

THESE  
présentée  
devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1  
pour l'obtention  
du DIPLOME DE DOCTORAT  
(arrêté du 7 août 2006)

présentée et soutenue publiquement le  
18 décembre 2007

par

**M. Sylvain CHARBONNIER**

---

**Le Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (France, Callovien) :  
paléoenvironnement, biodiversité et taphonomie**

---

**TEXTE & ANNEXES**

---

**Directeurs de thèse :**

Jean VANNIER – Pierre HANTZPERGUE – Christian GAILLARD

**JURY :**

M. Daniel DESBRUYERES, Directeur du Département Etude des Ecosystèmes Profonds, Ifremer (Brest), Rapporteur  
M. Bernard LATHUILIERE, Professeur, Université Henri Poincaré Nancy 1, Rapporteur  
M. Mark SUTTON, Lecturer, Imperial College, London, Examineur  
M. Jean VANNIER, Directeur de Recherche CNRS, Université Lyon 1, Directeur de thèse  
M. Pierre HANTZPERGUE, Professeur, Université Lyon 1, Directeur de thèse  
M. Christian GAILLARD, Professeur, Université Lyon 1, Directeur de thèse









THESE

présentée

devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention

du DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

présentée et soutenue publiquement le

18 décembre 2007

par

**M. Sylvain CHARBONNIER**

---

**Le Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (France, Callovien) :  
paléoenvironnement, biodiversité et taphonomie**

---

**TEXTE & ANNEXES**

---

**Directeurs de thèse :**

Jean VANNIER – Pierre HANTZPERGUE – Christian GAILLARD

**JURY :**

M. Daniel DESBRUYERES, Directeur du Département Etude des Ecosystèmes Profonds, Ifremer (Brest), Rapporteur  
M. Bernard LATHUILIERE, Professeur, Université Henri Poincaré Nancy 1, Rapporteur, Président du Jury  
M. Mark SUTTON, Lecturer, Imperial College, London, Examineur  
M. Jean VANNIER, Directeur de Recherche CNRS, Université Lyon 1, Directeur de thèse  
M. Pierre HANTZPERGUE, Professeur, Université Lyon 1, Directeur de thèse  
M. Christian GAILLARD, Professeur, Université Lyon 1, Directeur de thèse



*« ...Avez-vous songé à ce que proclament les pierres, aux secrets qu'elles nous révèlent, à l'épopée qu'elles nous chantent ? Toute l'histoire de notre vieille Terre. Et qui s'est penché sur ce gouffre n'en remontera pas indemne : le voici mordu désormais aux entrailles par le vertige des temps et le mystère des origines. »*

Théodore Monod

A mes parents, Jacqueline et Claude Charbonnier

A Serge Elmi, en souvenir de nos chaleureuses  
discussions sur la terre d'Ardèche



# Avant-propos

---

Au terme de mon travail de thèse, il me tient particulièrement à cœur de remercier tous ceux qui d'une manière ou d'une autre ont contribué à l'élaboration du présent mémoire.

Je tiens tout d'abord à remercier mes trois directeurs de thèse : Jean Vannier, Pierre Hantzpergue et Christian Gaillard de m'avoir proposé de travailler sur le fabuleux gisement de La Voulte. L'étude de ce site exceptionnel m'a fait découvrir les nombreux visages de la paléontologie et de la paléoécologie. Tous les trois, vous avez su m'indiquer, chacun à votre manière, les pistes à suivre, les pièges à éviter, les occasions à saisir. Vos expériences et votre savoir m'ont été d'une aide précieuse de même que votre disponibilité, vos encouragements et vos conseils.

J'adresse mes plus vifs remerciements à Jean-Paul Bourseau pour son soutien et ses précieuses connaissances dont il m'a fait profiter chaque fois que je l'ai sollicité. Outre la géologie nous partageons beaucoup de passions communes et j'ai apprécié l'amitié qui nous a rapidement liée.

Je veux remercier Serge Elmi, qui n'est plus parmi nous et qui pourtant est toujours présent dans mon cœur. Vous avez su me faire découvrir sans compter la géologie de l'Ardèche, votre terre de prédilection. Je conserve comme souvenir cette belle journée de juin, où, dans le Ravin des Mines de La Voulte, nous avons cueilli des cerises... Qu'elles étaient sucrées et qu'il faisait beau ce jour-là ! J'aurais tant aimé que vous soyez présent à la fin de ma thèse. La vie en a décidé autrement...

