

---

# ASTÉRIDES (ECHINODERMATA) DE L'ILERDIEN MOYEN (YPRÉSIE) DES CORBIÈRES (AUDE, FRANCE) : SYSTÉMATIQUE, RELATIONS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES ET ÉVOLUTIVES.

## ASTEROIDS (ECHINODERMATA) FROM THE MIDDLE ILERDIAN (YPRESIAN) OF THE CORBIÈRES (AUDE, FRANCE) : TAXONOMY, PALAEOBIOGEOGRAPHIC AND EVOLUTIVE RELATIONS.

Gérard BRETON\*, Daniel VIZCAÏNO\*\*

---

*La faune d'astérides (Echinodermata) de l'Ilerdien moyen (Yprésien) des Corbières (département de l'Aude, France) se répartit entre cinq familles. Les taxons majoritairement représentés appartiennent à quatre espèces de Goniasteridae, dont deux, Recurvaster migrans et Nymphaster fontis sont nouvelles, et une espèce nouvelle de Pycinasteridae, Pycinaster corbaricus. Plusieurs taxons semblent issus d'ancêtres du Crétacé supérieur boréal par peramorphose.*

*The Asteroids (Echinodermata) of the Middle Ilerdian (Ypresian) of the Corbières (Aude department, South France) comprise five families. The majority of the asteroids belong to four species of Goniasteridae, among which two, Recurvaster migrans and Nymphaster fontis are new, and one new species of Pycinasteridae, Pycinaster corbaricus. Several taxa seem to have evolved from species of the boreal Upper cretaceous, following a peramorphic process.*

---

### INTRODUCTION

Doncieux (1911, p. 156-157) signale dans le "Lutézien" des Corbières à Fontcouverte et dans une dizaine d'autres gisements des Corbières septentrionales des marginales d'astérides qu'il rapporte à un *Goniaster* sp. proche de "*Goniaster poritoides* Desm.", et à un *Astropecten* sp. Valette (1925) décrit, dans le matériel recueilli par Lambert, en particulier à Fontcouverte, deux espèces qu'il juge, à bon escient, nouvelles, et qu'il affecte, très correctement compte tenu des connaissances de l'époque, à deux genres, l'un fossile, l'autre actuel.

Les récoltes récentes de l'un de nous (DV) ont montré, dans les gisements de l'Ilerdien moyen (= Yprésien) du département de l'Aude une diversité des astérides bien supérieure à ce que ces premiers travaux auraient pu laisser supposer. Nous en avons donc entrepris l'étude systématique. Les astérides cénozoïques sont pauvrement connus, contrairement aux faunes mésozoïques et aux faunes actuelles.

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les récoltes à vue de l'un de nous (DV) sont constituées presque exclusivement de marginales isolées d'astérides. Malgré le biais introduit, avec l'avantage aux gros

ossicules, recueillis sélectivement (Villier, 1995), ces récoltes ont constitué le matériel de base étudié. Breton (1992) a en effet démontré la validité du travail systématique (et de ses prolongements biostratigraphiques ou phylétiques) effectué sur les marginales isolées de Goniasteridae. Pour corriger le biais de collecte, une soixantaine de kilogrammes de marnes silteuses gris-bleu ont été prélevées à Fontcouverte, lavées sur tamis, et le refus a fait l'objet d'un tri systématique. Tout le matériel a été nettoyé par immersion quelques minutes dans une solution détergente dans une cuve à ultrasons, puis rincé à l'eau claire.

Les ossicules sont étudiés (éventuellement photographiés) à la loupe binoculaire, dessinés sous binoculaire à la chambre claire, et mesurés au pied à coulisse au 1/10 mm.

### CONTEXTE GÉOLOGIQUE ET LOCALISATION DES GISEMENTS (DV)

L'établissement d'une échelle chronostratigraphique fondée sur les biozones à Alvéolines et Nummulites permet à Hottinger et Schaub (1960) de proposer l'étage Ilerdien pour caractériser les formations marines

siennes déposées dans l'intervalle du temps compris entre le Thanétien marin et le Cuisien. La reconnaissance de cet étage préalablement attribué au Cuiso-Lutétien (Doncieux, 1906), et sa présence en Languedoc, ont été l'objet d'un débat passionné jalonné de nombreuses études (Szots, 1961 ; Massieux, 1968 ; Plaziat & De Renzi, 1968 ; De Renzi, 1968 ; Séguier, 1974 ; Plaziat, 1975, 1983). Aujourd'hui admis par la plupart des auteurs, l'Ilerdien correspondrait selon Plaziat (1981, 1983) au Sparnacien moyen et supérieur et au Cuisien inférieur.

L'Ilerdien des Corbières est constitué d'une puissante série marine d'une épaisseur avoisinant les 500 m et caractérisée par une transgression marine brutale, suivie d'une régression progressive. La Montagne d'Alaric constitue le chaînon le plus septentrional des Corbières, il représente un anticlinal allongé d'est en ouest, dissymétrique et déversé vers le nord (Plaziat, 1969). L'Ilerdien y débute par la Formation dite du "Calcaire basal" qui surmonte les dépôts fluviolacustres du "Sparnacien" (Plaziat, 1970). Le passage à l'épaisse série de marnes sus-jacentes s'effectue par des dépôts à dominante carbonatée à intercalations gréseuses, puis marno-gréseuses à riche macrofaune (Marnes à Térébratulidés). La faune riche et diversifiée est essentiellement composée de brachiopodes, de bryozoaires, d'échinides, de crinoïdes, de mollusques, de dents de poissons, ainsi que d'intéressants assemblages d'astérides récoltés dans deux localités du versant sud de la Montagne d'Alaric.

Le premier gisement est situé à l'ouest de Pradelles-en-Val, proche de la métairie de la Bourdasse, sur la rive gauche du ruisseau de la Garrigue (Cazilhac 2346 EST, x = 613,250 ; y = 3094,300). Le second se trouve au Nord de Montlaur, à l'est de Requy (Capendu 2446 OUEST, x = 618,675 ; y = 3094,450). Les formations marneuses particulièrement développées à Fontcouverte, à l'extrémité orientale de la Montagne d'Alaric, nous ont livré, proche de la base de la formation (Marnes à Térébratulines), le plus riche assemblage d'éléments squelettiques d'astérides composant nos récoltes. Un quatrième gisement situé dans les marnes grises affleurant sur la rive droite du Sou, à l'est de Villetritouts et au NW de Taurize (Cazilhac 2346 EST, x = 613,225 ; y = 3086,925) nous a fourni quelques rares restes d'astérides (ossicules et fragments de bras) associés à une macrofaune pauvre composée de débris de mollusques, de plaques et radioles de Cidaridae, de madrépores, de crustacés, de dents de sélaciens.

L'ensemble des horizons dans lesquels ont été recueillis les astérides faisant l'objet de ce travail sont attribués à l'Ilerdien moyen.

## MORPHOLOGIE ET ORIENTATION DES ASTÉRIDES

Le lecteur se reportera à Breton (1992, p. 31-50) et à Néraudeau et Breton (1993, p. 106-109) pour le détail de la nomenclature anatomique et de l'orientation des astérides. Il est seulement rappelé ici les points suivants. Actinal/abactinal désignent respectivement inférieur/supérieur dans la position de vie de l'animal (la face actinale porte la bouche). Dans les familles étudiées, le disque et les bras sont bordés d'une double rangée de plaques (ou ossicules)

supéro- et inféromarginales. "Adradial" signifie "vers le plan radial", "abradial" en s'en éloignant. L'axe ab-adradial est horizontal. La longueur (L) d'une plaque est la dimension horizontale mesurée parallèlement à l'allongement du bras ou au bord du disque ; la largeur (l), souvent supérieure à la longueur, celle mesurée selon l'axe ab-adradial, c'est-à-dire horizontalement et perpendiculairement à la longueur ; et la hauteur (h) celle mesurée verticalement. Le vocabulaire dérivé (long, court, large, étroit, haut, bas...) conserve les acceptions. Les principaux éléments du squelette décrits ici sont en face abactinale les abactinales (abact) au sein desquelles se trouve le madrépore et les supéromarginales (SM), et en face actinale, depuis la périphérie du corps vers le sillon ambulacraire, les inféromarginales (IM), les actinolatérales (actlat), les adambulacraires (adamb) et les ambulacraires (amb) entre lesquelles passent les pieds ambulacraires ou podions. Dans les familles étudiées dans cet article, la bouche est entourée d'adambulacraires modifiées ou orales (or). L'apex du bras s'achève par une terminale (term) impaire. Les marginales sont numérotées 1, 2, 3... n de l'interradius au radius. F.a.e. est le sigle désignant les ponctuations ornementant la face externe de certaines plaques.

Une supéromarginale possède donc une face externe en position abactinale et abradiale en contact avec le milieu extérieur, une face intermarginale en position actinale en contact avec l'inféromarginale homologue, une face interne adradio-actinale en contact avec le milieu intérieur, des facettes d'articulation avec les abactinales en position adradiale, et deux faces latérales proximale et distale en contact avec les supéromarginales voisines.

## PALÉOÉCOLOGIE ET TAPHONOMIE

Le lavage effectué sur les marnes silteuses de Fontcouverte a livré une taphocénose très abondante de formes de petite taille, dominée de façon écrasante par deux groupes de suspensivores actifs, des brachiopodes et des bryozoaires. On recueille ensuite, par ordre décroissant d'importance, d'abondants calices et articles du crinoïde *Conocrinus doncieuxi* Roux, 1978 [= *C. pyriformis* (Münster in Goldfuss, 1826)] (Roux, 1978) et des tubes de plusieurs espèces de Teredinidae. Les huîtres, de petite taille, les autres bivalves (Pectinidae), les serpules et les gastropodes sont rares. Les échinides, dominés par les cidaridés, sont présents et diversifiés (Lambert in Doncieux, 1911). Les poissons sont diversifiés (Leriche in Doncieux, 1908 et Leriche, 1936), même si l'excellent potentiel de conservation des dents de requin conduit à surestimer l'importance du groupe. Les poissons sont représentés par des dents, écailles, fragments osseux et otolithes.

Nous recueillons enfin quelques rares dactyles de crabes. Doncieux (1908) signale l'abondance des *Callianassa* sp., fouisseurs actifs responsables de la bioturbation du sédiment. Les foraminifères, enfin, semblent variés, mais seuls les plus gros sont recueillis.

Les astérides de Fontcouverte étaient probablement des omnivores capables de se nourrir sur l'épifaune ou les encroûtants, les détritiques de surface, ou les organismes en décomposition ainsi que le font les Goniasteridae actuels (Jangoux in Jangoux & Lawrence, 1982). Les

Astropectinidae étaient peut-être plus spécialisés, prédateurs d'organismes enfouis cependant peu nombreux dans la taphocénose.

La conservation est, en moyenne, excellente. Le stéréome est transformé, ainsi qu'il est habituel, en calcite massive, ou, beaucoup plus rarement, reste sous forme de stéréome labyrinthique, les vides étant comblés par de la pyrite. La plus ou moins grande abondance de pyrite confère aux ossicules une teinte plus ou moins grise. Certains ossicules, en particulier ceux du gisement de Requy, ont subi une légère abrasion mécanique antérieure à la calcitisation en masse du stéréome, mais il est évident, au regard de la fraîcheur de la majorité des éléments squelettiques, qu'ils n'ont pas été transportés : l'enfouissement après la dissociation du squelette a été rapide (voir cependant ci-dessous) et peut-être, dans certains cas, dû à la chute d'ossicules dans des terriers ouverts de fousseurs (Breton, 1992). Les marginales de Fontcouverte en particulier (mais aussi des autres gisements) portent de nombreuses traces de morsures. Certaines, rares, sont des *Gnathichnus stellarum* Breton, 1992, traces de broutage d'échinides. Certaines, analogues à celles figurées par Breton (1992, fig. 30) ou par Villier (1995, fig. 7, a, b), sont interprétées par Villier (1995) comme des traces de morsure de poisson. Enfin, les marginales de Fontcouverte portent des traces affectant la forme de dépressions, peu profondes, plus ou moins circulaires, évoquant bien des traces d'écrasement, souvent associées à des ossicules brisés et qui peuvent résulter de la morsure de poissons durophages avant calcification du stéréome. Doncieux (1908) cite dans l'Eocène de l'Aude des balistes, des labres ainsi que des Pycnodontes.

La répartition des morsures sur les marginales de deux espèces de Fontcouverte est la suivante :

- *Crateraster lamberti* (Valette, 1925) : 34 % des marginales examinées portent une ou plusieurs morsures (les morsures du 3e type ayant conduit à une altération profonde de la marginale non prises en compte). 67 % des morsures sont situées sur la face externe seule (principalement sur la face abactinale des supéromarginales à proximité de l'arête adradiale) et 33 % sur une ou plusieurs autres faces (face externe comprise dans ce dernier cas).

- *Nymphaster fontis* sp. nov. : 32 % des marginales examinées portent une ou plusieurs morsures (même remarque). Les localisations respectives sont les suivantes : 78 % (face externe) et 22 % (toutes faces). Les morsures affectent principalement, là encore, les plus grosses marginales (13 sur 21), 11 sur 13 sont mordues sur le renflement abactinal ou à proximité de l'arête adradiale.

Les marginales sont en outre affectées de biocorrosions diverses, et sont encroûtées d'épibiontes : huîtres, serpules au tube souvent pyritisé, bryozoaires et foraminifères, ces deux derniers groupes pouvant se développer sur des traces de morsures.

