forme externe relativement profond (Henry & Vizcaino 1996; Vidal 1996a).

Avec la Formation de La Maurerie (Fig. 2-3), les trilobites, moins diversifiés, sont représentés par plusieurs formes d'Asaphidés, des Raphiophoridés et de rares Agnostidés. Les mollusques sont abondants, alors que les échinodermes ne sont plus représentés que par *Balantiocystis thoralis*, *Cheirocystella languedociana*, *Lingulocystis elongata* et les Kirkocystidés.

Les dépôts constituant la Formation de la Cluse de l'Orb indiquent un environnement de haute énergie et de faible bathymétrie (Eschard in Courtessole et al. 1985). La faune y est pauvre, représentée par des accumulations de débris de brachiopodes inarticulés ("Grès à Lingules"). Les échinodermes ne sont représentés dans cette formation et la suivante (Formation du Foulon) que par des fragments parfois abondants de *Lingulocystis* (Fig. 2-3).

La profondeur relative augmente à nouveau avec la Formation du Landeyran (Fig. 2-3; 4.4). Des conditions de milieu plus favorables se traduisent par un nouvel enrichissement et une diversification de la faune: mollusques, brachiopodes, ostracodes, trilobites, et échinodermes (Dean 1966; Babin et al. 1982). La présence dans le membre inférieur (faunizone l) de formes de trilobites aveugles qui disparaissent dans le membre supérieur (faunizone m), ainsi que la réapparition du genre *Lingulocystis* dans celui-ci, semblent indiquer une diminution relative de la profondeur. L'influence des variations environnementales, déjà mise en évidence lors de travaux consacrés aux trilobites (Courtessole et al. 1991; Henry & Vizcaino 1996; Vidal 1996a) apparaît tout aussi déterminante pour la répartition des échinodermes.

AFFINITÉS DES FAUNES DE MONTAGNE NOIRE ET IMPLICATIONS PALÉOGÉOGRAPHIQUES

Les échinodermes du Cambrien de Montagne Noire montrent dans leur ensemble de fortes affinités gondwaniennes. C'est le cas notamment des homostélés (Cincta; Fig. 4.1), dont tous les représentants connus de cette classe proviennent de la bordure nord-gondwanienne (voir Friedrich 1993, 1995): outre la Montagne Noire, ils sont signalés en Espagne (Ossa Morena, Asturies, Châinés ibériques), au Maroc, en Sardaigne, en Bohême, au Pays de Galles et en Allemagne (Bavière). Les genres présents en Montagne Noire se retrouvent au Maroc et en Sardaigne (*Sucocystis*), en Espagne (*Sucocystis*, *Gyrocyctis*) et au Pays de Galles

(*Elliptocinctus*). Chez les stylophores, *Lobocarpus* n'est connu qu'en Montagne Noire. *Ceratocystis*, qui représente la forme la plus primitive de cette classe, a été également décrit en Bohême (Jaekel 1901; Ubaghs 1967; Jefferies 1969), en Espagne (Gil Cid et al. 1996), en Sardaigne (Loi et al. 1995) et en Suède (Franzen-Bengston in Berg-Madsen 1986; Ubaghs 1987). Les cténocystoïdes sont, quant à eux, également connus en Bohême (Fatka & Kordule 1985), en Australie (Jell et al. 1985) et aux Etats-Unis (Robison & Sprinkle 1969). La présence du genre *Gogia* est quant à elle également attestée en Espagne (Ubaghs & Vizcaino 1990) et en Amérique du Nord (Sprinkle 1973a, Durham 1978). Le genre *Cambraster* (Fig. 4.5) a été signalé en Australie (Jell et al. 1985, Smith 1985). Enfin, les Glyptocystitidés *Barroubiocystis* et *Velieucicystis* connus seulement en Montagne Noire (Ubaghs 1998) pourraient être rapprochés de *Cambrocrinus*, du Cambrien supérieur de Pologne (Orlowski 1968; Dzik & Orlowski 1993).

A l'exception des stelleroides (Fig. 4.2) et des Kirkocystidés (*Anatifopsis*, *Balanocystites*) qui présentent une vaste répartition géographique, et de *Cheirocystella* que l'on retrouve dans l'Utah (Paul 1972), l'ensemble de la faune d'échinodermes de l'Ordovicien de Montagne Noire présente un indiscutable caractère gondwanienn. Chez les stylophores, certains genres n'ont été pour l'instant signalés qu'en Montagne Noire: *Arauricystis*, *Proscotiaecystis* (Fig. 4.4), *Trigonocarpus*, *Galliaecystis*, *Amygdalotheca*, *Nanocarpus*, *Peltocystis* (Fig. 4.6), *Chinianocarpus*. Il convient toutefois de signaler que la grande majorité des espèces décrites ne sont connues que par un nombre très restreint d'individus, voire par un seul échantillon. De remarquables similarités apparaissent entre l'assemblage de stylophores de Montagne Noire et ceux du Tremadoc du Shropshire (Angleterre) et de l'Arenig du Maroc et du Pays de Galles.