Je suis enfin très heureux de compter, parmi les membres du jury, les géologues Bernard Lathuilière (Université de Nancy) et Mark Sutton (Imperial College, London) ainsi que l'océanographe Daniel Desbruyères (Ifremer). Leur présence témoigne du lien essentiel qui doit unir la paléontologie et la biologie marine.

Mes remerciements s'adressent également à tous les paléontologues et biologistes qui m'ont apporté leur aide pour l'étude du gisement de La Voulte notamment Loic Villier pour les étoiles de mer, Françoise Arnaud pour les pycnogonides et bien sûr Bernard Riou qui a bien voulu mettre à ma disposition les fossiles présentés dans son musée de La Voulte.

Je tiens à assurer de ma gratitude tous ceux qui m'ont aidé avec dévouement dans la réalisation matérielle de cette thèse. Je pense particulièrement à Dominique Barbe pour sa rigueur dans l'impression des documents, sa disponibilité et sa gentillesse, à Noël Podevigne pour son application photographique à faire ressortir le moindre détail des nombreux fossiles de La Voulte, à Margaret Larthaud pour m'avoir permis l'accès aux richesses de la bibliothèque des Sciences de la Terre et la consultation des anciennes et précieuses monographies paléontologiques.

Il me faut remercier les doctorants qui se sont intéressés de près ou de loin à l'entreprise de La Voulte et qui ont partagé le quotidien de ces trois dernières années : Elodie, Vincent, Benjamin, Marie-Anne, Samuel, Arnaud, Guillaume...et tous les autres.

J'adresse également un clin d'œil particulier à Manu.

Pour finir, on ne passe pas de l'âge de 23 ans à 26 ans sans que la vie change... Mes chers parents, le temps est passé et je n'ai pas eu le temps de vous dire combien je vous dois. Il me faut maintenant voler de mes propres ailes mais Le Guizay sera toujours l'occasion de venir me ressourcer en allant à la cueillette des champignons. Mon cher frère, il est loin le temps des parties de Monopoly et te voilà installé au bout du monde avec ta petite famille. Sache qu'une partie de mon cœur est tournée vers ton lointain Japon où m'attend Elsa qui ne me connaît pas et que je souhaite serrer dans mes bras.



# Résumé

---

Le Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France) est un gisement à conservation exceptionnelle daté du Callovien inférieur (Jurassique moyen, env. 160 Ma). Il appartient à la marge passive de la bordure occidentale du bassin du Sud-Est, diverticule de l'océan téthysien. L'ensemble du secteur de La Voulte est à cette époque sous le contrôle tectonique étroit de paléostructures hercyniennes. Les failles sont à l'origine d'un compartimentage des fonds marins sous la forme d'une mosaïque structurale de blocs basculés. La paléotopographie sous-marine résultante est caractérisée par des escarpements et des abrupts rocheux. Dans ce contexte physiographique particulier se mettent en place des sédiments très fins (calcaires argileux, marnes) dont le milieu de dépôt est relativement calme mais peut être sporadiquement perturbé par des glissements gravitaires (slumps) confirmant qu'une partie de la sédimentation est tributaire d'une topographie escarpée.

Ces dépôts contiennent d'abondants fossiles dont la nature et la qualité de préservation sont variables suivant les deux sites principaux étudiés, à savoir le Ravin du Chénier et le Ravin des Mines qui comprend le Lagerstätte de La Voulte. La faune du Ravin du Chénier est composée d'organismes préservés dans des alternances marno-calcaires sous forme de squelettes plus ou moins complets. Il s'agit essentiellement d'éponges siliceuses (Hexactinellides : 11 espèces, Lithistides : 6 espèces) et de crinoïdes pédonculés appartenant au groupe des Cyrtocrinidés (7 espèces). L'analyse paléoécologique de ces organismes, se basant sur des comparaisons avec leurs analogues actuels, indique un milieu de vie probablement situé dans la zone bathyale.

La faune du Ravin des Mines est composée d'organismes fossilisés soit sous forme d'empreintes phosphatées et pyritisées dans des niveaux marneux, soit en volume dans des nodules sidéritiques. La biodiversité et la préservation de cette faune sont remarquables. Une soixantaine d'espèces y sont recensées (arthropodes, céphalopodes coléoïdes, vers marins, échinodermes, vertébrés, bivalves et brachiopodes). Les organismes dominants sont les arthropodes (50 % des espèces), les céphalopodes coléoïdes (10 %) et les échinodermes (10 %). Parmi les arthropodes, quatre groupes prédominent : les Thylacocéphales (33 % des spécimens), les Solenoceridae (23 %), les Coleiidae (16 %) et les Penaeidae (9 %). Ces arthropodes par leur composition et leur anatomie fonctionnelle (ex : organes lumineux, yeux hypertrophiés) suggèrent, eux aussi, un milieu de vie profond où la luminosité est très faible voire nulle. Les céphalopodes coléoïdes (octopodes cirrates, vampyromorphes, teuthoïdes géants) et d'autres organismes décrits ici pour la première fois (pycnogonides, astérides) sont très vraisemblablement des organismes vivant dans une tranche d'eau nettement supérieure à 200 m et donc bathyaux comme leurs descendants actuels.