La localisation des morsures permet de penser que les astérides ont été attaqués vivants par des prédateurs, alors qu'ils étaient enfouis ou semi-enfouis (morsures abactinales chez *Nymphaster*) ou bien que des nécrophages se sont attaqués au cadavre entier (morsures prédominant sur les

faces externes). Quelques prédateurs, dont l'échinide responsable des *Gnathichnus stellarum* ont enfin mordu des ossicules déjà dissociés, vraisemblablement pour y manger des lambeaux de chair encore adhérents ou pour rechercher des résidus de matière organique entre les mailles du stéréome (Breton, Néraudeau & Cuenca-Boulat, 1992). Ces ossicules ont pu séjourner sur le fond avant enfouissement (biocorrosions diverses, développement d'épibiontes), mais ce séjour a été court.

A Taurize, la présence de fragments de bras avec des marginales associées appartenant à deux espèces différentes, ainsi qu'à Fabrezan où Doncieux (1911) rapporte des fragments de bras d'Astropectinidae, l'enfouissement a dû être rapide, dans un environnement peu bioturbé.

## LIEUX DE CONSERVATION DU MATÉRIEL

Les holotypes et figurés, ainsi qu'une partie des paratypes sont conservés au Muséum d'Histoire Naturelle du Havre (MHNH). Des paratypes ou topotypes significatifs sont en outre déposés dans les collections suivantes : Daniel Vizcaïno (Carcassonne) ; Muséum National d'Histoire Naturelle à Paris ; Laboratoire de Géologie Sédimentaire et Paléontologie, Université Paul-Sabatier à Toulouse ; Muséum d'Histoire Naturelle de Perpignan.

## SYSTÉMATIQUE

Afin d'alléger le texte, et compte tenu de l'espace imparti, les commentaires systématiques concernant les familles et les genres ont été supprimés, et le lecteur est prié de se reporter à Breton (1992) pour les Goniasteridae, Schulz & Weitschat (1971) et Gale *in* Smith *et al.* (1988) pour le genre *Pycinaster*, et à Gale (1987) pour le genre *Recurvaster* afin d'y retrouver les synonymes, espèces-types, diagnoses, remarques, répartition stratigraphique et distribution géographique de chaque genre.

Famille des **Pycinasteridae** Spencer & Wright, 1966

Genre **PYGINASTER** Spencer, 1907

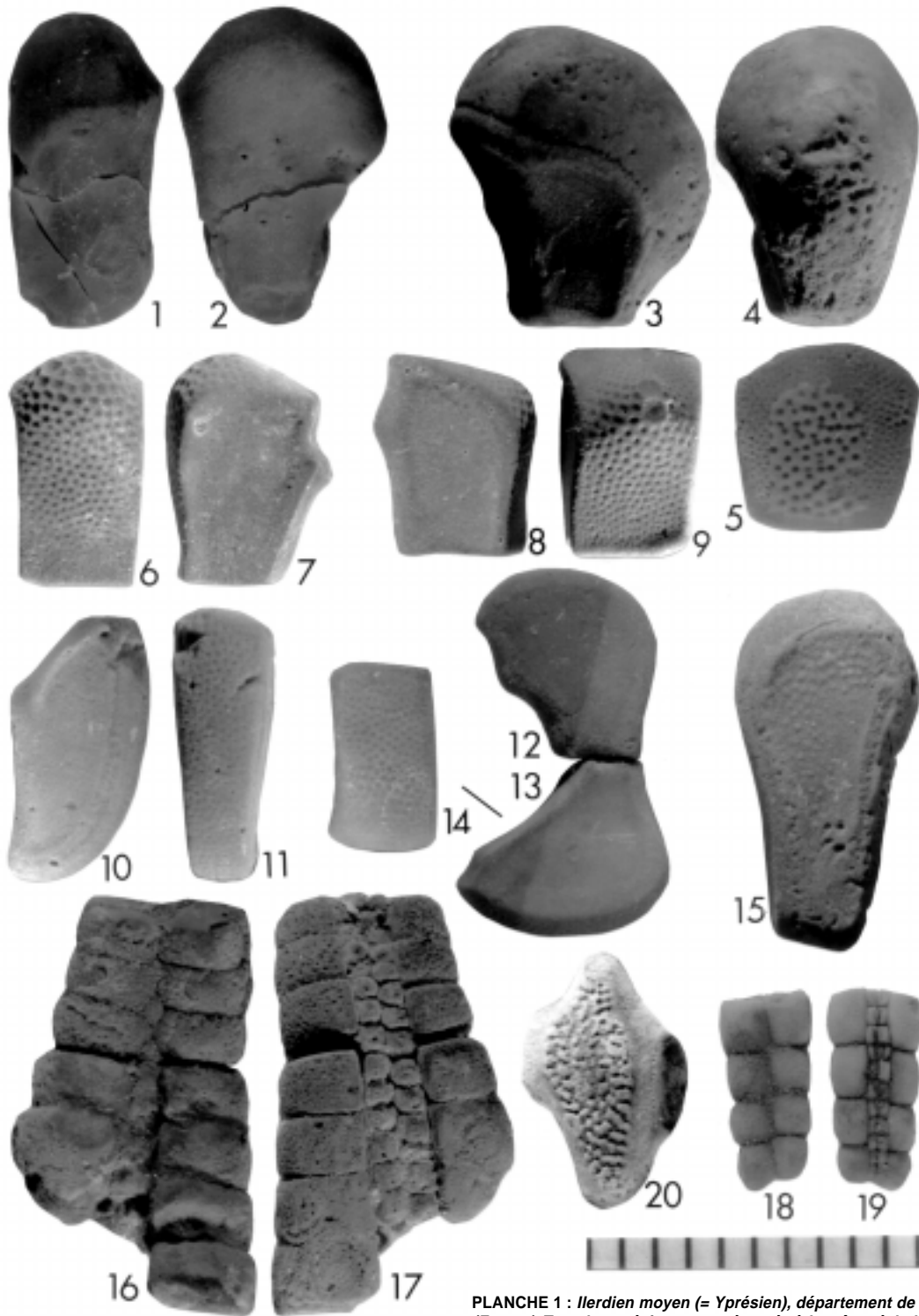
*Pycinaster corbaricus* sp. nov.  
[fig.-texte 1 ; pl. 1, fig. 1, 2]

**Origine du nom** : *corbaricus*, latin, des Corbières, adjectif.

**Type** : L'ensemble de la série-type est composée de

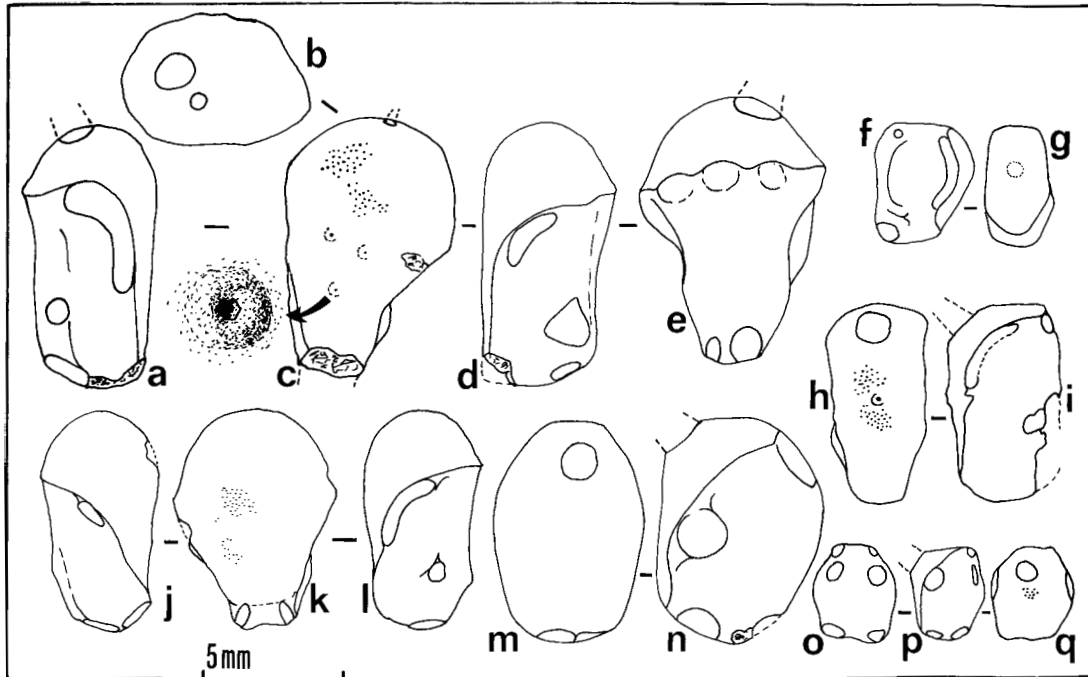
- six marginales de Requy près de Montlaur (Aude) et
- quatre-vingt marginales de Fontcouverte (Aude) dont vingt-huit collectées à vue et cinquante-deux provenant du lavage d'environ 60 kg de sédiment, recueillis dans des niveaux datés de l'Ilerdien moyen (= Yprésien).

L'holotype est le spécimen MHNH 8925, figuré fig.-texte 1 a-e ; pl. 1, fig. 1, 2 (tabl. 1).



**PLANCHE 1 : Ilerdien moyen (= Yprésien), département de l'Aude (France). Tous les spécimens représentés à la même échelle (barre d'échelle = 10 x 1 mm).**

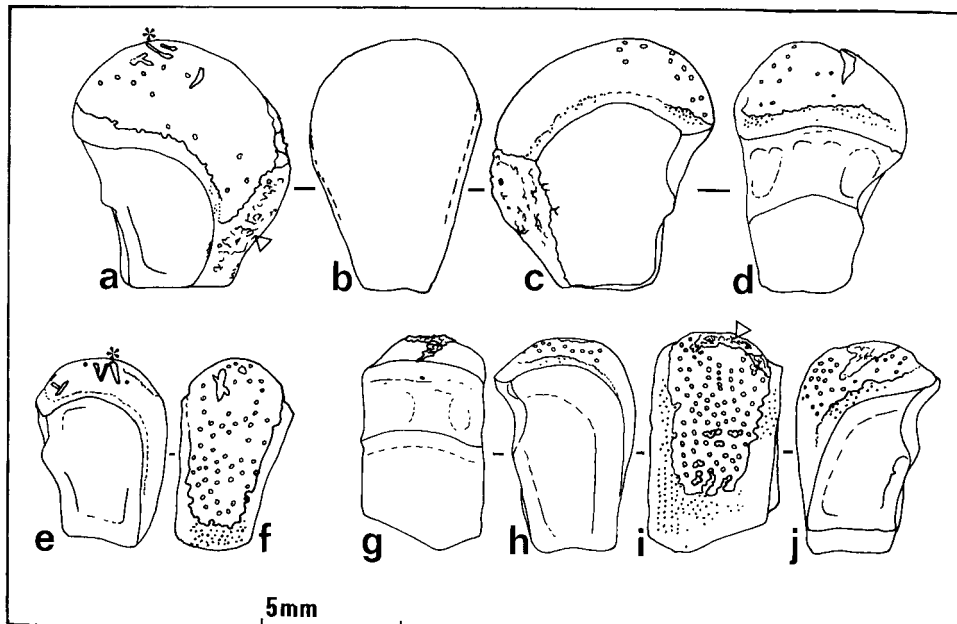
- 1, 2 : *Pycinaster corbaricus* sp. nov. Holotype, supéromarginale interradiale SM1. 11 - Fontcouverte (MHNH 8925). 1 : profil ; 2 : vue abradiale.  
 3, 4 : *Recurvaster migrans* sp. nov. Holotype, supéromarginale interradiale SM1. 11 - Requy (MHNH 8933). 3 : profil ; 4 : vue abradiale.  
 5 : *Recurvaster migrans* sp. nov. Paratype 3, inféromarginale du disque. 11 - Requy (MHNH 8936). Vue abradiale.  
 6, 7 : *Nymphaster fontis* sp. nov. Holotype, supéromarginale médiane SM1 probable. 11 - Fontcouverte (MHNH 8942). 6 : vue abradiale ; 7 : profil.  
 8, 9 : *Nymphaster fontis* sp. nov. Paratype 2. 11 - Fontcouverte (MHNH 8944). 8 : profil ; 9 : vue abradiale.  
 10, 11 : *Calliderma atagensis* Valette, 1925. Topotype. 11 - Fontcouverte (MHNH 8951). 10 : profil ; 11 : vue abactinale (abradial en haut).  
 12-14 : *Crateraster lamberti* (Valette, 1925). Topotypes. 11 - Fontcouverte. 12 : supéromarginale (MHNH 8958) ; 13, 14 : inféromarginale (MHNH 8959). 12, 13 : profil ; 14 : vue abradiale.  
 15 : *Crateraster lamberti* ? (Valette, 1925). Variant extrême à supéromarginales interradiales très hautes. 11 - Fontcouverte (MHNH 8978). Profil.  
 16, 17 : *Mediaster* sp. Ruisseau du Sou, 11 - Taurize (MHNH 8968). Fragment de bras. 16 : vue abactinale ; 17 : vue actinale.  
 18, 19 : *Ophryaster bretoni* ? Calzada & Gómez-Pallerola, 1993. Ruisseau du Sou, 11 - Taurize (MHNH 8969). Fragment de bras. 18 : vue abactinale ; 19 : vue actinale.  
 20 : *Stauranderasteridae Genus ? species ?*, Ruisseau du Sou, 11 - Taurize (MHNH 8970). Vue externe.



**FIGURE 1 : *Pycinaster corbaricus* sp. nov. Ilerdien moyen (= Yprésien), département de l'Aude, France.**  
 Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 5 mm.