Cothurnocystis owensi (Woods & Jefferies 1992) de la Formation de Fenni (Arenig supérieur) du Pays de Galles représente une forme très proche de *C. fellinensis*. Le genre *Phyllocystis* (Fig. 4.6) se rencontre dans l'Arenig du Maroc (Gigout 1954). *Thoralicystis zagoraensis* de l'Arenig du Maroc (Chauvel 1971) montre de fortes similarités avec *T. ubaghsi* (voir Lefebvre & Vizcaino sous presse). Le genre *Chauvelicystis*, signalé dans l'Arenig du Maroc (Chauvel 1966a), serait également présent dans le Tremadoc du Shropshire (M. Marti-Mus, en prép.). *Ampelocarpus* et *Lyricocarpus* ne sont connus que dans l'Arenig de Montagne Noire; des formes relativement proches existent toutefois dans le Tremadoc du Shropshire (*Prochauvelicystis semispinosa*; Daley 1992) et le Llandeilo du Maroc (forme AVIII, voir Chauvel 1971: 57; Jefferies in Ubaghs 1994: 119). Les Kirkocystidés

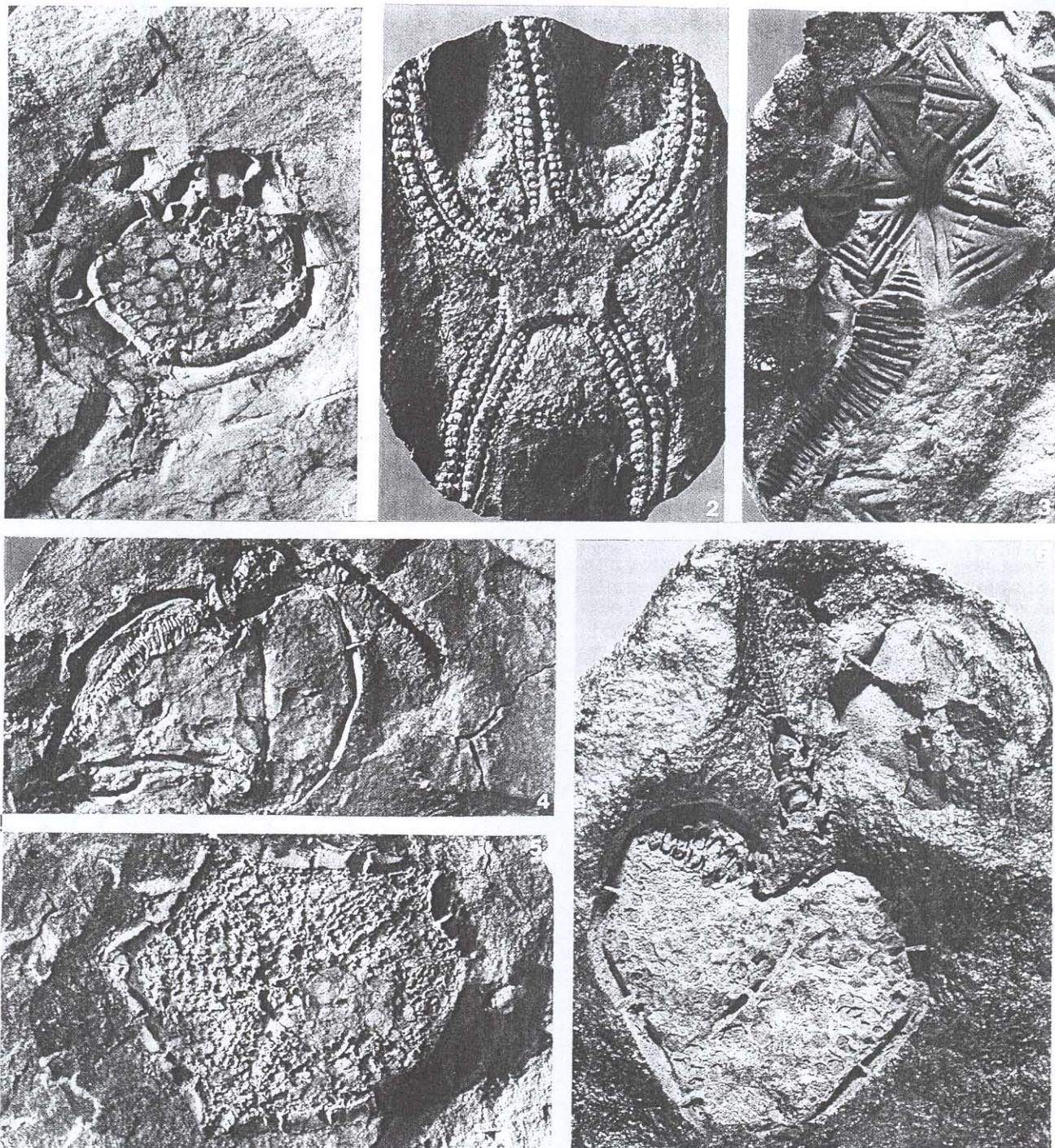


FIGURE 4 - Echinodermes du Paléozoïque inférieur de Montagne Noire [x 2,3]. 1. *Sucocystis* sp., Cambrien moyen, Formation de Coulouma (niveau F), Coulouma, ravine occidentale (pt.12), collection Vizcaino, Carcassonne, VCMN 705. 2. *Pradesura jacobii*, Arenig, Formation de Saint-Chinian (faunizone f), Prades-sur-Vernazobre (pt.PV81), collection Vizcaino, Carcassonne, V0MN 16. 3. *Macrocystella azaisi*, Tremadoc supérieur, Formation de Saint-Chinian (faunizone e), Nord de Prades-sur-Vernazobre, Pech Tavernier (pt.PV72), collection Vizcaino, Carcassonne, VCMN 407. 4. *Proscotiaecystis melchiorii* (holotype), Arenig, Formation du Landeyran (faunizone l), Cessenon, les Sources du Foulon (pt.CS34), collection Courtessole-Vizcaino, Carcassonne, OE1. 5. *Cambraster cannati*, Cambrien moyen, Formation de Coulouma (niveau F), Ferrals-les-Montagnes, rive droite de la Tanque (pt.25), collection Vizcaino, Carcassonne, VCMN 270. 6. *Phyllocystis blayaci* et *Peltocystis cornuta*, Arenig, Formation de Saint-Chinian (faunizone f), environs de Saint-Chinian, collections de l'Université Claude Bernard-Lyon I, UFR Sciences de la Terre, Villeurbanne, FSL 168703. *Lower Paleozoic echinoderms from Montagne Noire.*

présentent une répartition quasi mondiale et une forte extension stratigraphique (Tremadoc-Ashgill). Des formes proches d'*Anatifopsis trapeziiformis* sont cependant présentes dans le Tremadoc du Shropshire (Lefebvre et al. en prép.); l'Arenig du Pays de Galles ("*Guichenocarpus* sp.; Jefferies 1987) et du Maroc ("*A. escandei*"; Chauvel 1966b). Enfin, l'échantillon de l'Ordovicien moyen d'Espagne décrit comme "*Anatifopsis* sp." par Dominguez & Gutiérrez-Marco (1990) présente d'assez fortes affinités avec *Balanocystites escandei*. Le genre *Lagynocystis* se retrouve dans l'Arenig supérieur du Pays de Galles (Jefferies 1987), l'Ordovicien moyen de Bohême (Barrande 1887; Jaekel 1918; Jefferies 1973), de Bretagne (Chauvel & Nion 1977; Henry et al. 1997) et d'Espagne (Gutiérrez-Marco, comm. pers.). *Vizcainocarpus* est lui présent dans le Tremadoc du Shropshire (Lefebvre en prép.). Enfin, certains échantillons de l'Arenig supérieur du Pays de Galles décrits comme "*Mitrocystites* sp." (Jefferies 1987) pourraient fort bien correspondre à des exemplaires d'*Ovocarpus*.