Le gisement de La Voulte est probablement un des rares Lagerstätten jurassiques, sinon le seul, à renfermer une faune de milieu marin profond apportant ainsi des informations-clés et inédites sur la biodiversité de la zone bathyale à cette époque. La présence à La Voulte de dépôts métallifères et de minéraux inhabituels en milieu sédimentaire (ex : galène, baryte, blende, célestine) suggère la remontée de fluides hydrothermaux (événements, suintements froids ?). La faune du Lagerstätte, par sa composition, sa préservation et la concentration *in situ* des organismes, évoque certaines communautés fauniques actuelles associées à des sources hydrothermales sous-marines. Elle s'en distingue par l'absence de benthos sessile (ex : gros bivalves, vers) mais s'en rapproche par l'originalité et l'abondance remarquable des crustacés. Le Lagerstätte de La Voulte, gisement exceptionnel à plus d'un titre, pourrait apparaître ainsi comme un type particulier d'oasis de vie marine profonde liée à l'hydrothermalisme sous-marin.

# Abstract

---

The La Voulte Lagerstätte (Ardèche, France) is characterized by a diverse and exceptionally well-preserved fauna that dates back to the Lower Callovian (Middle Jurassic, ca 160 Myr). It is located along the western margin of the South East Basin that belongs to the Tethyan Ocean. During the Jurassic, this margin was characterized by a complex submarine palaeotopography of tilted blocks generated by a series of faults inherited from the Hercynian tectonics. The submarine relief was steep and corresponded to a major break in the marine bottoms. The sedimentation was dominated by marls and calcareous mudstones suggesting a low energy and deep-water depositional environment. These deposits may be affected by local sedimentary slides (slumps) originating from the fault-controlled escarpment and thus confirming the strong tectonic control.

These sediments are rich in fossils whose composition and quality of preservation differ in the two main localities studied here: the Chénier Ravine and the Mines Ravine where the La Voulte Lagerstätte crops out. The fossils from the Chénier Ravine consist exclusively of biomineralized skeletons that occur in alternations of marls and marly limestones. The fauna is dominated by siliceous sponges (Hexactinellids: 11 species, Lithistids: 6 species) and stalked crinoids (Cyrtocrinids: 7 species). Palaeoecological comparisons with Recent representatives of the two groups indicate a deep-water palaeoenvironmental setting probably located in the bathyal zone.

The fauna from the La Voulte Lagerstätte contains both numerous sideritic nodules with frequently 3D-preserved crustaceans and marly horizons rich in more or less flattened soft-bodied fossils. The updated faunal inventory recognizes about 60 species distributed within arthropods, coleoid cephalopods, marine worms, echinoderms, vertebrates, bivalves and brachiopods. The major components of the fauna are the arthropods (50% of the species), the coleoid cephalopods (10%) and the echinoderms (10%). Among the arthropods, four groups dominate in numerical abundance: the thylacocephalans (33% of the specimens), and the Solenoceridae (23%), the Coleiidae (16%) and the Penaeidae (9%) crustaceans. The composition and some anatomical features (e.g. bioluminescent organs, hypertrophy of eyes) of these arthropods suggest a relatively deep-water environment characterized by dim-light conditions. The coleoid cephalopods (cirrate octopods, vampyromorph squids, giant teuthoid squids) and other organisms described here for the first time (sea spiders, sea stars), have Recent analogues that all live in deep water niches always exceeding 200 m. The fauna as a whole bears the characteristic features (composition, adaptive features) of the present-day bathyal fauna.