- a - e : holotype, supéromarginale interradiale SM1. 11 - Fontcouverte (MHNH 8925). a : vue proximale ; b : vue abactinale ; c : vue abradiale (la flèche indique l'alvéole de pédicellaire qui est représentée, agrandie, entre a et c ; d : vue distale ; e : vue adradiale.  
 f - g : paratype 2, inféromarginale. 11 - Requy (MHNH 8927). f : vue latérale ; g : vue abradiale.  
 h - i : paratype 1, inféromarginale du disque. 11 - Fontcouverte (MHNH 8926). h : vue abradiale ; i : vue latérale.  
 j - l : paratype 4, supéromarginale interradiale SM1. 11 - Fontcouverte (MHNH 8929). j, l : vues latérales ; k : vue abradiale.  
 m - n : paratype 5, supéromarginale (?). 11 - Fontcouverte (MHNH 8930). m : vue abradiale ; n : vue latérale.  
 o - q : paratype 3, marginale du bras. 11 - Fontcouverte (MHNH 8928). o : vue adradiale ; p : vue latérale ; q : vue adradiale.

Tirétés : parties manquantes et/ou bases des piquants.



**FIGURE 2 : *Recurvaster migrans* sp. nov. Ilerdien moyen (= Yprésien), département de l'Aude, France.**

Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 5 mm. Astérisque : morsure *Gnathichnus stellarum* Breton, 1992. Triangle : partie altérée des plaques.

- a - d : holotype, supéromarginale interradiale SM1. 11 - Requy (MHNH 8933).  
 a : vue distale ; b : vue abradiale ; c : vue proximale ; d : vue adradiale.  
 e - f : paratype 1, supéromarginale du disque. 11 - Requy (MHNH 8934).  
 e : vue latérale ; f : vue abradiale.  
 g - j : paratype 2, supéromarginale du disque. 11 - Fontcouverte (MHNH 8935).  
 g : vue adradiale ; h : vue proximale ; i : vue abradiale ; j : vue distale.

Les paratypes 1 à 5 sont les spécimens MHNH 8926 à 8930, et figurés fig.-texte 1 f-q (tabl. 1).

Les autres paratypes ne sont pas numérotés individuellement et sont conservés sous les index collectifs MHNH 8931 (Requy) et 8932 (Fontcouverte).

**Diagnose :** *Pycinaster* présentant des supéromarginales interradianes de grande taille, hautes, très cunéiformes, avec un développement extrême de la tumidité abactinale, et des faces latérales (relativement) basses, inclinées et creuses. F.a.e. très fines et très denses ou absentes, des épines sur les marginales, alvéoles de pédicellaires penta- ou hexagonales.

**Dimensions et description des types**

**Remarque.** Les ossicules rapportés à cette espèce sont passablement altérés : usure, morsures dont *Gnathichnus stellarum* Breton, 1992 pouvant aller jusqu'à casser en deux certaines marginales, biocorrosions ou au contraire encroûtements divers (bryozoaires, huîtres). Il est possible que leur stéréome ait été plus fragile ou que diverses circonstances en aient fait un objectif plus facile pour les prédateurs ou pour les nécrophages. La conséquence en est que les détails anatomiques (surfaces articulaires, insertions musculaires ou ligamentaires) sont souvent difficiles à interpréter. De plus les espèces crétaées les plus proches, dont l'anatomie est bien connue, ne permettent pas une comparaison fidèle des différentes marginales. En particulier, la reconnaissance des IM interradianes et l'identification des SM2 ne sont pas encore bien comprises et il faudra certainement attendre la récolte d'un individu avec les connexions anatomiques préservées pour se faire une opinion définitive. Les attributions anatomiques du matériel type décrit maintenant sont bien sûr faites avec cette réserve.

		LIEU	NATURE	L mm	I mm	h mm	f.a.e./mm <sup>2</sup>	MHNH
HOLOTYPE		Fontcouverte	SM1	6,6	4,7	9,6	18 à 25	8925
P A R A T Y P E S	1	Fontcouverte	IM disque	3,8	4,2	7,6	#30	8926
	2	Requy	IM	2,7	3,6	4,6	lisse	8927
	3	Fontcouverte	marginale du bras	3,2	2,8	3,8	f.a.e. très fines	8928
	4	Fontcouverte	SM1	6,8	4,4	8,2	35-40	8929
	5	Fontcouverte	SM?	5,6	6,9	8,3	lisse	8930

**TABLEAU 1 : Dimension des types de *Pycinaster corbaricus* sp. nov.**

**Holotype.** L'holotype est une supéromarginale interradiane SM1 de grande taille, haute, avec un bombement abactinal très fort. Le dépassement abactinal (au-dessus des faces latérales) représente 30 % en vue proximale et 25 % en vue distale de la hauteur totale de l'ossicule. En vue abradiale, l'ossicule apparaît cunéiforme car ses faces latérales très creuses divergent d'une quarantaine de degrés. L'extrémité actinale, partiellement brisée, porte les facettes d'articulations longitudinales et inégales avec une (comme chez les espèces crétaées) ou plus vraisemblablement deux inféromarginales. En vue proximale la largeur est constante. La face proximale porte, dans l'anse du rebord de

la face externe, une surface d'insertion ligamentaire allongée et courbe. Une seconde, ronde et plus petite se trouve dans la région adradio-actinale de cette face. La face distale, moins haute, est plus creuse ; la surface d'insertion ligamentaire courbe est moins longue, l'autre est plus grande et vaguement triangulaire. La vue adradiale montre les faces articulaires avec les inféromarginales et les abactinales. La face externe porte des f.a.e. fines, denses, atténuées, pas visibles partout et trois alvéoles de pédicellaires sur sa partie verticale, plane. Les alvéoles, pentagonales, situées sur un petit renflement, sont totalement identiques à l'alvéole de *Pycinaster magnificus* Spencer, 1913 figurée par Schulz & Weitschat (1971, p. 125, fig. 3). Sur le bombement abactinal se trouvent deux facettes planes et circulaires qui servaient à l'insertion de piquants. La plus petite est exactement abactinale, la plus grande est déportée adradialement et proximale. Pendant la préparation, cet ossicule s'est trouvé clivé accidentellement en trois morceaux qui ont pu être recollés. Le collage est réversible (acétone).

**Paratype 1.** Ce paratype est interprété comme une inféromarginale interradiane, avec les réserves rappelées plus haut. La face externe est séparée en une partie abradiale, plane et verticale, aux arêtes légèrement convergentes vers le haut (18° environ) et une partie actinale horizontale, légèrement bombée. A la limite entre les deux parties se trouve une facette ronde et plate sur laquelle s'insérait une forte épine, et le centre de la partie verticale porte l'alvéole d'un pédicellaire qui n'est pas clairement polygonal mais ce trouve au centre d'un renflement conique. Les f.a.e. de la face externe sont fines et serrées. L'ossicule, de profil, apparaît rectangulaire et montre, en limite de l'arête de la face externe, une surface d'insertion ligamentaire allongée et courbe, et deux autres de dimensions plus modestes en position adradiale, l'une très actinale, l'autre aux deux tiers de la hauteur de l'ossicule. Bien que l'autre face latérale soit passablement détériorée, elle semble symétrique de la première. La face abactinale est très petite et réduite à une facette adradiale carrée et subhorizontale, et deux plus petites facettes abradiales, obliques, rondes.

**Paratype 2.** Petite marginale haute, courte, large, interprétée comme une inféromarginale du bras. La face externe est réduite à sa partie abradiale. Elle est convexe, non bombée. Une zone altérée, au niveau du "sommet" de la convexité masque probablement une facette d'insertion de piquant. Les faces articulaires avec les supéromarginales (?) sont rondes, obliques, ponctuées. Les surfaces d'insertion ligamentaire actinales sont beaucoup moins claires, une grande surface d'insertion étroite et allongée longe l'arête de la face externe.

**Paratype 3.** Petite marginale du bras, dont la face externe porte, excentré, un petit tubercule conique au sommet concave, base d'insertion d'un piquant. Les vues latérale et adradiale permettent de préciser les dix surfaces d'articulation et/ou d'insertion ligamentaire ; les deux plus visibles sont situées un peu au-dessus de la moitié de la hauteur de l'ossicule, et touchent l'arête latérale de la face externe.

**Paratype 4.** Cette supéromarginale interradiane (SM1) est tout à fait comparable à l'holotype, aussi ne sera-t-elle

pas décrite en détail. Elle ne possède aucune alvéole de pédicellaire et d'éventuelles surfaces abactinales d'insertion de piquant sont masquées par une biocorrosion de cette région marquée par des dépressions subcirculaires ou irrégulières. La face abactinale, de dimensions réduites, est toute entière constituée de quatre facettes articulaires ou d'insertion ligamentaire : les deux abradiales sont allongées, orientées obliquement donc visibles en vue abradiale.

**Paratype 5.** Cette supéromarginale (?) d'assez grande taille est ellipsoïdale, plus haute que large et plus large que longue. Sa face externe, doucement convexe, et un peu bombée abactinalement porte, excentrée abactinalement, une base d'insertion de piquant qui pointait à 45°. Les facettes articulaires sont peu accentuées et ne permettent guère d'argumenter clairement les relations anatomiques de cet ossicule.

**Remarque.** L'examen du reste du matériel disponible ne permet pas non plus de trouver des arguments probants pour dire si les quelques ossicules à morphologie comparables à celle du paratype 5 sont des supéromarginales du disque ou bien des inféromarginales médianes, auquel cas les marginales ayant la même morphologie que le paratype 1 pourraient être des supéromarginales du disque, SM2, 3 ou plus. Dans le bras, les marginales deviennent carrées, voire plus longues que larges. Toutes ou presque portent un piquant, et quelques unes l'alvéole d'un pédicellaire.

**Rapports et différences.** Parmi les espèces du Sénonien et du Danien boréaux, c'est *Pycinaster magnificus* Spencer, 1913 qui présente le plus d'affinités avec notre taxon, ne serait-ce que par la forme et le développement des SM1. *P. corbaricus*, qui en descend vraisemblablement, s'en distingue par un renflement abactinal des SM1 encore plus développé et, quelque soit le type morphologique qui corresponde aux inféromarginales médianes, des inféromarginales médianes différentes. *P. corbaricus* pourraient avoir évolué à partir de *P. magnificus* par une peramorphose des SM1 (accélération probablement parce qu'elles sont plus petites que celles de l'ancêtre), et par une modification non hétérochronique des inféromarginales. Ces traits permettront de distinguer *P. corbaricus* non seulement de *P. magnificus* mais encore de toutes les espèces boréales sénoniennes ou daniennes. Valette (1925) a décrit, un *Pycinaster* du Lutétien du Bassin de Paris, *Pycinaster grignonensis* Valette, 1925. L'examen de sa figure ne laisse aucun doute sur le fait qu'il ne s'agit pas d'un *Pycinaster*.

Des marginales très hautes avec un fort bombement abactinal est un phénomène qui est enregistré dans plusieurs lignées indépendantes d'astérides où il résulte d'une peramorphose affectant les supéromarginales médianes : *Pycinaster*, mais aussi *Recurvaster* (ce travail), *Crateraster*, *Nymphaster* (ce travail), *Metopaster*. Dans le cas du "*Pycinaster grignonensis*", il pourrait s'agir d'un *Crateraster* (voir les commentaires sur *Crateraster lamberti* Valette, 1925, ce travail). Quant au *Pycinaster peyroti* Valette, 1925 de l'Oligocène du Bordelais dont Rasmussen (1966) fait un synonyme de *Stauranderaster laevis* (DesMoulin, 1831), avec une attribution générique que je

considère comme douteuse, il reste, quel que soit son classement générique, bien distinct du *P. corbaricus* dont il n'a pas les supéromarginales médianes très hautes et fortement renflées.

**Répartition stratigraphique et distribution géographique.** Ces données sont pour l'instant limitées au seul matériel-type décrit ici : Ilerdien (Yprésien), département de l'Aude (France).

Famille des **Goniasteridae** Forbes, 1841

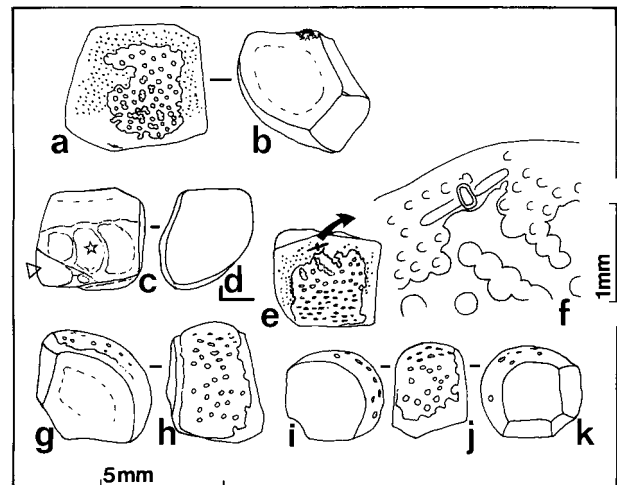
Genre **RECURVASTER** Brünnich Nielsen, 1943

*Recurvaster migrans* sp. nov.  
[fig.-texte 2, 3 ; pl. 1, fig. 3-5]

**Origine du nom :** du latin *migrare* : émigrer ; *migrans* : émigrant, par allusion aux origines boréales et nordiques probables de la lignée.

**Types :** l'ensemble de la série-type est composée de :  
- quatre marginales de La Bourdasse (Aude)  
- cent-trente cinq marginales de Requy près de Montlaur (Aude)  
- neuf marginales de Fontcouverte (Aude), recueillies dans des niveaux datés de l'Ilerdien moyen (= Yprésien).