Chez les solutes, le genre *Minervaecystis* n'est connu qu'en Montagne Noire. Chez les éocrinoides, les genres *Balantiocystis* et *Lingulocystis* se retrouvent respectivement dans l'Arenig du Maroc (Chauvel 1966a) et le Llanvirn de Bolivie (Sprinkle 1973b). *Aethocrinus*, plus ancien crinoïde connu, n'a été décrit qu'en Montagne Noire, tandis que *Ramseyocrinus* se retrouve au Pays de Galles (Bates 1968; Donovan 1984; Cope 1988) et au Maroc (Donovan & Savill 1988). Enfin, le Glyptocystitidé *Macrocytella* (Fig. 4.3) présente une vaste répartition géographique, puisqu'il a été signalé dans le Tremadoc d'Angleterre et du Pays de Galles (Paul 1984), de Bavière (Sdzuy 1955), d'Espagne (Josopait 1970), du Mexique (Robison & Pantoja-Alor 1968), de l'Est du Groënland (Paul 1976a), de Bolivie (Paul 1976b), le Tremadoc et l'Arenig du Maroc (Chauvel 1969, 1978), l'Arenig de Tasmanie et de Nouvelle-Zélande (Paul 1984) et le Llandeilo de Bohême (Barrande 1887).

La présence de nombreux genres en commun dans les assemblages d'échinodermes de Montagne Noire, du Pays de Galles et d'Angleterre (*Anatifopsis*, *Balanocystites*, *Chauvelicystis*, *Cothurnocystis*, *Vizcainocarpus*, ?*Ovocarpus*, *Lagynocystis*, *Ramseyocrinus*, *Macrocytella*) semble confirmer l'appartenance d'Avalonia à la marge nord-gondwanienne au cours de l'Ordovicien inférieur, comme déjà suggéré par Cocks & Fortey (1990) et Vidal (1996).

PALÉODIVERSITÉ ET IMPLICATIONS ÉVOLUTIVES

Les plus anciennes formes connues attribuées aux échinodermes (*Arkarua*; voir Gehling 1986)

remontent au Précambrien (Ediacarien). Les premiers fossiles présentant un squelette calcitique apparaissent dès la base du Cambrien (voir Übaghs 1975; Paul & Smith 1984; Sprinkle 1992). Plusieurs classes sont ainsi représentées dès le Cambrien inférieur: hélicoplacoïdes, édrioastéroïdes, et éocrinoides. Au cours du Cambrien moyen, la diversification des échinodermes se poursuit avec l'apparition des stylophores, des homostélés (cinctas), des cténocystoïdes, des cyclocystoïdes et peut-être (?) des holothuries, et des crinoïdes. Les restes d'échinodermes complets, très rares lors du Cambrien supérieur, deviennent, en revanche, très abondants dès la base de l'Ordovicien, avec les plus anciens représentants connus de plusieurs nouvelles classes. La diversité des échinodermes continue ensuite de s'accroître pour culminer, avec près de vingt classes, pendant l'Ordovicien. Par la suite, la diversité ne cesse de décroître, pour aboutir aux cinq classes survivantes actuelles. Les variations de la diversité des échinodermes entre le Cambrien inférieur et l'Ordovicien inférieur sont actuellement interprétées de deux manières différentes.