The La Voulte Lagerstätte may be one of the rare Jurassic Lagerstätten, if not the unique, to have fossilized a deep marine fauna. It brings key-information and original data on the biodiversity of an assumed bathyal environment during the Middle Jurassic. The presence of both thick iron deposits and unusual sedimentary minerals (e.g. galena, sphalerite, barite, celestite) may indicate hydrothermal processes (vents, cold seeps?), in possible relation with the activity of the La Voulte fault. The fauna from the Lagerstätte, by its composition, preservation and remarkable *in situ* concentration of benthic organisms shows some resemblances with Recent faunal communities living in the vicinity of hydrothermal vents. The main difference with these present-day hydrothermal communities is the absence of characteristic sessile benthos (ex: giant bivalves, tubeworms) but the originality and the remarkable abundance of the crustaceans reinforce the hydrothermal hypothesis. The La Voulte Lagerstätte, exceptional on several accounts, might be considered as a very particular deep-sea oasis possibly linked to marine hydrothermal site.



# Table des matières

---

<b>Introduction</b> .....	<b>1</b>
<b>Généralités et synthèse des travaux antérieurs</b> .....	<b>3</b>
<b>1. Le point sur le Callovien</b> .....	<b>3</b>
1.1. Chronologie.....	3
1.2. Paléogéographie.....	3
1.3. Climats et principaux paléoenvironnements.....	4
1.4. Place de l'Europe occidentale et de la France.....	5
1.4.1. L'Europe, paléomarge occidentale de la Téthys .....	5
1.4.2. La France et le secteur de La Voulte-sur-Rhône.....	5
<b>2. Le point sur le Lagerstätte de La Voulte et les localités environnantes</b> .....	<b>8</b>
2.1. Historique des gisements .....	8
2.2. Historique scientifique et synthèse des travaux antérieurs .....	9
2.2.1. Les précurseurs ou l'histoire de la géologie lyonnaise (1843–1854).....	10
2.2.2. Les pionniers de la paléontologie et les premières corrélations (1854–1872)....	11
2.2.3. La période des grandes monographies (1921–1943).....	13
2.2.4. Les travaux de Serge Elmi (1960–1972).....	14
2.2.5. La redécouverte du Lagerstätte (1980–2007).....	15
2.3. Conclusion.....	17
<b>Matériel et méthodes</b> .....	<b>19</b>
<b>1. Localités et coupes étudiées</b> .....	<b>19</b>
1.1. Cadre géographique .....	19
1.2. Cadre temporel.....	20
1.3. Méthode d'étude des affleurements.....	21
1.3.1. Le secteur de La Voulte .....	21
1.3.1.1. Ravin des Mines .....	21
1.3.1.2. Ravin du Chénier .....	22
1.3.2. Affleurements complémentaires .....	22
<b>2. Matériel fossile récolté et en collections</b> .....	<b>22</b>
2.1. Récoltes personnelles <i>in situ</i> .....	22

2.2. Principales collections consultées .....	23
2.3. Méthodes d'étude des fossiles.....	24
2.3.1. Faunes du Ravin du Chénier .....	24
2.3.2. Faunes du Ravin des Mines.....	24
2.3.3. Techniques d'études paléontologiques.....	25
2.3.3.1. Extraction des fossiles.....	25
2.3.3.2. Observations en laboratoire.....	25
<b>3. Données comparatives dans les milieux actuels .....</b>	<b>26</b>
<b>Contexte structural et sédimentaire .....</b>	<b>29</b>
<b>1. Cadre structural.....</b>	<b>29</b>
1.1. Secteur de La Voulte (Ravin du Chénier, Ravin des Mines) .....	30
1.2. Secteur de La Clapouze (commune de St-Etienne-de-Boulogne).....	31
1.3. Secteur de Lachapelle-sous-Aubenas (lieu-dit Les Tardieux) .....	31
<b>2. Cadre sédimentaire .....</b>	<b>32</b>
2.1. Ravin des Mines.....	32
2.1.1. Description des affleurements .....	32
2.1.2. Configuration du gîte métallifère et localisation du Lagerstätte .....	33
2.1.3. Nouvelles données stratigraphiques .....	34
2.1.4. Biostratigraphie .....	36
2.2. Ravin du Chénier .....	37
2.2.1. Description des affleurements .....	37
2.2.2. Succession stratigraphique et datations.....	37
2.2.3. Description des coupes .....	39
2.2.3.1. Coupe C4 (Figs 42 ; 43) .....	39
2.2.3.2. Coupe C10 (Figs 42 ; 44).....	40
2.2.4. Reconstitution géométrique.....	41
2.2.5. Structures lithologiques énigmatiques .....	42
2.2.5.1. Les lentilles .....	42
2.2.5.2. Les colonnes .....	43
2.2.6. Corrélation avec les niveaux du Ravin des Mines .....	43
2.3. Affleurements complémentaires .....	44
2.3.1. Le Ravin de La Clapouze .....	44
2.3.1.1. Description de l'affleurement .....	44
2.3.1.2. Succession stratigraphique et datations.....	45
2.3.2. Les Tardieux.....	46
2.3.2.1. Description de l'affleurement .....	46
2.3.2.2. Succession stratigraphique et datations.....	46