L'holotype est le spécimen MHNH 8933, figuré fig.-texte 2 a-d ; pl. 1, fig. 3-4 (tabl. 2).



**FIGURE 3 : *Recurvaster migrans* sp. nov. Ilerdien moyen (= Yprésien), département de l'Aude, France.**

Trait d'échelle dans l'interruption du cadre, en bas : 5 mm

(a-e, g-k) ; trait d'échelle dans l'interruption du cadre, à droite : 1 mm (f).

- a - b : paratype 3, inféromarginale du disque. 11 - Requy (MHNH 8936).  
a : vue abradiale ; b : vue latérale (a, b : abactinal en haut).  
c - f : paratype 4, inféromarginale du bras. 11 - Requy (MHNH 8937).  
c : vue adradiale, abactinal en haut ; triangle : face articulaire avec une actinolatérale ; étoile : face articulaire avec une adambulacraire  
d : vue distale (abactinal en haut) ; e : vue actinale exacte (adradial en haut), la flèche désigne la région de e portant une alvéole de pédicellaire ovale-ailée, agrandie (x4) en f.  
g - h : paratype 5, supéromarginale de la base du bras. 11 - Requy (MHNH 8938).  
g : vue latérale ; h : vue abradiale légèrement oblique.  
i - k : paratype 6, supéromarginale de l'apex du bras. 11 - Requy (MHNH 8939).  
i : vue proximale ; j : vue abradiale ; k : vue distale.

Les paratypes 1 à 6 (MHNH 8934 à 8939) sont les spécimens figurés fig.-texte 2 e-j, 3 a-k ; pl. 1, fig. 5 (tabl. 2).

Les autres paratypes ne sont pas numérotés individuellement et sont conservés sous les index collectifs MHNH 8940 (Requy) et MHNH 8941 (Fontcouverte).

**Diagnose :** *Recurvaster* avec des supéromarginales interradiales (SM1) hautes, présentant un développement extrême de la tumidité abactinale, et des faces latérales nettement divergentes vers le haut. Tendance à la réduction de l'aire centrale des faces externes.

**Dimensions et descriptions des types**

		LIEU	NATURE	L mm	I mm	h mm	α°	MHNH
HOLOTYPE		Requy	SM1	7,0	7,2	9,1	51	8933
P A R A T Y P E S	1	Requy	SM disque	3,9	4,4	6,6	42	8934
	2	Fontcouverte	SM disque	4,6	4,7	7,9	55	8935
	3	Requy	IM disque	5,9	5,2	4,7	56	8936
	4	Requy	IM bras	4,3	3,9	4,1	48-41	8937
	5	Requy	SM base du bras	3,5	4,5	4,4	46	8938
	6	Requy	SM apex du bras	2,8	3,8	3,7	# 40°	8939

**TABLEAU 2 : Dimensions des types de *Recurvaster migrans* sp. nov.**

**Holotype.** L'holotype a été sélectionné pour être représentatif des supéromarginales interradiales SM1. C'est une grande marginale à la face externe extrêmement bombée abradialement et abactinalement. Les faces latérales sont différentes. La face proximale est plane et verticale, la face distale est creuse et oblique, recouvrant légèrement SM2. La face articulaire avec les abactinales forme un sillon arqué où on distingue à peine trois (quatre ?) facettes. La face interne est verticale. La face externe comporte une aire centrale en relief par rapport à une marge déprimée de largeur moyenne. L'aire centrale est ornée de f.a.e. isolées les unes des autres, peu abondantes. La marge déprimée comporte plusieurs rangées de f.a.e. fines et serrées. Seule la partie abactinale et adradiale de cette face externe est bien conservée quoique entaillée de morsures *Gnathichnus stellarum* ? Breton, 1992 ; la partie proche de l'arête abradiale est altérée.

**Variation au sein des SM1.** Les autres SM1 - au nombre de 7 dans l'assemblage de Requy - montrent peu de variation par rapport à l'holotype si ce n'est une variation dans la longueur relative, les plus grosses - les plus renflées abactinalement et abradialement - étant aussi les plus longues (relativement). Les f.a.e. de l'aire centrale sont en général profondes, bien marquées, et plus denses que sur l'holotype. La bordure déprimée est en général fortement élargie à proximité de l'arête adradiale. Les plus petites, les plus jeunes probablement des SM1 ont une morphologie et une apparence qui les rapproche des autres SM du disque, mais elles s'en distinguent toujours par la dissymétrie entre les faces proximale, plus plane, et distale, plus creuse et oblique.

**Paratype 1.** Une marginale haute, relativement plus courte que l'holotype, à renflement abactinal encore marqué. Elle est inclinée distalement de manière sensible : il s'agit donc probablement d'une SM2, dont l'inclinaison est liée à celle de la face distale de SM1. Faces latérales creuses, face proximale un peu plus haute que la distale. Articulation avec 3 (?) abactinales. Le bombement abactinal porte quelques *Gnathichnus stellarum* ?, traces de morsure d'un échinide. Les f.a.e. de l'aire centrale sont assez profondes, de densité moyenne. L'extension de l'aire centrale est réduite actino-abradialement.

**Variation au sein des supéromarginales interradiales.** Le rapport entre le nombre de SM1 et des autres SM interradiales (8/19) montre que nous avons isolé dans cette catégorie les SM2, 3 et peut-être parfois 4. En effet, il y a principalement deux morphologies dans cette catégorie. Les SM2 (au nombre de 10, paratype 1 compris) ont des faces latérales divergeant vers le haut en vue abradiale ; tandis que les SM3 (et 4 ?) au nombre de 9 dans notre tri ont des faces latérales peu divergentes (2) ou pas du tout divergentes (7). Cette dernière morphologie assure la transition avec les marginales que nous avons regroupées dans la catégorie, ci-dessous, "marginales de la base du bras" bien représentée par le paratype 2.

**Paratype 2.** Marginale répondant à la description (ci-dessus) d'une SM3 ou 4, avec des faces latérales parallèles mais de hauteur inégale, et la particularité d'avoir une face intermarginale dièdre (articulation avec deux IM). Un tel caractère est rare (moins de 10 % des marginales). Réduction de l'aire centrale en approchant de l'arête abradiale.

**Paratype 3.** Cette inféromarginale du disque a des dimensions (L, I, h) à peu près égales. La face externe est peu convexe, presque écachée, très oblique par rapport à la verticale et subparallèle à la face interne. L'arête adradiale est dièdre, les faces d'articulations avec les actinolatérales sont orientées à 45° par rapport à l'horizontale, les actinolatérales étant légèrement recouvrantes. Sur la face externe, l'aire centrale est réduite, et profondément entaillée par des groupes ou des alignements de f.a.e. coalescentes. L'alvéole ovale-ailée d'un pédicellaire se trouve à proximité de l'arête adradiale.

**Paratype 4.** Une inféromarginale du bras qui se situe exactement au niveau de la dernière actinolatérale, puisqu'on note, près de la face proximale, la facette articulaire avec une actinolatérale, puis trois facettes d'articulation plus verticales avec des adambulacraires, facettes plus hautes que longues. La face externe montre peu de réduction de l'aire centrale, découpée par des alignements de f.a.e. coalescentes. Une très belle alvéole de pédicellaire cholocariforme se situe juste à l'extérieur de l'aire centrale, près de l'arête adradiale.

**Variation au sein des inféromarginales.** Parmi les 72 inféromarginales de l'abondant assemblage de Requy, on passe progressivement des inféromarginales du disque semblables au paratype 3 (voire même à des marginales interradiales plus hautes encore) aux marginales du bras représentées par le paratype 4. Le principal facteur de variation est le développement - variable - de l'aire



centrale : on peut aller jusqu'à sa disparition totale sur la face externe des marginales interradales.

**Paratype 5.** Cette supéromarginale se situe à la base du bras. Aussi haute que large, sa face externe, convexe, a le profil d'un quart de cercle. Sa face articulaire avec les inféromarginales est dièdre, et il est difficile de préciser le nombre d'abactinales en contact avec une gouttière d'articulation haute et creuse. Les f.a.e. de la face externe, à cause de la (relativement) petite taille de l'ossicule, paraissent de grande taille. L'aire centrale n'est guère réduite. Les faces latérales convergent vers le haut dénotent un bras lui-même rebroussé vers le haut.

**Paratype 6.** Une petite marginale, aussi haute que large, à la face externe convexe et bombée, présente des faces latérales convergent vers le haut (voir ci-dessus), la face proximale étant bien plus grande que la distale. Elle s'articule, en deux faces orthogonales et dièdres, avec deux inféromarginales et avec deux supéromarginales. Il s'agit donc d'une supéromarginale de l'apex du bras.

#### Variations au sein des supéromarginales du bras.

Il est assez facile, parmi les 35 ossicules sélectionnés comme supéromarginales du bras de reconnaître les plus hautes, proches des supéromarginales interradales, les supéromarginales présentant des traits morphologiques comparables à ceux du paratype 5, articulées comme lui avec des abactinales et représentant les supéromarginales de la base du bras, et celles qui, comme le paratype 6, sont en contact médian avec une autre supéromarginale et représentent donc les supéromarginales de l'apex du bras. L'ornementation est assez homogène, avec une aire centrale peu ou pas réduite et des f.a.e. semblant relativement grosses. La variation principale porte sur la longueur des ossicules qui semble assez fluctuante, expliquant peut-être ainsi le nombre assez important de faces intermarginales dièdres au niveau du bras, où les marginales ne sont plus exactement opposées. Les faces latérales sont presque toujours convergentes vers le haut.

**Remarque sur les nombres d'inféro.- et de supéromarginales.** Nous trouvons 65 supéromarginales et 74 inféromarginales rapportées à *R. migrans* dans l'assemblage de Requy. Ce déséquilibre - modeste - est peut-être lié à une variation statistique d'échantillonnage, ou, plus probablement, au fait qu'il est difficile de distinguer les plus petites supéromarginales des plus petites inféromarginales, et qu'ainsi certaines supéromarginales ont pu être classées à tort avec les inféromarginales.

**Rapports et différences.** Au sein du genre *Recurvaster* auquel tous ses traits morphologiques et ornementaux la rattachent, l'espèce *R. migrans* est originale par le très fort développement de la tumidité abactinale et abradiale de ses supéromarginales médianes et en particulier par la morphologie de ses SM1. Ce caractère suffit à la distinguer d'emblée de toutes les espèces santoniennes à daniennes de la mer de la craie boréale. Une espèce, *Recurvaster mammillatus* Gabb, 1876 présente une morphologie un peu comparable à celle de *R. migrans*, mais avec des renflements abactinaux et abradiaux moins forts et des SM1 moins typées. *R. mammillatus*, espèce du Danien du Danemark et du New

Jersey (U.S.A.) (Gabb, 1876 ; Clark & Twitchell, 1915), constitue un ancêtre possible de notre taxon qui en serait dérivé par développement peramorphique de ses supéromarginales interradales.

**Répartition stratigraphique et distribution géographique.** Ces données sont pour l'instant limitées au seul matériel-type décrit ci-dessus. Ilerdien (= Yprésien), département de l'Aude (France).

Genre **NYMPHASTER** Sladen, 1885

*Nymphaster fontis* sp. nov.  
[fig.-texte 4 ; pl. 1, fig. 6-9]

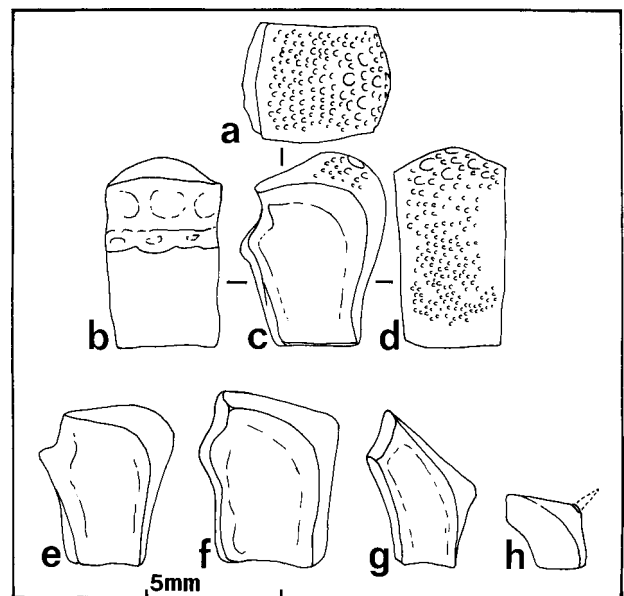
**Origine du nom :** *fontis, fontis* : source, fontaine, par allusion au *locus typicus* Fontcouverte.

**Types :** La série-type comprend 203 marginales provenant de l'Ilerdien moyen (= Yprésien) de Fontcouverte (Aude).

L'holotype est une supéromarginale médiane, SM1 probable, figuré fig.-texte 4 a-d ; pl. 1, fig. 6, 7, et conservé dans les collections du Muséum du Havre sous l'index MHNH 8942 (tabl. 3).

Les paratypes 1 à 4 sont respectivement une ? inféromarginale médiane (fig.-texte 4 e, MHNH 8943) ; une supéro.- ou inféromarginale (fig.-texte 4 f ; pl. 1, fig. 8, 9, MHNH 8944), une supéromarginale de la base du bras (fig.-texte 4 g, MHNH 8945) et une supéromarginale du bras (fig.-texte 4 h, MHNH 8946) (tabl. 3).