Pour de nombreux auteurs (voir par exemple Sprinkle 1980, 1983, 1992; Campbell & Marshall 1986; Sprinkle & Guensburg 1995), l'enregistrement fossile traduit fidèlement la réalité et la grande rareté des échinodermes au Cambrien supérieur correspond à un phénomène évolutif réel. Les échinodermes, comme la plupart des autres grands groupes de métazoaires, présenteraient alors deux phases distinctes de radiation évolutive. La première, au cours du Cambrien inférieur à moyen, verrait l'apparition des classes représentatives de la "faune cambrienne", tandis que la seconde, qui intervient dès la base de l'Ordovicien, serait caractérisée par l'émergence des classes appartenant à la "faune paléozoïque" (voir par exemple Simpson 1953; Valentine 1969; Sepkoski 1979, 1981, 1991; Jablonski et al. 1983). Chacune de ces deux phases de radiation serait caractérisée par d'importants "sauts évolutifs", avec apparition soudaine de nombreuses nouvelles classes.

Les variations de la paléodiversité des échinodermes sont interprétées différemment par Smith (1988), pour lequel la diversité des échinodermes, suite à une radiation initiale (à la base du Cambrien), continuerait de s'accroître régulièrement tout au long du Cambrien et de l'Ordovicien. L'apparente "explosion" à la base de l'Ordovicien résulterait principalement 1) de la grande rareté des affleurements susceptibles de fournir des fossiles complets, identifiables (il existe très peu de "Lagersstätten à échinodermes" de par le monde) et 2) d'artéfacts taxonomiques. Par exemple, la "classe" des éocrinoides est un groupe paraphylétique dont déri-

vent les différentes classes de blastozoaires (Diploporita, Rhombifera, Paracrinoidea, Blastoidea, Parablastoidea, Coronioidea): la disparition progressive des éocrinoides et l'apparition "soudaine" des autres classes ne reflètent par conséquent aucune réalité évolutive (Smith 1988).

La Montagne Noire a livré l'un des assemblages d'échinodermes cambro-ordoviciens les plus riches et les plus diversifiés au monde (Fig. 1-3). Elle constitue par conséquent une région privilégiée pour l'étude des variations de la paléodiversité entre le Cambrien et l'Ordovicien inférieur. L'étude de la répartition stratigraphique des échinodermes montre 1) que ceux-ci sont présents dans la grande majorité des niveaux paléontologiques reconnus sur le terrain, mais que 2) leur diversité est extrêmement variable. Trois "pics" de diversité dans les assemblages d'échinodermes s'observent en Montagne Noire: l'un dans le Cambrien moyen (Formation de Coulouma, niveaux E-F), les deux autres dans l'Ordovicien inférieur (niveaux f-g de la Formation de Saint-Chinian et niveaux l-m de la Formation du Landeyran). Ils correspondent à des "Lagerstätten à échinodermes" (sensu Smith 1988). La répartition stratigraphique des genres indique clairement que les variations de la paléodiversité s'expliquent principalement par des fluctuations du milieu. Par exemple, plusieurs "taxons de Lazare" sont présents en Montagne Noire. Ainsi, *Lingulocystis* est le seul échinoderme rencontré dans les niveaux i à k (caractérisés par une tranche d'eau plus faible et un milieu plus agité); il disparaît dès que la tranche d'eau augmente (niveau l), pour réapparaître dès qu'elle diminue, dans le membre supérieur de la Formation du Landeyran. Inversement, les genres *Thoralicystis*, *Anatifopsis*, *Balanocystites* ou *Balantiocystis* présents dans la Formation de Saint-Chinian et de la Maurerie, disparaissent dès que la tranche d'eau diminue (formations de la Cluse de l'Orb et du Foulon), pour réapparaître lorsqu'elle augmente à nouveau, dans la Formation du Landeyran. Il apparaît ainsi que les "pics" de diversité s'observent lorsque la tranche d'eau augmente et que le milieu est calme.

Les deux niveaux à échinodermes du Cambrien supérieur de Montagne Noire (Ubaghs 1998) ont fourni un assemblage relativement divers, comparable à ceux récemment découverts dans le Cambrien supérieur d'Australie (Smith & Jell 1990) et de l'Ouest des Etats-Unis (Sumrall et al. 1997). Parmi les formes décrites par Ubaghs (1998), *Lobocarpus* représente très certainement le plus ancien représentant connu des stylophores mitrates (Lefebvre en prép.). Les cinq sous-ordres de stylophores (Amygdalothecida, Cothurnocystida, Lagynocystida, Peltocystida et Mitrocystitida) sont présents dans l'Arenig de Montagne Noire. Chez les cornutes, toutes les familles et sous-familles sont éga-

lement représentées dès l'Arenig (Lefebvre & Vizcaino sous presse). La découverte de mitrates dans le Cambrien supérieur semble par conséquent indiquer que la diversification au sein de la classe des stylophores s'est faite progressivement et ne résulte pas d'une radiation soudaine. L'apparente "explosion" de la base de l'Ordovicien résulte par conséquent au moins en partie de notre connaissance par trop imparfaite des faunes du Cambrien supérieur.