<b>3. Discussion sur l'origine des gisements de La Voulte : l'hypothèse de l'hydrothermalisme .....</b>	<b>47</b>
3.1. Le gîte de fer.....	47
3.2. Les minéralisations associées .....	47
3.3. Les manifestations périphériques .....	47
3.4. Conclusion.....	48
<b>4. Synthèse.....</b>	<b>49</b>
<b>Recherche d'une signature paléoenvironnementale .....</b>	<b>51</b>
<b>1. Introduction.....</b>	<b>51</b>
<b>2. Faune du Ravin du Chénier .....</b>	<b>52</b>
2.1. Introduction.....	52
2.2. Eponges siliceuses et crinoïdes pédonculés.....	52
2.2.1. Travaux anciens.....	52
2.2.2. Eponges siliceuses : nouvelles données .....	53
2.2.2.1. Approche paléontologique .....	53
2.2.2.1.1. Répartition et préservation .....	53
2.2.2.1.2. Diversité et abondance relative .....	54
2.2.2.2. Approche actualiste .....	55
2.2.2.2.1. Eponges siliceuses actuelles : données comparatives.....	55
2.2.2.2.2. Conditions bathymétriques .....	55
2.2.2.3. Approche paléoécologique.....	56
2.2.2.3.1. Taphonomie et autochtonie .....	56
2.2.2.3.2. Mode de fixation.....	57
2.2.2.3.3. Morphologie .....	57
2.2.2.3.4. Encroûtement par épizoaires .....	58
2.2.3. Crinoïdes pédonculés : nouvelles données.....	59
2.2.3.1. Approche paléontologique .....	59
2.2.3.1.1. Répartition et préservation .....	59
2.2.3.1.2. Diversité et abondance relative .....	59
2.2.3.2. Approche actualiste .....	60
2.2.3.3. Approche paléoécologique.....	62
2.2.3.3.1. Taphonomie et autochtonie .....	62
2.2.3.3.2. Diversité morphologique et paléoécologie .....	62
2.2.4. Interprétations paléoécologiques (bathymétrie, topographie, substrat) .....	63
2.2.4.1. Eponges siliceuses .....	63
2.2.4.2. Crinoïdes pédonculés.....	64
2.2.5. Conclusion.....	65

2.3. Données paléoenvironnementales complémentaires .....	65
2.3.1. Ravin de La Clapouze .....	66
2.3.2. Les Tardieux.....	67
2.3.3. Interprétations paléoenvironnementales.....	67
2.4. Conclusion générale.....	68
<b>3. Faune du Ravin des Mines de La Voulte.....</b>	<b>69</b>
3.1. Introduction.....	69
3.2. Composition générale de la faune .....	69
3.2.1. Remarque générale.....	69
3.2.2. Répartition et types de préservation.....	70
3.2.3. Paléobiodiversité : inventaire préliminaire .....	70
3.2.3.1. Les arthropodes (Fig. 70a) .....	71
3.2.3.2. Les céphalopodes (Fig. 70b).....	71
3.2.3.3. Les vers marins et hémichordés (Fig. 70c) .....	72
3.2.3.4. Les échinodermes (Fig. 71a) .....	72
3.2.3.5. Les vertébrés (Fig. 71b) .....	72
3.2.3.6. Les bivalves et les brachiopodes (Fig. 71c,d).....	73
3.2.3.7. Les végétaux (Fig. 71e).....	73
3.2.3.8. Les microfossiles .....	74
3.2.4. Discussion .....	74
3.3. Etudes systématiques.....	75
3.3.1. Les pycnogonides.....	75
3.3.1.1. Introduction .....	75
3.3.1.1.1. Morphologie externe.....	75
3.3.1.1.2. Ecologie .....	76
3.3.1.1.3. Classification et phylogénie .....	76
3.3.1.2. Description .....	77
3.3.1.2.1. Remarques préliminaires .....	77
3.3.1.2.2. Paléontologie systématique.....	78
3.3.1.3. Comparaisons .....	80
3.3.1.3.1. Comparaison avec les pycnogonides paléozoïques.....	80
3.3.1.3.2. Comparaison avec les pycnogonides actuels.....	80
3.3.1.4. Implications évolutives .....	81
3.3.1.5. Implications paléoécologiques : mode de vie et habitat.....	82
3.3.2. Les astérides .....	83
3.3.2.1. Introduction .....	83
3.3.2.2. Description .....	83
3.3.2.3. Paléoécologie.....	87
3.3.2.4. Conclusions .....	88
3.3.3. Les thylacocéphales.....	89
3.3.3.1. Introduction .....	89
3.3.3.2. Brève description des thylacocéphales de La Voulte .....	89
3.3.3.3. Affinités avec les crustacés .....	93