Les autres paratypes (MHNH 8947), ne sont pas numérotés individuellement.



**FIGURE 4 :** *Nymphaster fontis* sp. nov. Ilerdien moyen (= Yprésien), département de l'Aude, France.

Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 5 mm.

a - d : holotype, supéromarginale médiane, SM1 probable. 11 - Fontcouverte (MHNH 8942).

a : vue abactinale ; b : vue adradiale ; c : vue distale ; d : vue abradiale.

e - h : paratypes en vue latérale. 11 - Fontcouverte.  
e : paratype 1, inféromarginale (?) (MHNH 8943) ; f : paratype 2 (MHNH 8944) ; g : paratype 3, supéromarginale de la base du bras (MHNH 8945) ; h : paratype 4, marginale du bras (MHNH 8946).

**Diagnose :** Supéromarginales médianes très hautes, à bombement abactinal fort, à face abradiale légèrement rentrante, f.a.e. fines, plus grosses sur le bombement abactinal, dépourvu de face d'insertion de piquant. Inféromarginales du disque peu différenciées morphologiquement des supéromarginales. Les marginales passent progressivement dans le bras à des éléments plus bas, avec des parties horizontale et abradiale de la face externe presque orthogonales, avec parfois sur le pli limitant les deux parties, une (rarement deux) surfaces rondes pour l'insertion d'un piquant.

### Description et dimensions des types

		NATURE	L mm	l mm	h mm	$\alpha^\circ$	M/N/H
HOLOTYPE		SM1 probable	4,1	4,9	7,1	57°	8942
P A R A T Y P E S	1	IM ?	4,1	4,7	5,8	59°	8943
	2	?	4,2	4,9	6,1	56°	8944
	3	SM base du bras	3,5	3,9	5,0	53°	8945
	4	SM bras	3,1	2,6	3,0	45°	8946

TABLEAU 3 : Dimension des types de *Nymphaster fontis* sp. nov.

**Holotype.** Grande supéromarginale médiane du disque, très haute, un peu plus large que longue, avec une face externe présentant un très fort bombement abactinal (dépassant la face latérale de 15 % de la hauteur totale de la marginale). La retombée abactinale est plane ou ensellée, légèrement rentrante. Faces latérales divergeant très légèrement vers le haut. La face proximale est presque plane, un peu plus haute que la face distale, plus creuse, limitée par un rebord aplati large le long de la face externe, plus étroit le long de la face interne. Face intermarginale plane, dièdre avec une facette très courte côté distal. Faces d'articulation avec trois abactinales aussi hautes que larges, formant une sorte de gouttière limitée vers le bas par un bourrelet très en relief. L'ornementation de la face externe est constituée de f.a.e. disposées selon un motif hexagonal. On en compte 15/mm<sup>2</sup> sur la partie subverticale de la face externe ; elles s'atténuent progressivement pour disparaître à quelque distance de l'arête abradiale en ménageant une bande lisse d'environ 1 mm de hauteur. Elles augmentent de diamètre pour devenir plus grosses et plus irrégulières sur le bombement abactinal (5/mm<sup>2</sup> en moyenne) où quatre f.a.e. plus grosses sont disposées en losange. On ne voit pas d'alvéole de pédicellaire sur cette marginale.

**Variation.** Sur un ensemble de 92 marginales de *Nymphaster fontis* représentant une récolte à vue (DV) homogène, on en compte 16, soit 19 % ayant la même morphologie que l'holotype, c'est-à-dire un bombement abactinal. Je les interprète comme des supéromarginales médianes. Cette morphologie passe **progressivement** à des types morphologiques représentés par les paratypes 1 et 2, les limites entre les différentes catégories étant bien difficiles à apprécier.

**Paratypes 1 et 2.** Le paratype 1 est une marginale haute, présentant *grasso modo* la même morphologie et

la même ornementation que l'holotype mais avec un bombement (ab)actinal déjeté abradialement, ce qui fait que le dépassement (ab)actinal ne représente plus que 7 % de la hauteur totale de l'ossicule. Les deux faces latérales sont creuses, et la face intermarginale, plane (non dièdre), est limitée abradialement par un mince rebord saillant, droit. Les faces articulaires avec les (ab)actinales forment une gouttière profonde, basse. Le paratype 1 s'articulait avec trois (ab)actinales et demi.

Dans le paratype 2, le déplacement abradial du bombement (ab)actinal s'accroît et la partie (ab)actinale de la face externe est inclinée doucement (10 à 15°) abradialement. Le bombement, situé au pli entre cette partie (ab)actinale et la retombée abradiale subverticale de la face externe, prend une forme moins ronde, plus conique et porte à son sommet deux facettes rondes, bases jumelles d'insertion de piquants. Les faces externes sont creuses.

**Variation : la question des inféromarginales du disque.** Au sein de l'assemblage étudié, les marginales ayant des morphologies comparables à celles des paratypes 1 et 2 sont au nombre de 36 et elles représentent 44 % des marginales décomptées. Ici, encore, par le déplacement **progressif** du "bombement" vers l'extérieur (abradial), déplacement sensible entre les paratypes 1 et 2, et par la transformation des plus grosses f.a.e. en surfaces d'insertion de piquants (1/4 de l'effectif), on passe à la morphologie des marginales du bras décrites ci-dessous. Au sein des 36 ossicules, il est difficile de reconnaître des inféromarginales et des supéromarginales. L'examen des critères suivants ne permet pas de séparer de manière satisfaisante deux catégories, de telle sorte qu'en ajoutant les SM médianes représentées par l'holotype on arrive à des proportions "stoechiométriques" pour les marginales du disque : position et développement du bombement, orientation et hauteur des facettes articulaires avec les (ab)actinales, longueur relative, rebord abradial de la face intermarginale.

**Paratypes 3 et 4.** Le profil de ces marginales du bras est caractéristique : la partie (ab)actinale et la partie abradiale de la face externe forment, de profil, un angle d'environ 110°, mais la partie abradiale est rentrante pour le paratype 3, verticale pour le paratype 4. Le paratype 3 provient vraisemblablement de la limite disque-bras, car il montre la transition entre les facettes articulaires avec les abactinales (qui font un angle aigu - environ 70°) avec l'horizontale représentée par la face intermarginale, et une courte facette articulaire verticale avec la supéromarginale opposée.

Le paratype 4, IM moyenne du bras, montre des facettes d'articulation avec quelques adambulacraires (et/ou abactinales), facettes qui sont verticales. Sur la protubérance, orientée actino-abradialement, on note une f.a.e. beaucoup plus grosse que les autres, base d'insertion d'un gros granule ou d'un piquant.

**Variation.** Il semble assez facile de reconnaître, au sein des 30 marginales du bras (soit 36 % de l'assemblage) les supéromarginales, en contact avec la supéromarginale opposée (une seule alterne avec des faces intermarginale et intersupéromarginale dièdres), la

face articulaire étant verticale et les inféromarginales en contact vertical avec les adambulacraires. Les inféromarginales sont plus trapues que les supéromarginales. Les plus petites sont relativement plus longues et bombées.

Notons que le passage des inféromarginales du disque à celles du bras semble progressif.

**Autre matériel.** Un lavage d'une soixantaine de kilogrammes de sédiment de Fontcouverte (Aude) a permis de recueillir 100 marginales attribuées à *Nymphaster fontis*. Au sein de cet assemblage, on décompte 16 % de marginales du disque (contre 63 % dans l'assemblage provenant d'une récolte à vue sur le même site). Cela provient du biais introduit par la collecte à vue, donnant un fort avantage aux plus gros ossicules (Villier, 1995) et permet de rétablir une proportion plus fiable entre les nombres des marginales du bras et du disque : *Nymphaster fontis* devait avoir des bras longs et effilés et un disque de surface réduite, limité par des marginales peu nombreuses.

Il est d'autant plus étonnant que nous n'ayons pas trouvé, dans le matériel étudié, de marginale cunéiforme, qui marque la base du bras dans les espèces fossiles ou actuelles à bord du disque et à bord des bras rectilignes. Il est possible que les divergences entre les faces latérales des marginales du disque, pourtant évaluées comme faibles, suffisent à assurer la courbure du bord du disque qui permettra une jonction sans angulation avec les bras.

En plus, 21 marginales proviennent d'une seconde récolte à vue de Fontcouverte (index collectif MHNH 8948) ; 19 de Requy près de Montlaur (Aude) (MHNH 8949) et une de la Bourdasse (MHNH 8950).

**Discussion.** C'est de *Nymphaster alseni* (Schulz & Weitschat, 1971) que *N. fontis* se rapproche le plus, et cette espèce constitue un ascendant possible pour notre taxon. Les supéromarginales médianes ont une morphologie tout-à-fait comparable, et celles du bras sont pratiquement identiques à deux détails près : elles sont un peu plus courtes, et sont opposées (alors que les supéromarginales de *N. alseni* sont alternes dans le bras (Schulz & Weitschat, 1971 ; Breton, 1992). Ce caractère n'est cependant pas absolu : des spécimens appartenant à des espèces actuelles montrent des supéromarginales alternes dans un bras et opposées dans un autre. Plusieurs autres différences permettront de distinguer *N. fontis* de son ascendant probable :

- inféromarginales du disque peu distinctes des supéromarginales ;
- absence de plaque cunéiforme différenciée à la base du bras ;
- un piquant sur quelques marginales du bras et non sur toutes. Le critère "présence ou absence de piquants sur les marginales" est à manier avec précautions car il est probablement sous la dépendance de facteurs environnementaux. Clark & Downey (1992) précisent en effet que des spécimens de *Nymphaster protentus* possèdent des piquants sur les marginales s'ils sont recueillis au-dessus de 750 m de profondeur, et n'en possèdent pas en-dessous de 750 m. *N. alseni* est un élément d'une lignée *N. studlandensis* (Schulz & Weitschat, 1975) - *N. alseni* - *N. peaki* Gale, 1987 (Gale, 1987a) que je considérerais (Breton, 1992) comme anagénétique. La descen-

dance probable *N. alseni* - *N. fontis* implique une cladogenèse après *N. alseni* vers un rameau boréal, (*N. peaki* : Campanien-Maastrichtien, Angleterre) et vers un rameau téthysien (*N. fontis* : Ilerdien de l'Aude). En effet, la morphologie des supéromarginales de *N. peaki*, avec un profil géniculé, semble orientée dans une direction évolutive précise, et son évolution vers *N. fontis*, dont les supéromarginales sont très semblables à celles de *N. alseni* impliquerait une réversion.

Gale (1987b) compare les espèces actuelles classées dans le genre *Nymphaster* et les espèces fossiles. Il en tire - à bon escient - argument pour classer dans ce genre la plupart des espèces précédemment rangées dans le genre *Chomataster* Spencer, 1913. Il est exact qu'un certain nombre d'espèces crétacées présentent des affinités morphologiques étroites avec les espèces actuelles. Ce sont les espèces précambriennes, et *Nymphaster wrighti* Rasmussen, 1950 du Maastrichtien. A partir de *N. studlandensis* (Schulz & Weitschat, 1975), le clade qui regroupe *N. alseni*, *N. peaki* et notre taxon *N. fontis* est engagé dans un développement peramorphique des supéromarginales du disque, qui fait que ces espèces ne semblent pas pouvoir être rapprochées d'aucune espèce actuelle de *Nymphaster* : ce clade est un cul-de-sac évolutif, et les espèces qui le constituent ne sont congénériques avec les espèces actuelles que par enchaînement.

**Répartition stratigraphique et distribution géographique.** Ces données sont pour l'instant limitées au seul matériel décrit ici : Ilerdien moyen (= Yprésien) ; département de l'Aude (France).

Genre **CALLIDERMA** Gray, 1847

*Calliderma atagensis* Valette, 1925  
[fig.-texte 5 ; pl. 1, fig. 10, 11]

1925 : *Calliderma atagensis* nov. sp. : Valette,  
p. 182-183, fig. II.  
non 1941 : *Calliderma atagensis* Valette : Bataller,  
p. 69-70, fig. p. 69.

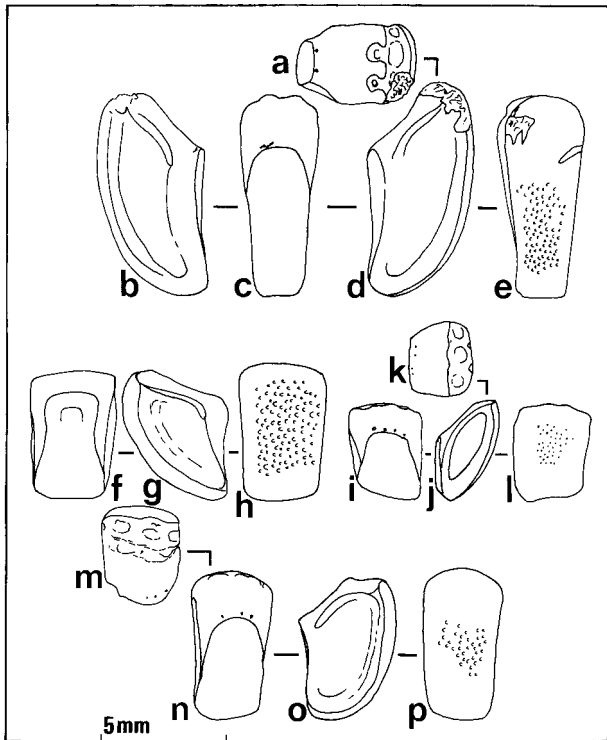
**Type.** La marginale représentée par Valette (1925) figure II (et probablement seul matériel original) est l'holotype. Elle provient de l'Ilerdien moyen de Fontcouverte (Aude).