Remerciements - Les auteurs remercient J. Sprinkle et G. Ubaghs pour leurs critiques et remarques constructives, M. Gayet et O. Otero pour leur patience et leur disponibilité, N. Podelvigne pour la réalisation des clichés photographiques, et S. Vizcaino pour son soutien actif et sa contribution précieuse et efficace à la mise en forme du manuscrit.

REFERENCES

- ALVARO J., VIZCAINO D. (COORDS), COURJAUULT-RADE P., CHAUVEL J.J., DABARD M.P., DEBRENNE F., FEIST R., PILLOLA G.L. & VENNIN E. 1998 - Les unités lithostratigraphiques cambriennes du versant méridional de la Montagne Noire (France). *Géologie de la France*, 2: 3-12.
- BABIN C., COURTESOLE R., MELOU M., PILLET J., VIZCAINO D. & YOCHELSON E.L. 1982 - Brachiopodes (articulés) et mollusques (bivalves, rostroconches, monoplacopores, gastropodes) de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien-Arenigien) de la Montagne Noire (France méridionale). *Mémoire de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude*, 63 p.
- BARRANDE J. 1887 - *Système Silurien du centre de la Bohême. Volume VII. Classe des Échinodermes ordre des Cystidées*, 233 p., Rivnac, Prague, Gerhard, Leipzig.
- BATES D.E. 1968 - On "*Dendrocrinus*" *cambriensis* HICKS, the earliest known crinoid. *Palaeontology*, 11: 406-409.
- BATHER F.H. 1913 - Caradocian Cystidea from Girvan. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 49: 359-529.
- BERGERON J. 1888 - Sur la présence de la faune primordiale (Paradoxidien) dans les environs de Ferrals-les-Montagnes (Hérault). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 106: 375-377.
- BERGERON J. 1889 - Etude géologique du Massif ancien situé au sud du plateau central. *Annales de la société géologique du Nord*, 22, 362 p.
- BERG-MADSEN V. 1986 - Middle Cambrian cystoid (sensu lato) stem columnals from Bornholm, Denmark. *Lethaia*, 19: 67-80.
- CABIBEL J., TERMIER H. & TERMIER G. 1959 - Les échinodermes méso-cambriens de la Montagne Noire (Sud de la France). *Annales de Paléontologie*, 44: 281-294.
- CAMPBELL K.S.W. & MARSHALL C.R. 1986 - Rates of evolution among Paleozoic echinoderms. In CAMPBELL K.S.W. & DAY M.F. (eds), *Rates of evolution*. Allen & Unwin, London: 61-100.
- CAPERA J.C., COURTESOLE R. & PILLET J. 1975 - Biostratigraphie de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France méridionale). Trémadocien inférieur. *Bulletin de la Société de Sciences naturelles de Toulouse*, 111: 337-380.
- CHAUVEL J. 1941 - Recherches sur les Cystoïdes et les Carpoïdes Armoricaïns. *Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, 5, 286 p.
- CHAUVEL J. 1966a - Echinodermes de l'Ordovicien du Maroc. *Cahiers de Paléontologie*, Paris, 120 p.
- CHAUVEL J. 1966b - Présence du genre *Anatifopsis* BARRANDE (Crustacés) dans l'Ordovicien du Maroc. *Compte Rendu sommaire des séances de la Société géologique de France*, 8: 301-302.