3.3.4. Les restes végétaux.....	93
3.3.4.1. Description macroscopique .....	94
3.3.4.2. Observations microscopiques .....	94
3.3.4.3. Détermination .....	94
3.3.4.4. Milieu de dépôt et milieu d'origine.....	95
3.3.4.4.1. Morphologie et faciès.....	95
3.3.4.4.2. Colonisation du bois fossile et dépôt .....	95
3.4. Analyses paléoécologiques (crustacés, ophiures et céphalopodes) .....	96
3.4.1. Crustacés préservés dans les nodules .....	96
3.4.1.1. Introduction .....	96
3.4.1.2. Préservation et répartition .....	96
3.4.1.3. Contenu paléontologique général : matériel .....	97
3.4.1.4. Crustacés et arthropodes thylacocéphales.....	97
3.4.1.4.1. Diversité et abondance relative .....	97
3.4.1.4.2. Les groupes majeurs .....	98
3.4.1.4.3. Faunes actuelles de crustacés : données comparatives.....	104
3.4.2. Autres organismes du Lagerstätte de La Voulte .....	106
3.4.2.1. Les ophiures .....	106
3.4.2.1.1. Préservation et paléoécologie .....	106
3.4.2.1.2. Paléodensités et paléobathymétrie.....	107
3.4.2.2. Les céphalopodes coléoïdes .....	108
3.4.3. Bilan et conclusions paléoenvironnementales.....	110
<b>Synthèse et conclusions .....</b>	<b>113</b>
<b>1. Caractérisation du paléoenvironnement .....</b>	<b>113</b>
1.1. Cadre structural et tectonique synsédimentaire .....	113
1.2. Cadre sédimentaire.....	113
1.3. Les indices d'hydrothermalisme.....	113
1.4. La faune .....	114
1.5. Conclusion.....	114
<b>2. Les questions en suspens.....</b>	<b>115</b>
2.1. Est-ce pour des raisons écologiques ?.....	115
2.2. Est-ce pour des raisons taphonomiques ?.....	116
<b>3. Perspectives.....</b>	<b>117</b>
<b>Liste bibliographique.....</b>	<b>119</b>
<b>Annexes .....</b>	<b>137</b>

---



# Introduction

---

Quelle que soit l'époque considérée, le registre fossilifère est incomplet, livrant le plus souvent, une information très fragmentaire sur la biodiversité et les systèmes biologiques anciens. Les sites à préservation exceptionnelle encore appelés *Lagerstätten* constituent néanmoins une exception précieuse en paléontologie. Ces gisements sont une source d'information privilégiée et inégalée permettant non seulement de reconstituer avec précision l'anatomie et le fonctionnement des organismes mais aussi de comprendre l'organisation des écosystèmes anciens (interactions biologiques, réseaux trophiques). La qualité de préservation des organismes conservés dans les gisements de type *Lagerstätte* autorise des comparaisons très précises avec les faunes actuelles. L'intérêt évolutif des *Lagerstätten* est également important car il permet d'établir des liens phylogénétiques souvent très fiables entre vie ancestrale et actuelle.

Au Jurassique, plusieurs *Lagerstätten* majeurs sont mondialement connus comme ceux d'Holzmaden (Allemagne, Jurassique inférieur), de Solnhofen (Allemagne, Jurassique supérieur) et de Cerin (France, Jurassique supérieur). Ces gisements, qui peuvent être qualifiés « d'instantanés à haute résolution », restent toutefois ponctuels et sont loin de livrer une image complète et globale de la vie marine au cours du Jurassique. Ils se sont mis en place dans des environnements particuliers et ne reflètent pas la diversité des milieux marins existant à cette époque et colonisés par les organismes. Ces *Lagerstätten* correspondent, pour la plupart, à des milieux peu profonds que ce soient des mers épicontinentales dysoxiques (ex : Holzmaden), des lagunes plus ou moins confinées (ex : Solnhofen, Cerin) ou des étendues intertidales à supratidales (ex : Crayssac). Des *Lagerstätten* jurassiques de milieux marins plus profonds ne sont pas connus ce qui représente une lacune de connaissance majeure.