**Diagnose.** Marginales larges dans l'interradius, courtes, peu hautes, à angle ossiculaire faible (25 à 35°). Profil convexe ayant tendance à devenir presque écaché dans les bras, face externe un peu ou non bombée. Face intermarginale étroite et concave, terminée par un talon. Un alignement de ponctuations sur la face interne le long du talon. Faces latérales planes, bombées, avec une bordure souvent développée et pincée abradialement. Face externe ornementée de f.a.e. fines, serrées, disposées en arrangement hexagonal, parfois plus fines à la périphérie de la face externe.

**Matériel.** Les marginales suivantes de l'Ilerdien moyen de l'Aude sont rapportées à *Calliderma atagensis* Valette, 1925 : quatre de Fontcouverte (MHNH 8951 figurée fig.-texte 5 a-e ; pl. 1, fig. 10, 11 et 8955), cinq de la Bourdasse,

Pradelles-en-Val (MHNH 8956) ; et soixante de Requy près de Montlaur (MHNH 8952 à 8954 figurées fig.-texte 5 f-p et MHNH 8958).

Les marginales les plus courtes (relativement) et les plus larges se trouvent dans l'interradius. On peut, au sein de l'assemblage de Requy, distinguer deux catégories. Le caractère de tri le plus immédiat consiste à apprécier l'angle que fait la retombée abradiale de la face externe qui peut être tangente à la verticale, ou bien être plus oblique.



**FIGURE 5 : *Calliderma atagensis* Valette, 1925. Ilerdien moyen (= Yprésien), département de l'Aude, France.**

Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 5 mm. Toutes vues sauf a, k, m : adradial en haut. Pour l'orientation, toutes les marginales figurées sont considérées conventionnellement comme des supéromarginales.

a - e : toptype, marginale. 11 - Fontcouverte. MHNH 8951.  
a : vue adradiale ; b, d : vues latérales ; c : vue actinale  
e : vue abactinale.  
f - h, i - l et m - p : trois marginales de 11 - Requy (MHNH 8952 à 8954).  
f, i, n : vues actinales ; g, j, o : vues latérales ; h, l, p : vues abactinales ; k, m : vues adradiales.

**Première catégorie.** Elle regroupe les marginales à retombée abradiale verticale. On en compte 33 (sur 60) soit 55 % dans l'assemblage de Requy. Le profil est convexe, la face externe est non bombée (sauf chez les plus grandes où elle est légèrement bombée). Les f.a.e. sont fines, serrées, régulières, de diamètre et de densité homogènes. La face intermarginale est plane à légèrement concave, terminée adradialement par un talon renforcé, souvent évidé en son centre, et surmonté sur la face interne par un alignement de quelques ponctuations. Lorsque ce caractère est visible, on note que la marginale s'articule avec deux ou trois plaques du disque (actinolatérales s'il s'agit d'inféromarginales), les facettes articulaires sont bordées d'une part par l'arête adradiale de la face externe, d'autre part par un bourrelet où s'individualisent souvent des

renflements alternant avec les facettes, renflements parfois évidés en leur centre. Les faces latérales sont planes à creuses ; leur rebord abactinal forme un bourrelet oblique développé, pincé. Le rebord longeant la face externe est aplati, souvent bordé d'une rainure fréquemment surcreusée (par altération ?).

**Seconde catégorie.** Elle regroupe les marginales à retombée verticale oblique. On en compte 27 (sur 60) soit 45 % dans l'assemblage de Requy. Le profil est plus écaché, la face externe est légèrement bombée. Les f.a.e. sont fines à plus grossières, leur diamètre sur une même plaque peut varier sensiblement, les plus grosses sont au centre de la plaque. Les articulations avec les plaques du disque (abactinales s'il s'agit de supéromarginales) sont plus discrètes, souvent dans le prolongement de la face interne, sans bourrelet ou renflements évidés. Les autres caractères morphologiques sont identiques à ceux décrits pour la première catégorie.

Ni les marginales de la première, ni celles de la seconde catégorie ne montrent d'alvéoles de pédicellaires.

La première catégorie pourrait correspondre aux inféromarginales, la seconde aux supéromarginales. On note un léger déficit de la seconde catégorie. Il peut s'agir d'une variation aléatoire d'échantillonnage, ou de la difficulté d'assigner les plus petites marginales (du bras) ou les marginales altérées à l'une ou l'autre catégorie. Plus probablement, il s'agit d'un biais de collecte : la première catégorie regroupe les plus grands ossicules (les larges inféro(?) marginales interradiales), et on sait que la récolte "à vue" avantage les plus gros ossicules (Villier, 1995).

Ce sont d'ailleurs quatre ossicules de la première catégorie qui ont été recueillis à vue à Fontcouverte, et l'holotype dessiné par Valette (1925) appartient aussi à cette catégorie.

Les faces latérales subparallèles à très légèrement divergentes indiquent un sinus brachial doucement arrondi. La présence de petites supéro(?) marginales à faces latérales un peu plus divergentes pourrait indiquer une base du bras marquée par une accentuation de la courbure. Ainsi qu'il est habituel chez *Calliderma*, le nombre de marginales est élevé, mais impossible à évaluer même approximativement compte tenu du matériel disponible.

**Rapports et différences.** *Calliderma atagensis* pourrait être un descendant de *Calliderma moreaui* Neraudeau & Breton, 1993 du Cénomani supérieur de Charente-Maritime. Elle s'en distingue par le bombement externe beaucoup moins accentué ou disparu et la plus grande largeur (relative) des inféro(?) marginales interradiales. Elle ne semble pas pouvoir descendre de *Calliderma viaudi* Breton, 1988 du Turonien de Vendée et Charente-Maritime, descendant elle-même de *C. moreaui*, déjà engagée dans la voie d'une exagération du bombement externe et de l'inégalité des f.a.e. (sauf réversions). On aurait donc une cladogénèse à partir de *C. moreaui* séparant *C. viaudi* d'une lignée conduisant à *C. atagensis*.

**Répartition stratigraphique et distribution géographique.** *Calliderma atagensis* n'est connue que des gisements ilerdiens du département de l'Aude.

Genre **CRATERASTER** Spencer, 1913

*Crateraster lamberti* (Valette, 1925)  
[fig.-texte 6 ; pl. 1, fig. 12-14, 15 ?]

1925 : *Teichaster Lambertii* nov. sp. : Valette, p. 185-187, fig. IV.

? 1925 : *Pycinaster grignonensis* nov. sp. : Valette, p. 193-194, fig. VII.

? 1966 : *Teichaster lamberti* Valette, 1925 : Rasmussen, p. 11.

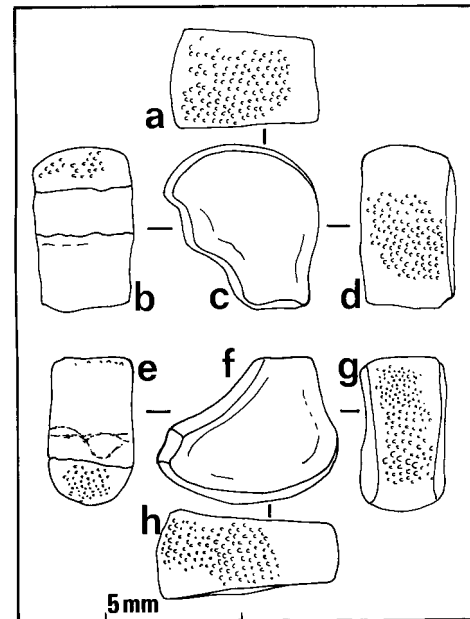
non 1972 : *Teichaster lamberti* Valette, 1925 : Rasmussen, p. 50-52, pl. 5, fig. 3-6.

**Type.** Lectotype désigné par Rasmussen (1972) : il s'agit de l'inféromarginale figurée par Valette (1925) figure IV 1a-d. L'ensemble du matériel-type provient de l'Ilerdien moyen (= Yprésien) de Fontcouverte (Aude).

**Diagnose.** Marginales grandes, courtes, hautes. Profil convexe. Face (ab)actinale convexe, à peine bombée ou non bombée, horizontale. Face abradiale subverticale à rentrante souvent légèrement ensellée, face intermarginale étroite. F.a.e. fines, serrées, subégales à légèrement inégales, non cratériformes.

**Matériel.** 289 ossicules isolés recueillis à vue et 112 provenant d'un lavage d'environ 60 kg de sédiment de l'Ilerdien moyen de Fontcouverte (Aude). Deux topotypes (MHNH 8958 et 8959) sont figurés fig.-texte 6 a-h ; pl. 1, fig. 12-14, les autres topotypes sont conservés sous les index collectifs MHNH 8960 (collecte à vue) et 8961 (lavage). Ces spécimens constituent d'excellents topotypes. En effet, la petite taille des illustrations originales de Valette interdit tout espoir de retrouver, au sein des syntypes des collections Lambert (Université de Paris VI) et Valette (Dijon) le lectotype désigné par Rasmussen (1972). En outre, l'Ilerdien moyen a fourni 34 marginales isolées à Requy près de Montlaur (Aude) (MHNH 8962) et une à La Bourdasse, Pradelles-en-Val (Aude) (MHNH 8963).

Au sein de ce matériel abondant, il est possible de séparer deux lots de marginales de la manière suivante. Les marginales sont classées par ordre de taille approximativement. L'examen de la hauteur des facettes articulaires avec les abactinales ou les actinolatérales permet de séparer un premier lot de marginales à facettes hautes, réputées s'articuler avec les abactinales et un second lot caractérisé par des facettes basses correspondant à des actinolatérales. Le classement préalable par taille permet de mieux appréhender ce critère ténu en comparant des ossicules de taille égale. Ainsi sélectionnées, les supéromarginales apparaissent plus hautes et un peu moins larges que les inféromarginales. Le tri a été fait sur un lot homogène de 57 marginales provenant d'une seule récolte à vue de l'un de nous (DV). Les très petites supéromarginales du bras s'articulant entre elles et les très petites inféromarginales s'articulant avec les adambulacraires ne sont pas (ou très peu) recueillies lors d'une collecte à vue qui favorise, voire sélectionne les plus gros ossicules (Villier, 1995). Sur ces 57 marginales, on a décompté 27 supéromarginales et 30 inféromarginales qui sont donc, aux aléas d'échantillonnage ou de sélection près, en nombre égal.



**FIGURE 6 : *Crateraster lamberti* (Valette, 1925). Ilerdien moyen (= Yprésien), Fontcouverte (Aude). Topotypes.**  
Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 5 mm. b, c, d, e, f, g : abactinal en haut.

a - d : supéromarginale, (MHNH 8958).  
a : vue abactinale ; b : vue abradiale ; c : vue latérale ;  
d : vue abradiale.  
e - h : inféromarginale, (MHNH 8959).  
e : vue abradiale ; f : vue latérale ; g : vue abradiale ;  
h : vue actinale.

Rasmussen (1966) affirme que "*T. lamberti* a été établi sur la base d'inféromarginales, quoique certaines de ces dernières aient été interprétées et figurées par Valette comme supéromarginales (fig. IV, 1-2)". Rasmussen (1972) assigne à l'espèce *T. lamberti* des marginales du Paléocène supérieur d'Autriche qui, outre une ornementation et une taille différentes de celles du matériel topotypique, présentent des supéromarginales de morphologie très distincte de celle des supéromarginales de Fontcouverte.

A cause de

- l'égalité numérique entre supéro.- et inféromarginales dans le matériel de Fontcouverte, les deux catégories étant sélectionnées de la manière précisée plus haut ;

- l'absence d'autre "candidat" à la fonction de supéromarginales, réputées absentes du matériel original selon Rasmussen au sein de l'abondant matériel de Fontcouverte (738 marginales examinées), nous affirmons que le dessin de Valette (1925, fig. IV, 26) associe correctement une supéro.- et une inféromarginale et que les ossicules figurés par Rasmussen (1972, pl. 5, fig. 3-6) et provenant d'Autriche n'appartiennent pas à l'espèce *Crateraster lamberti*.

Les supéromarginales du disque sont courtes et à peu près aussi hautes que larges. La face abactinale, convexe de profil, très légèrement bombée, est horizontale. La face abradiale est verticale à légèrement rentrante pour les plus grandes supéromarginales, presque toujours légèrement ensellée. La face intermarginale est horizontale, légèrement concave. Les faces intermarginales dièdres dénotant des marginales opposées sont très rares. Cha-

que supéromarginale s'articule avec deux ou trois abactinales assez grandes, aussi hautes que longues ; les faces articulaires, nettement concaves, sont obliques (la marginale chevauchant l'abactinale) et surplombent un bourrelet avec, parfois, deux ou trois protubérances. Les faces latérales sont planes, simplement limitées par un rebord étroit. Les marginales du disque ont des faces latérales légèrement divergentes, qui indiquent un sinus interbrachial régulièrement et doucement arrondi. L'ornementation de la face externe est composée de f.a.e. fines et serrées non cratériformes, disposées selon un motif hexagonal sur la totalité de la face externe. Les densités sont de l'ordre de 10 à 15 f.a.e./mm<sup>2</sup> ; les f.a.e. sont en général un peu plus fines sur la face abradiale que sur la face abactinale. Elles ont tendance à s'atténuer et à disparaître à proximité de l'arête abradiale. Aucune alvéole de pédicellaire n'a été repérée avec certitude.