- CHAUVEL J. 1969 - Les échinodermes Macrostellidés de l'Anti-Atlas marocain. *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, (C) 1: 23-32.
- CHAUVEL J. 1971 - Les échinodermes carpoïdes du Paléozoïque inférieur marocain. *Notes du Service géologique du Maroc*, 31: 49-60.
- CHAUVEL J. 1978 - Compléments sur les échinodermes du Paléozoïque marocain (Diploporites, Eocrinoïdes, Edrioastéroïdes). *Notes du Service géologique du Maroc*, 39: 27-78.
- CHAUVEL J. & NION J. 1977 - Echinodermes (Homalozoa: Cornuta et Mitrata) nouveaux pour l'Ordovicien du Massif Armoricain et conséquences paléogéographiques. *Geobios*, 10: 35-49.
- COCKS L.R.M. & FORTEY R.A. 1990 - Biogeography of Ordovician and Silurian faunas. In McKERROW W.S. & SCOTSE C.R. (eds), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. Geological Society Memoir*, 12: 97-104.
- COPE J.C.W. 1988 - A reinterpretation of the Arenig crinoid *Ramseyocrinus*. *Palaeontology*, 31: 229-235.
- COURJAULT-RADE P. 1988 - Analyse sédimentologique de la Formation de l'Orbiel ("alternances calcaires" auct, Cambrien inférieur). Evolution tectono-sédimentaire et climatique (versant sud de la Montagne Noire, Massif Central, France). *Bulletin de la Société géologique de France*, (8) 4: 1003-1013.
- COURTESSOLE R. 1967 - Contribution à la connaissance de la paléontologie et de la stratigraphie du Cambrien moyen de la Montagne Noire (versant méridional). *Bulletin de la Société de Sciences naturelles de Toulouse*, 103: 491-526.
- COURTESSOLE R. 1973 - *Le Cambrien moyen de Montagne Noire. Biostratigraphie*. Imprimerie d'Oc, Toulouse, 241 p.
- COURTESSOLE R., HENRY J.L. & VIZCAINO D. 1991 - Quelques Calymenidae (Trilobita) de l'Ordovicien inférieur (Arenig) de la Montagne Noire, France: systématique, évolution et paléoenvironnements. *Palaeontographica* (A), 218, 15 p.
- COURTESSOLE R., PILLET J. & VIZCAINO D. 1988 - Stratigraphie et paléontologie du Cambrien moyen gréseux de la Montagne Noire (versant méridional). *Mémoire de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude*, 55 p.
- COURTESSOLÉ R., PILLET J., VIZCAINO D. & ESCHARD R. 1985 - Etude biostratigraphique et sédimentologique des formations arénacées de l'Arenig du Saint-Chinianais oriental (Hérault), versant sud de la Montagne Noire (France méridionale). *Mémoire de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude*, 99 p.
- DALEY P.E.J. 1992 - Two new cornutes from the Lower Ordovician of Shropshire and southern France. *Palaeontology*, 35: 127-148.
- DEAN W.T. 1966 - The Lower Ordovician stratigraphy and trilobites of the Landeyran valley and the neighbouring district of the Montagne Noire, south-western France. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology series*, 12: 247-353.
- DOMINGUEZ P. & GUTIERREZ MARCO J.C. 1990 - Primeros representantes ibéricos del género *Anatífopsis* BARRANDE, 1872 (Homalozoa, Stylophora; Ordovícico) y su posición sistemática. *Acta Geologica Salmaticensis*, 168: 121-131.
- DONOVAN S.K. 1984 - *Ramseyocrinus* and *Ristnacrinus* from the Ordovician of Britain. *Palaeontology*, 27: 623-634.
- DONOVAN S.K. & SAVILL J.J. 1988 - *Ramseyocrinus* (Crinoidea) from the Arenig of Morocco. *Journal of Paleontology*, 62: 283-285.
- DURHAM J.W. 1978 - A Lower Cambrian eocrinoid. *Journal of Paleontology*, 52: 195-199.
- FATKA O. & KORDULE V. 1985 - *Etoctenocystis bohémica* gen. et sp. nov., new ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Vestník Ustředního ústavu geologického*, 60: 225-229.
- FEIST R. & COURTESSOLE R. 1984 - Découverte du Cambrien supérieur à trilobites de type Est-asiatique dans la Montagne Noire (France méridionale). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 298: 177-182.
- FELL H.B. 1963a - The phylogeny of sea-stars. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)*, 246: 381-435.
- FELL H.B. 1963b - A new family and genus of Somasteroidea. *Transactions of the Royal Society of New Zealand*, 3: 143-146.
- FRIEDRICH W.P. 1993 - Systematik und Funktionmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, 7, 190 p.
- FRIEDRICH W.P. 1995 - Neue Nachweise mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata) aus Marokko, Sardinien und Süd-Wales. *Beringeria*, Special issue 2: 255-269.
- GEHLING J.G. 1986 - Earliest known echinoderm - a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia. *Alcheringa*, 11: 337-345.
- GIGOUT M. 1954 - Sur un hétérostélé de l'Ordovicien marocain. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles et physiques marocaines*, 34: 3-7.
- GIL CID M.D., DOMINGUEZ ALONSO P., SILVAN POBES E. & ESCRIBANO RODENAS M. 1996 - *Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp.; primer Cornuta para el Ordovícico español. *Estudios Geológicos*, 52: 313-326.
- GISLEN T. 1927 - A new Spanish carpoïd. *Arkiv för Zoologi*, 19B, 4 p.
- HENRY J.L. & VIZCAINO D. 1996 - Le genre *Prionocheilus* ROUAULT, 1847 (Trilobita) dans l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire, France: Evolution et paléoenvironnements. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 199: 49-64.
- HENRY J.L., LEFEBVRE B. & CHAUVIN D. 1997 - Stratification thermique probable des eaux marines sur la marge gondwanienne (Massif armoricain) pendant l'Ordovicien (Llanvirn): implications paléogéographiques. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 205: 373-392.
- JABLONSKI D., SEPROSKI J.J.JR., BOTTJER D.J. & SHEEHAN P.M. 1983 - Onshore-offshore patterns in the evolution of Phanerozoic shelf communities. *Science*, 222: 1123-1125.
- JAEKEL O. 1901 - Über Carpoideen; eine neue Klasse von Pelmatozoen. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, 52: 661-677.
- JAEKEL O. 1918 - Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paläontologische Zeitschrift*, 3, 128 p.
- JAEKEL O. 1923 - Zur Morphogenie der Asterozoa. *Paläontologische Zeitschrift*, 5: 344-350.
- JEFFERIES R.P.S. 1969 - *Ceratocystis perneri* JAEKEL - A Middle Cambrian chordate with echinoderm affinities. *Palaeontology*, 12: 494-535.
- JEFFERIES R.P.S. 1973 - The Ordovician fossil *Lagynocystis pyramidalis* (BARRANDE) and the ancestry of *Amphioxus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 265: 409-469.
- JEFFERIES R.P.S. 1987 - The chordates - a preliminary note. In FORTEY R.A. & OWENS R.M. (ed), *The Arenig Series in South Wales: Stratigraphy and Palaeontology. Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 41: 285-290.
- JELL P.A., BURETT C.F. & BANKS M.R. 1985 - Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa*, 9: 183-208.
- JOSOPAIT V. 1970 - Trilobiten-Funde im Tremadoc der Iberischen Ketten (NE Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*: 127-128.
- LEFEBVRE B. & VIZCAINO D. sous presse - New Ordovician cornutes (Echinodermata, Stylophora) from Montagne Noire and Brittany (France) and a revision of the Order Cornuta JAEKEL, 1901. *Geobios*.
- LOI A., PILLOLA G.L. & LEONE F. 1995 - The Cambrian and Early Ordovician of south-western Sardinia. *Rendiconti del Seminario della Facoltà di Scienze dell'Università di Cagliari*, 65 (suppl.): 63-81.