Le *Lagerstätte* de La Voulte, d'âge callovien (env. 160 millions d'années), est connu pour renfermer une grande variété d'organismes à préservation exceptionnelle et possède un intérêt paléontologique particulier. Il présente des caractéristiques paléoenvironnementales et fauniques très originales qui le distinguent des autres *Lagerstätten* jurassiques tous déposés en milieu très peu profond. De cette constatation est née la volonté d'explorer ce gisement selon une approche à la fois paléobiologique et paléoenvironnementale.

Depuis sa découverte au milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle, le *Lagerstätte* de La Voulte a fait l'objet de plusieurs études paléontologiques mais celles-ci sont restées, dans leur grande majorité, ponctuelles et limitées à quelques groupes zoologiques. Dans ce contexte, il apparaît clairement que le fort potentiel du site de La Voulte est insuffisamment exploité. Un bref inventaire des travaux antérieurs montre que le cadre géologique et paléoenvironnemental du site est resté à l'état d'ébauche depuis de nombreuses années et qu'il est nécessaire d'entreprendre une étude synthétique de la faune marine et de l'écosystème en général. L'âge callovien du *Lagerstätte* de La Voulte présente également un intérêt majeur. En effet le Jurassique moyen, est dépourvu de gisements à conservation exceptionnelle autre que celui de La Voulte. Par ailleurs, la connaissance de la vie marine callovienne repose essentiellement sur l'étude de gisements « classiques » (ex : Poitou) qui certes livrent d'abondants restes squelettiques d'ammonites ou de vertébrés mais aucun organisme à corps mou. En résumé, le *Lagerstätte* de La Voulte est susceptible d'être une source d'information unique pour la reconstitution des paléoécosystèmes non lagunaires au Jurassique.

L'objectif de ce travail se concentre sur les trois points suivants :

- (1) replacer le Lagerstätte de La Voulte dans son contexte géologique et paléoenvironnemental (cadre paléogéographique, paléotopographie sous-marine, milieu de dépôt et dynamique sédimentaire, paléobathymétrie) ;
- (2) définir la biodiversité de la faune du Lagerstätte de La Voulte en comparaison avec les faunes de sites adjacents. Ceci comprend l'étude de nouvelles composantes fauniques jamais décrites auparavant et la révision critique de groupes connus. Le but ultime de ce volet paléontologique est de définir les grandes caractéristiques de la composition faunique des sites étudiés (groupes dominants, approche qualitative et quantitative de la biodiversité) et d'en extraire une signature paléoenvironnementale. Des comparaisons précises avec des faunes marines actuelles sont utilisées à ces fins ;
- (3) faire la synthèse de l'ensemble des données acquises à partir des faunes et du contexte géologique afin de proposer la première reconstitution paléoenvironnementale du Lagerstätte de La Voulte.

Le présent travail est un préalable essentiel à de nouvelles fouilles paléontologiques qui sont envisagées sur le site de La Voulte dans les prochaines années. Les résultats présentés ici s'inscrivent donc dans un projet scientifique qui participe à la valorisation nationale et internationale d'un gisement exceptionnel méconnu.



# Généralités et synthèse des travaux antérieurs

---

Dans une première partie, le cadre géologique général des gisements du secteur de La Voulte et les principales caractéristiques du Callovien sont définis.

Dans une seconde partie, l'étude scientifique des gisements est replacée dans un cadre historique et une synthèse des travaux antérieurs est proposée.

## 1. Le point sur le Callovien

### 1.1. Chronologie

Défini par d'Orbigny (1850), le Callovien est le dernier étage du Jurassique moyen (Fig. 1). Il correspond à une période de temps d'environ 3,5 à 4,0 Ma comprise entre -164,7 et -161,2 Ma ( $\pm 4,0$  Ma) pour Gradstein *et al.* (2004) et -160 et -154 Ma ( $\pm 5,0$  Ma) pour Odin et Odin (1990).

Comme tous les étages du Jurassique, le Callovien est essentiellement défini par des faunes d'ammonites appartenant à deux grandes provinces biogéographiques s'étendant sur l'Europe à cette époque : (1) la province subboréale (Nord du bassin de Paris, Angleterre, Ecosse, Allemagne, Jura suisse, Jura français septentrional) et (2) la province subméditerranéenne (Sud du bassin de Paris, Jura français méridional, bassin du Sud-Est, Aquitaine, Pyrénées, Espagne, Portugal, Italie-Sicile, Afrique du Nord).