Les inféromarginales sont identiques aux différences suivantes près. A position égale, elles sont plus larges, et la face interne est plus développée. Pour les plus grandes, la face abradiale est plus rentrante. Elles s'articulent avec 2 à 3 actinolatérales ; les faces articulaires sont concaves, plus basses que celles des supéromarginales et d'inclinaison variable. Il y a parfois, sur la face interne, une rangée de ponctuations alignées à proximité de l'arête intermarginale. L'ornementation est identique à celle des supéromarginales.

Dans le bras, les marginales s'allongent et leur face externe devient plus bombée, la morphologie des deux séries devient progressivement indistincte.

Bien que d'assez abondantes ambulacraires (5), adambulacraires (31), actinolatérales (17) et abactinales (20) aient été recueillies, en particulier dans le lavage de Fontcouverte, il serait très présomptueux d'assigner l'un de ces ossicules à une espèce précise.

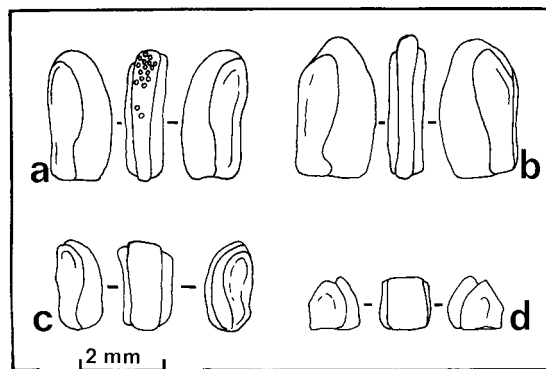
Trois supéromarginales de Fontcouverte (MHNH 8978 : pl. 1, fig. 15) et deux de Requy (MHNH 8979) se distinguent des autres par une grande hauteur, et, pour deux d'entre elles, par le développement d'un fort bombement abactinal leur conférant une morphologie proche de celle des "*Pycinaster*" *grignonensis* Valette (1925), fig. VII, 1, 2. Il peut s'agir d'une espèce distincte de *C. lamberti*, mais aussi d'un variant extrême dont les supéromarginales interradianales ont connu un développement peramorphique en hauteur.

**Rapports et différences.** La morphologie et l'ornementation des marginales de cette espèce, au sein du genre *Crateraster*, sont suffisamment originales pour en permettre la distinction d'avec toutes les autres espèces crétacées ou éocènes. Les rapports phylétiques avec ces espèces ne sont pas clairs. Le seul taxon téthysien - *Crateraster quinqueloba meridionalis* Breton, 1992 - du Coniacien de l'Aude ne constitue pas un ancêtre plausible pour *C. lamberti*. Il faut donc admettre qu'il a évolué à partir de formes boréales ; mais nous ne disposons d'aucun argument pour préciser à partir de quelle espèce.

**Répartition stratigraphique et distribution géographique.** Illderien (= Yprésien), département de l'Aude (France).

## AUTRES TAXONS

Les niveaux illderiens explorés ont fourni quelques autres taxons d'astérides, représentés de manière minoritaire au sein des récoltes ; la rareté du matériel interdit de les assigner avec certitude à une espèce décrite ou nouvelle, ils sont donc brièvement décrits ci-dessous et laissés en nomenclature ouverte.



**FIGURE 7 : *Tethyaster* ? sp. Illderien moyen (= Yprésien). Fontcouverte (Aude).**

Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 2 mm.

a : inféromarginale médiane (MHNH 8971) ; b : supéromarginale médiane (MHNH 8972) ; c : marginale du bras (MHNH 8973) ; d : marginale de l'extrémité du bras (MHNH 8974). Chacune est dessinée en vue latérale, en vue (ab)actinale, en vue latérale opposée de gauche à droite ; face intermarginale verticale, abradiale en haut. L'ornementation représentée en a est constituée de granules.

## Famille des Goniasteridae

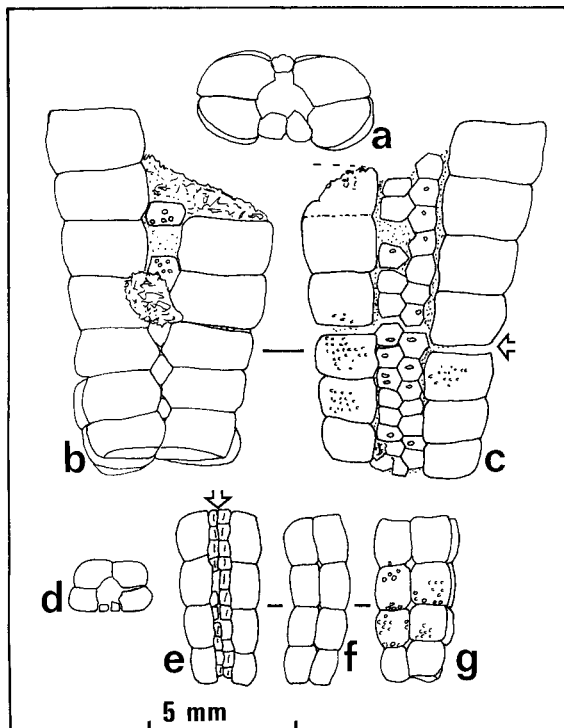
*Metopaster* sp. A. Trois petites marginales intermédiaires (la plus grande mesure L = 2,3 mm, l = 3,2 mm, h = 1,9 mm) sont rapportées au genre *Metopaster* (Requy près de Montlaur : MHNH 8964). Leur face externe montre l'ornementation caractéristique de la sous-famille. Le champ central, réduit à une plage irrégulière centrée sur la face externe chez la plus grande, montre des f.a.e. espacées. Ces marginales sont, morphologiquement, très comparables aux inféromarginales de l'espèce crétacée *Metopaster parkinsoni* (Forbes, 1848).

*Metopaster* sp. B. Une supéromarginale de grande taille (L = 4,6 mm, l = 6,9 mm, h = 5,3 mm, alpha = 35°) à face externe très bombée, lisse et à marge déprimée étroite provient de Taurize (MHNH 8965). Une supéromarginale un peu plus petite, présentant des caractères comparables, malheureusement mal conservée, pyriteuse en cours d'altération rapide provient de Fontcouverte (MHNH 8966). Deux inféromarginales de Fontcouverte, basses, à marge déprimée étroite et à aire centrale lisse à l'exception d'une ou deux alvéoles de pédicellaires ovales-ailées. Le seul argument pour les supposer conspécifiques avec les deux supéromarginales précédentes est l'absence de f.a.e. sur l'aire centrale.

*Crateraster poritoides* ? (Des Moulins, 1831). C'est, avec un léger doute, que nous rapportons trois marginales de Taurize à une espèce connue dans le Lutétien du Bassin de Paris (MHNH 8967). Une seule est réellement bien conservée. Elle mesure L = 3,0 mm, l = 3,8 mm,

$h = 2,8 \text{ mm}$   $\alpha = 24^\circ$ . Partie horizontale de la face externe un peu bombée, partie abradiale à peine rentrante. 12 f.a.e./mm<sup>2</sup>, régulières, disposées en motif hexagonal. Faces latérales planes, un peu convergentes. Articulation avec 2 ´ abactinales ou actinolatérales.

*Mediaster* sp. ? C'est à un genre actuel, mais connu au Crétacé (Blake, 1986) que nous rapportons un fragment de bras (fig.-texte 8 a-c ; pl. 1, fig. 16, 17) constitué d'environ une douzaine de paires de marginales, quelques abactinales et des adambulacraires (MHNH 8968). Les supéromarginales sont plus larges que les inféromarginales. Les deux séries ont un profil convexe et sont ornementées de f.a.e. fines. Les abactinales forment une rangée discontinue dans le bras. Elles portent quelques granules insérés dans des f.a.e. Les deux rangées d'adambulacraires sont jointives, le sillon étant complètement fermé, et entrent en contact selon un trait en dents de scie ; il n'y a cependant pas de proéminence adradiale (apophyse adradiale) développée. Chaque adambulacraire porte une (ou deux) alvéoles de pédicellaire ovale. A ce matériel s'ajoute une paire de marginales groupées avec quelques autres plaques (amb, adamb, abact) désordonnées ; elle appartient probablement au même individu. Le classement de ce fossile dans le genre *Mediastera* a été fait par élimination, sur des critères négatifs. Par exemple, le genre voisin *Tessellaster* a des adambulacraires pourvues d'apophyses adradiales proéminentes ; le genre *Nymphaster* n'a pas d'abactinales dans les bras.



**FIGURE 8 : *Mediaster* sp., *Ophryaster bretoni* ? Calzada & Gómez Pallerola, 1993. Ilerdien moyen (= Yprésien) : Ruisseau du Sou, Taurize (Aude).**

Trait d'échelle dans l'interruption du cadre : 5 mm. Les flèches indiquent l'emplacement des profils a et d.

- a - c : *Mediaster* sp. ; fragment de bras, (MHNH 8968).  
 a : profil, abactinal en haut ; b : vue abactinale ; c : vue actinale.  
 d - g : *Ophryaster bretoni* ? Calzada & Gómez Pallerola, 1993, fragment de bras, (MHNH 8969). d : profil, abactinal en haut ; e : vue actinale ; f : vue abradiale (abactinal à droite) ; g : vue abactinale.

*Ophryaster bretoni* ? Calzada & Gómez Pallerola, 1993. Du même gisement que le fragment de bras précédent, Taurize, un très petit fragment de bras (6 mm de long) montre 8 paires de marginales opposées, assez basses, à face externe ornementée de f.a.e. espacées et portant encore parfois un granule en place, avec des supéromarginales en contact au niveau du plan radial (pas d'abactinale), des adambulacraires plus longues que larges, chacune portant l'alvéole d'un pédicellaire bivalve allongée parallèlement au radius (MHNH 8969 : fig.-texte 8 d-g ; pl. 1, fig. 18-19). Les dimensions des marginales de ce bras sont proches de celles de l'holotype indiquées par Calzada & Gómez Pallerola (1993), soit :

L mm moyenne : 1,2 - 1,5 - 1,8 [holotype : 1,5 - 1,7 - 1,8]  
 l mm moyenne : 0,8 à 1,3 [holotype : 0,9 à 1,4]  
 h mm moyenne : 1 mm [holotype h moyenne : 0,8]

Les caractères morphologiques et ornementaux permettent d'assigner avec certitude ce spécimen au genre *Ophryaster*. La similitude des mensurations rend le classement dans l'espèce *Ophryaster bretoni* plausible : le matériel original de cette espèce provient de l'Ilerdien du nord de l'Espagne.

#### Famille des Stauranderasteridae Spencer, 1913

*Genus ? species ?* Le gisement de Taurize a fourni un ossicule isolé très particulier (MHNH 8970 : pl. 1, fig. 20). En vue externe, il montre quatre lobes disposés de manière dissymétrique. Les deux lobes latéraux sont les moins trapus, ils entrent en contact avec les ossicules voisins par des faces articulaires obliques de telle sorte que l'osicule décrit est, des deux côtés, recouvrant. Les deux autres lobes sont courts, trapus et tronqués par des faces articulaires plus larges que hautes, elliptiques, obliques, l'une étant légèrement recouvrante et l'autre recouverte. Les échancrures entre les lobes, servant au passage des papules, sont larges et arrondies. La face externe porte une ornementation particulière. Entourée d'une marge déprimée où l'on distingue encore çà et là des f.a.e. fines et serrées, s'élève une aire centrale en relief. Des f.a.e. profondes et coalescentes découpent cette aire centrale en îlots isolés. La famille des Stauranderasteridae n'était, jusqu'alors, connue que jusqu'au Danien. Cette occurrence, malgré l'incertitude de la détermination spécifique allonge jusqu'à l'Yprésien la durée d'existence de la famille.

#### Famille des Astropectinidae Gray, 1840

*Tethyaster* sp. nov. Au sein de la famille des Astropectinidae, le genre *Tethyaster* est caractérisé (Breton, 1996) par l'extension continue de fascioles depuis les supéromarginales jusqu'aux adambulacraires (les fascioles sont profondes) ; par des abactinales totalement organisées en rangées transversales et longitudinales régulières ; et par des supéro- et inféromarginales de hauteur égale. Dans ces conditions, l'attribution à ce genre du matériel décrit ci-dessous et connu seulement par des marginales isolées reste provisionnel. Ces marginales ne semblent pas pouvoir être assignées à une espèce déjà décrite. Nous disposons d'une marginale de Requy près de Montlaur (MHNH 8977), et de trente-cinq

marginales de Fontcouverte dont trente proviennent d'un lavage de 60 kg de sédiment (figurées fig.-texte 7 : MHNH 8971 à 8974 ; lavage : MHNH 8975, récolte à vue : MHNH 8976). Les marginales sont plus larges que hautes, très courtes, et semblent diminuer régulièrement de taille de l'interradius au radius. A l'extrémité du bras, elles sont à peu près aussi longues que larges et que hautes. La face articulaire des marginales médianes est petite (la moitié de la surface du profil), presque aussi large que la marginale, deux fois plus basse : les fascioles sont donc profondes. La face externe, très courte dans les plus grandes marginales, supposées médianes, semble ornementée de f.a.e. discrète sur sa partie horizontale et de granules ou de tubercules sur sa partie abradiale, très convexe, et débordant d' 1/3 à 1/4 de la largeur la face intermarginale. La face externe devient (relativement) plus longue et moins large dans l'interradius. Il est impossible de distinguer des inféro.- et des supéromarginales.

## CONCLUSIONS

Si les faunes d'astérides mésozoïques et actuelles sont bien connues, les faunes cénozoïques, pourtant susceptibles de constituer des jalons intéressants entre les deux ont été beaucoup moins bien étudiées. C'est pourquoi il était important de décrire les riches assemblages de l'Ilerdien des Corbières. Cette faune d'astérides est intéressante et étonnante à plus d'un titre.