- MIQUEL J. 1894 - Note sur la géologie des terrains primaires du département de l'Hérault. Le Cambrien et l'Arenig. *Bulletin de la Société d'étude des Sciences naturelles de Béziers*, 17, 36 p.
- MIQUEL J. 1895 - Note sur la géologie des terrains primaires du département de l'Hérault. Essai de stratigraphie générale. *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Béziers*, 18: 5-28.
- MIQUEL J. 1905 - Essai sur le Cambrien de la Montagne Noire, Coulouma. L'Acadien. *Bulletin de la Société géologique de France* (4) 5: 465-483.
- MIQUEL J. 1912 - Nouvel essai sur la Géologie des terrains primaires du Département de l'Hérault. Classification des terrains siluriens. *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Béziers*, 33, 48 p.
- ORLOWSKI S. 1968 - Upper Cambrian fauna of the Holy Cross Mts. *Acta Geologica Polonica*, 18: 257-291.
- PAUL C.R.C. 1968 - *Macrocystella* CALLAWAY, the earliest glyptocystitid cystoid. *Palaeontology*, 11: 580-600.
- PAUL C.R.C. 1972 - *Cheirocystella antiqua* gen. et sp. nov. from the Lower Ordovician of western Utah, and its bearing on the evolution of the Cheiocrinidae (Rhombifera: Glyptocystitida). *Brigham Young University Geology Studies*, 19: 15-63.
- PAUL C.R.C. 1976a - Ordovician echinoderms from Greenland. *Geological Magazine*, 113: 29-38.
- PAUL C.R.C. 1976b - Palaeogeography of primitive echinoderms in the Ordovician. In BASSETT M.G. (ed.), *The Ordovician System: proceedings of a Palaeontological Association symposium, Birmingham*, September 1974: 553-574.
- PAUL C.R.C. 1984 - British Ordovician cystoids. Part 2. *Monograph of the Palaeontographical Society, London*, 136: 65-152.
- PAUL C.R.C. & SMITH A.B. 1984 - The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biological Reviews*, 59: 443-481.
- ROBARDET M., VERNIERS J., FEIST R. & PARIS F. 1994 - Le Paléozoïque anté-varisque de France, contexte paléogéographique et géodynamique. *Géologie de la France*, 3: 3-31.
- ROBISON R.A. & PANTOJA-ALOR J. 1968 - Tremadocian trilobites from the Nichixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, 42: 767-800.
- ROBISON R.A. & SPRINKLE J. 1969 - Ctenocystoidea: new class of primitive echinoderms. *Science*, 166: 1512-1514.
- RUTA M. 1997 - A new mitrate from the Lower Ordovician of Southern France. *Palaeontology*, 40: 363-383.
- SDZUY K. 1955 - Cystoideen aus den Leinitz-Schiefer (Tremadoc). *Senckenbergiana Lethaea*, 35: 269-276.
- SDZUY K. 1957 - Fossilien aus dem Tremadoc der Montagne Noire. *Senckenbergiana Lethaea*, 39: 255-285.
- SEPKOSKI J.J.Jr. 1979 - A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II, Early Phanerozoic families and multiple equilibria. *Paleobiology*, 5: 222-251.
- SEPKOSKI J.J.Jr. 1981 - A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, 7: 36-53.
- SEPKOSKI J.J.Jr. 1991 - A model of onshore-offshore change in faunal diversity. *Paleobiology*, 17: 58-77.
- SIMPSON G.G. 1953 - *The major features of evolution*. Columbia University Press, 434 p.
- SMITH A.B. 1985 - Cambrian eleutherozoan echinoderms and the early diversification of edrioasteroids. *Palaeontology*, 28: 715-756.
- SMITH A.B. 1988 - Patterns of diversification and extinction in early Palaeozoic echinoderms. *Palaeontology*, 31: 799-828.
- SMITH A.B. & JELL P.A. 1990 - Cambrian edrioasteroids from Australia and the origin of starfishes. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28: 715-778.
- SPENCER W.K. 1951 - Early Palaeozoic starfish. *Philosophical Transactions of the Royal Society (B)*, 235: 87-129.
- SPRINKLE J. 1973a - Morphology and evolution of blastozoan echinoderms. *Special publication Museum of Comparative Zoology, Harvard University*, 283 p.
- SPRINKLE J. 1973b - New occurrence of the Ordovician eocrinoid *Lingulocystis* from Bolivia, South America. *Journal of Paleontology*, 47: 1113-1116.
- SPRINKLE J. 1980 - An overview of the fossil record. In BROADHEAD T.W. & WATERS J.A. (eds), *Echinoderms, Notes for a short course*. University of Tennessee Department of Geological Sciences, Studies in Geology, 3: 15-26.
- SPRINKLE J. 1983 - Patterns and problems in echinoderm evolution. In JANGOUX M. & LAWRENCE J.M. (eds), *Echinoderm Studies*. Balkema, Rotterdam, 1, 18 p.
- SPRINKLE J. 1992 - Radiation of Echinodermata. In LIPPS J.H. & SIGNOR P.W. (eds), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. Plenum Press, New York: 375-398.
- SPRINKLE J. & GUENSBURG T.E. 1995 - Origin of echinoderms in the Paleozoic Evolutionary Fauna: the role of substrates. *Palaios*, 10: 437-453.
- SUMRALL C.D., SPRINKLE J. & GUENSBURG T.E. 1997 - Systematics and paleoecology of Late Cambrian echinoderms from the western United States. *Journal of Paleontology*, 71: 1091-1109.
- TERMIER H. & TERMIER G. 1969 - Les Stromatocystitoides et leur descendance. Essai sur l'évolution des premiers échinodermes. *Geobios*, 2: 131-156.
- TERMIER H. & TERMIER G. 1973 - Les échinodermes Cintra du Cambrien de la Montagne Noire (France). *Geobios*, 4: 243-266.
- THORAL M. 1935 - Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire, 362 p. Imprimerie de la Charité, Montpellier.
- UBAGHS G. 1960 - Le genre *Lingulocystis* THORAL. *Annales de Paléontologie*, 46: 81-116.
- UBAGHS G. 1961 - Un échinoderme nouveau de la classe des Carpoïdes dans l'Ordovicien inférieur du département de l'Hérault (France). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 253: 2565-2567.
- UBAGHS G. 1967 - Le genre *Ceratocystis* JAEKEL (Echinodermata, Stylophora). *University of Kansas Paleontological Contributions*, 22, 16 p.
- UBAGHS G. 1969 - *Aethocrinus moorei* UBAGHS, nov. gen., nov. sp., le plus ancien crinoïde dicyclique connu. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 38, 25 p.
- UBAGHS G. 1970 - Les Echinodermes "Carpoïdes" de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). *Cahiers de Paléontologie*, 110 p.
- UBAGHS G. 1972a - More about *Aethocrinus moorei* UBAGHS, the oldest known dicyclique crinoid. *Journal of Palaeontology*, 46: 773-775.
- UBAGHS G. 1972b - Le genre *Balantiocystis* CHAUVEL (Echinodermata, Ecrinoïdeia) dans l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, 58: 3-26.
- UBAGHS G. 1975 - Early Paleozoic echinoderms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 3: 79-98.
- UBAGHS G. 1983 - Echinodermata. Notes sur les Echinodermes de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). In COURTESSOLE R., MAREK L., PILLET J., UBAGHS G., & VIZCAINO D., *Calymena, Echinodermata et Hyolitha de l'Ordovicien de la Montagne Noire (France Méridionale)*, Mémoires de la Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude, 3: 33-35.
- UBAGHS G. 1987 - Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, 73, 27 p.
- UBAGHS G. 1991 - Deux Stylophora (Homalozoa, Echinodermata) nouveaux pour l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire, (France méridionale). *Paläontologische Zeitschrift*, 65: 157-171.
- UBAGHS G. 1994 - Echinodermes nouveaux (Stylophora, Ecrinoïdeia) de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, 80: 107-141.