Il faut tout d'abord souligner le cachet Crétacé supérieur de ces astérides. Chaque taxon est proche d'un taxon crétacé supérieur, les genres sont les mêmes et les distances morphologiques sont faibles.

Trois des espèces les mieux représentées dans l'Ilerdien de l'Aude, *Recurvaster migrans* sp. nov., *Pycinaster corbaricus* sp. nov., et *Nymphaster fontis* sp. nov., qui appartiennent pourtant à des genres, à des sous-familles et à des familles (Pycinasteridae - Goniasteridae) distinctes, ont des traits morphologiques comparables : supéromarginales médianes hautes, avec un bombement et un dépassement abactinaux importants ou très importants ; bras longs avec des marginales diminuant progressivement de taille.

Dans les trois cas, l'ancêtre crétacé le plus probable est un habitant de la mer de la craie boréale. Le développement des marginales médianes, dans les trois cas, est considéré ici comme peramorphique.

Ces phénomènes ne peuvent pas être imputés au hasard : la convergence est trop claire, trop évidente. Nous ne pensons pas que ce soient les facteurs environnementaux qui aient modelé cette évolution parallèle. En fait, nous ne notons ici, tout simplement, que l'aboutissement déjà engagé au Crétacé supérieur dans les trois lignées d'une peramorphose ; la même peramorphose, appliquée à des espèces différentes ayant des supéromarginales médianes hautes et bombées conduit à des supéromarginales médianes très hautes et très bombées. Les possibilités de variation morphologique sont restreintes par les contingences de l'hétérochronie. Une fois encore, l'évolution morphologique apparaît ici canalisée. Par contre, les processus non hétérochroniques

en action peuvent aboutir à des résultats plus variés : *Recurvaster migrans* garde la forme des inféromarginales médianes de l'ancêtre, tandis que *Nymphaster fontis* innove en adoptant une morphologie uniforme pour les supéro.- et les inféromarginales du disque.

Notre dernière remarque sera peut-être infirmée par des découvertes futures, mais dans l'état actuel de nos connaissances, il est remarquable que ces trois taxons (mais aussi *Crateraster lamberti* (Valette, 1925), et peut-être *Calliderma atagensis* (Valette, 1925) et *Ophryaster bretoni* Calzada & Gómez Pallerola, 1993) semblent tirer leur origine, quelques vingt millions d'années plus tôt, d'espèces boréales voire nordiques, et d'espèces connues dans des environnements non littoraux. Non seulement ces taxons ont eu des évolutions morphologiques comparables, mais en plus ils ont subi une migration du domaine boréal vers la Téthys, et d'un environnement pélagique vers un milieu plus marginal, plus côtier.

Enfin, quatre taxons (qui représentent 88 % des marginales étudiées), *Recurvaster migrans*, *Nymphaster fontis*, *Pycinaster corbaricus*, *Crateraster lamberti* n'ont aucun descendant actuel connu : les quatre espèces semblent être engagées dans un cul-de-sac évolutif.

## REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement pour leur bienveillante attention, leur aide ou leur collaboration Jean-Marc Argentin, Jean-Claude Capéra, Rémi Cousin, Alain Havard et Jean-Claude Plaziat.

Ce travail a été en grande partie réalisé grâce aux dotations budgétaires consacrées à la recherche au Muséum d'histoire naturelle par la Ville du Havre.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BATALLER (J.-R.) (1941). - Equinodermos fosiles nuevos o poco conocidos de Espana. *Las Ciencias*, 6, p. 60-73.

BRETON (G.) (1992). - Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) jurassiques et crétacés de France : taphonomie, systématique, biostratigraphie, paléobiogéographie, évolution. *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, fasc. hors sér., 78, 4 (suppl.) ; Le Havre, 590 p.

BRETON (G.) (1996). - *Tethyaster guerangeri* sp. nov. (Astropectinidae, Asteroidea, Echinodermata) : deux spécimens d'astérides d'une conservation exceptionnelle du Cénomaniens du Mans (Sarthe, France). *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis Muséum du Havre*, 82, 4, 1995 (1996), p. 17-29.

BRETON (G.), NÉRAUDEAU (D.) & CUENCA-BOULAT (C.) (1992). - *Gnathichnus stellarum* ichnosp. nov., trace de brouillage d'un échinide du Campanien des Charentes (France). *Rev. Paléobiologie*, 11, 1, p. 219-229.

BLAKE (D.B.) (1986). - Some new post-paleozoic seastars (Asteroidea : Echinodermata) and comments on taxon endurance. *J. Paleont.*, 60, 5, p. 1103-1119.



- NIELSEN (K.B.) (1943). - The Asteroids of the Senonian and Danian deposits of Denmark. *Biol. skr.*, 2, 5, p. 1-67.
- CALZADA (S.) & GOMEZ PALLEROLA (J.E.) (1993). - Un nuevo asterideo del Eoceno pirenaico. *Batalleria*, 3, 1989 (1993), p. 69-72.
- CLARK (A.M.) & DOWNEY (M.E.) (1992). - Starfishes of the Atlantic. Identification guide III, Chapman & Hall, London, p. 1-794.
- CLARK (W.B.) & TWITCHELL (M.W.) (1915). - The Mesozoic and Cenozoic Echinodermata of the United States. *U.S. Geol. Surv. Monogr.*, 54, p. 41-43.
- DE RENZI (M.) (1968). - Trois nouvelles coupes de l'Ilerdien marin de l'Aragon et leur rapport avec le stratotype de l'Ilerdien à la Conca de Tremp (Espagne). *Mém. BRGM*, 58, 597 p.
- DES MOULINS (1831). - Catalogue descriptif des Stellérides vivantes et fossiles observées jusqu'à ce jour dans le département de la Gironde [...]. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 5, p. 183-206.
- DONCIEUX (L.) (1906). - L'Eocène inférieur et moyen des Corbières septentrionales. *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 4, 6, p. 449-460.
- DONCIEUX (L.) (1908). - Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Deuxième partie (fascicule I) Corbières septentrionales. *Ann. Univ. Lyon*, nouvelle sér., I : Sci., Méd., 22, p. 1-288.
- DONCIEUX (L.) (1908). - Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Deuxième partie (fascicule II) Corbières septentrionales. *Ann. Univ. Lyon*, nouvelle sér., I : Sci., Méd., 30, p. 1-241.
- GABB (W.M.) (1876). - Note on the Discovery of Representative of three Orders of Fossils new to the Cretaceous Formation of North America. *Proc. Acad. Natl. Sci. Philadelphia*, 28, p. 178-179.
- GALE (A.S.) (1987a). - Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) from the Late Cretaceous of north-west Europe. 1 : Introduction. The genera *Metopaster* and *Recurvaster*. *Mesozoic Research*, 1, 1, Mars 1986 (1987), p. 1-69.
- GALE (A.S.) (1987b). - Orthogenesis, allometry and migration in Cretaceous asteroids. Palaeontological Association, annual conference : 17-20.12.1987 ; Bristol, abstracts (ined.), p. 6-7.
- GALE (A.S.) (1988). - Asteroids in SMITH (A.B.), PAUL (C.R.C.), GALE (A.S.) & DONOVAN (S.K.) : Cenomanian and Lower Turonian echinoderms from Wilmington, South-East Devon, England. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)*, Geol. ser., 42, p. 189-208.
- HOTTINGER (L.) & SCHAUB (H.) (1960). - Zur Stufeneinteilung des Palaeocaens und des Eocaens. Einführung der Stufen Ilerdien und Biarritzien. *Eclog. Geol. Helv.*, 53, 1, p. 453-479.
- JANGOUX (M.) (1982). - Food and feeding mechanisms : Asteroidea, p. 117-159. In JANGOUX (M.) & LAWRENCE (J.M.) eds : Echinoderm nutrition. Balkema, Rotterdam.
- LAMBERT (J.) (1911). - Notes sur quelques échinides éocéniques des Corbières septentrionales, p. 165-199. In DONCIEUX (L.) : Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Deuxième partie (fascicule II) Corbières septentrionales. *Ann. Univ. Lyon*, nouvelle sér., I : Sci. Méd., 30.
- LERICHE (M.) (1908). - Reptile, Poissons, p. 1-19 in DONCIEUX (L.). - Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault. Deuxième partie (fascicule I) : Corbières septentrionales. *Ann. Univ. Lyon*, nouvelle sér., I : Sci., Méd., 30, p. 1-241.
- LERICHE (M.) (1936). - Les Poissons du Crétacé et du Nummulitique de l'Aude. *Bull. Soc. géol. France*, 5e sér., t. 6, p. 375-402, pl. 25-27.
- MASSIEUX (M.) (1968). - L'Ilerdien des Corbières septentrionales (Aude). Objections. Sa position stratigraphique exacte. *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 7, 10, p. 186-195.
- MERCIER (J.) (1935). - Les Stellérides Mésozoïques du Bassin de Paris (Bordure Occidentale). *Mém. Soc. linn. Normandie*, nouv. sér., sect. géol., 1, 2 [mém. 3], p. 1-66.
- PLAZIAT (J.-C.) (1969). - Structure de la Montagne d'Alaric. *Bull. BRGM*, 2e sér., 2, sec. 1, p. 1-10.
- PLAZIAT (J.-C.) (1970). - Contribution à l'étude de la faune et de la flore du Sparnacien des Corbières septentrionales. *Cahiers de Paléontologie*, p. 1-121.
- PLAZIAT (J.-C.) (1975). - L'Ilerdien à l'intérieur du Paléogène languedocien ; ses relations avec le Sparnacien, l'Ilerdien sud-pyrénéen, l'Yprésien et le Paléocène. *Bull. Soc. Géol. France*, sér. 7, 17, p. 168-182.
- PLAZIAT (J.-C.) (1981). - Ilerdien. In POMEROL (C.) (éd.) : Stratotype of paleogene stages. *Mém. h. sér. n° 2*, *Bull. Inform. Géol. du Bassin de Paris*, p. 103-121.
- PLAZIAT (J.-C.) (1983). - Problèmes écologiques et paléogéographiques à l'origine des difficultés de corrélations stratigraphiques au début du Tertiaire en Europe occidentale : discussions et propositions de corrélation du Maastrichtien et de l'Ilerdien. *Newsl. Stratigr.*, 13, 1, p. 1-20.
- PLAZIAT (J.-C.) & DE RENZI (M.) (1968). - Corrélation à l'aide des macrofaunes marines, entre l'Ilerdien du bassin de Tremp (Lerida, Espagne) et la série Cuiso-Lutétienne des Corbières (Aude, France). Colloque sur l'Eocène. *Mém. BRGM*, 58, p. 575-581.
- RASMUSSEN (H.W.) (1950). - Cretaceous Asteroidea and Ophiuroidea with special references to the Species Found in Denmark. *Denmarks Geologiske Undersogelse*, 2, 77, p. 1-134.
- RASMUSSEN (H.W.) (1966). - Astérides du Tertiaire inférieur de Lybie (Afrique du Nord). *Ann. Paléont. (Invert.)*, 52, p. 3-15.

RASMUSSEN (H.W.) (1972). - Lower Tertiary Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea from Northern Europe and Greenland. *Biol. Skr.*, 19, 7, p. 1-83.

ROUX (M.) (1978). - Importance de la variabilité de la forme du calice chez les Bathycrinidae (Echinodermes, Crinoïdes) : l'exemple de l'espèce éocène *Conocrinus doncieuxi* nov. sp. *C.R. Acad. Sci. Paris*, D, 287, p. 797-800.

SCHULZ (M.G.) & WEITSCHAT (W.) (1971). - Asteroideen aus der Schreibkreide von Lägerdorf (Holstein) und Hemmor (N. Niedersachsen). *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hambourg*, 40, p. 107-130.

SCHULZ (M.G.) & WEITSCHAT (W.) (1975). - Phylogenie und Stratigraphie der Asteroideen der nordwestdeutschen Schreibkreide. Teil I : *Metopaster* - *Recurvaster* und *Calliderma* - *Chomataster* Gruppe. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hambourg*, 44, p. 249-284.

SCHULZ (M.G.) & WEITSCHAT (W.) (1981). - Phylogenie und Stratigraphie der Asteroideen der nordwestdeutschen Schreibkreide. Teil II : *Crateraster* - *Teichaster* Gruppe und Gattung *Ophryaster*. *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hambourg*, 51, p. 27-42.

SEGUIER (J.) (1974). - Remarques sur la biostratigraphie de l'Ilerdien dans le Cabardès (versant Sud de la Montagne Noire, Aude). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 279, sér. D, p. 1657-1659.

SPENCER (W.K.) (1913). - The Evolution of Cretaceous Asteroidea. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, sér. B, 204, p. 99-177.

SZOTS (E.) (1961). - Remarques critiques sur l'Ilerdien et sur le Biarritzien nouveaux étages introduits par L. Hottinger et H. Schaub. *C.R. Somm. Soc. Géol. France*, 7e sér., 3, p. 24-25.

VALETTE (dom A.) (1925). - Note sur les débris de Stelléridés fossiles du Sud-Ouest de la France. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 76, p. 167-205.

VILLIER (L.) (1995). - Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) du Sénonien nord-aquitain : taphonomie, systématique, biostratigraphie, paléobiogéographie et évolution. Diplôme d'Etudes Pratiques Scientifiques de l'Université de Poitiers, p. 1-154 (inéd.).

\* Muséum d'histoire naturelle. Place du Vieux Marché.  
76600 LE HAVRE.

\*\* 7 rue J.-B. Chardin. MAQUENS.  
11000 CARCASSONNE.