- UBAGHS G. 1998 - Echinodermes nouveaux du Cambrien supérieur de la Montagne Noire. *Geobios*, 31: 809-829.
- UBAGHS G. & VIZCAÏNO D. 1990 - A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. *Palaeontology*, 33: 249-256.
- VALENTINE J.W. 1969 - Patterns of taxonomic and ecological structure of the shelf benthos during Phanerozoic times. *Palaeontology*, 12: 684-709.
- VIDAL M. 1996a - Quelques Asaphidae, Trilobita, de la Formation de Saint-Chinian, Ordovicien inférieur, Montagne Noire, France: systématique et paléoenvironnements. *Geobios*, 29: 725-744.
- VIDAL M. 1996b - Biofaciès à trilobites dans l'Ordovicien inférieur de l'Anti-Atlas, Maroc: paléoenvironnements et paléogéographie. Thèse non publiée, Université de Rennes 1, 142 p.
- WOODS I.S. & JEFFERIES R.P.S. 1992 - A new stem-group chordate from the Lower Ordovician of South Wales, and the problem of locomotion in boot-shaped cornutes. *Palaeontology*, 35, 25 p.

D. VIZCAÏNO

7, rue Jean-Baptiste Chardin, Maquens
F-11090 Carcassonne

B. LEFEBVRE

UFR Sciences de la Terre
Université Claude Bernard, Lyon I
43, bd du 11 novembre 1918
F-69622 Villeurbanne cedex