Il résulte de ce contexte paléobiogéographique deux échelles parallèles basées sur des taxons différents et comportant respectivement 7 zones pour la province subboréale et 6 zones pour la province subméditerranéenne (Fig. 2, Thierry *et al.* 1997). La précision des unités biochronologiques (découpage en horizons) du Callovien subboréal a été obtenue grâce à des familles d'ammonites à évolution rapide (Kosmoceratidae, Macrocephalitidae, Cardioceratidae). Le Callovien subméditerranéen est essentiellement basé quant à lui sur deux principales familles d'ammonites : les Reineckeiidae et les Hecticoceratinae. Le découpage du Callovien inférieur (zones à *Gracilis* et *Bullatus*) est toutefois moins détaillé que dans l'échelle subboréale (Fig. 2).

### 1.2. Paléogéographie

Les reconstitutions paléogéographiques du Jurassique moyen et plus précisément du Callovien s'appuient principalement sur des données fauniques (biochronologie, biogéographie), tectoniques et sédimentologiques (Enay *et al.* 1993a, Thierry 2000, Scotese 2001a). Le Callovien moyen, avec l'ouverture franche de l'Atlantique central, est à l'origine de la première et de la plus ancienne reconstitution paléogéographique bien contrainte par une série de données précises à la fois magnétiques, biochronostratigraphiques et radiométriques (Ricou 1996, Thierry 2000).

Au Callovien, les masses continentales réunies en un seul supercontinent (la Pangée) au début du Secondaire, sont maintenant divisées en deux grands ensembles : l'un au nord, la Laurasia (Amérique du Nord, Europe, Asie) et l'autre au sud, le Gondwana (Amérique du

Sud, Afrique, Inde, Madagascar, Australie, Antarctique). Entre Laurasia et Gondwana, existe une vaste plaque océanique (= plaque de transit jurassique *sensu* Enay *et al.* 1993a) assurant le transit du sud vers le nord de quelques blocs continentaux issus du Gondwana septentrional (Fig. 3a,b). Laurasia et Gondwana sont ainsi séparés par un océan équatorial (la Téthys) qui s'ouvre vers l'ouest et participe activement à l'éclatement de la Pangée. Les prémices de la séparation de la Laurasia et du Gondwana sont démontrées dès la fin du Jurassique inférieur ; la fracturation de la Pangée à l'endroit du futur Atlantique central devient plus nette mais il n'y a pas encore de dorsale océanique et la mer pénètre épisodiquement dans des rifts continentaux permettant la communication des eaux téthysiennes avec celles du Pacifique (Ziegler *et al.* 2001).

Au Callovien, cette situation évolue vers une océanisation généralisée avec mise en place d'une véritable ride médio-océanique qui produit le premier plancher océanique atlantique entre les côtes orientales de l'Amérique du Nord et les côtes de l'Afrique occidentale (Fig. 3b ; Ziegler *et al.* 2001). L'ouverture de l'Atlantique central est certainement l'événement majeur du Callovien.

Dans l'hémisphère sud, le Gondwana est séparé en deux domaines (Gondwana Ouest et Gondwana Est) par un corridor marin (ride océanique ou grabens continentaux inondés ?) entre l'Afrique et le bloc Indo-Malgache sans que des échanges fauniques entre Téthys et Pacifique soient réellement attestés (Enay *et al.* 1993a).

Durant cette période d'ouverture océanique importante, il existe aussi des zones de convergence, notamment en Asie du Sud-Est d'où part une zone de subduction qui s'étend vers l'ouest jusqu'en Europe, marquant la disparition de la plaque océanique de transit jurassique sous l'Asie et l'Europe orientale. Il en résulte une marge active caractérisée par deux événements tectoniques : l'orogénèse cathaysienne et l'orogénèse cimmérienne. Une zone de subduction méridienne s'étend aussi sur les façades occidentales de la Laurasia et du Gondwana Ouest entraînant notamment l'orogénèse névadienne en Amérique du Nord.

Enfin, dans la configuration paléogéographique du Callovien, le paléoéquateur passe au nord du Gondwana Ouest (nord de l'Amérique du Sud, nord de l'Afrique et de l'Arabie) et traverse la Téthys (Fig. 4). Le développement des plates-formes carbonatées est limité à une bande comprise entre 20° de latitude nord et sud.

### 1.3. Climats et principaux paléoenvironnements

Alors que le Jurassique a été longtemps considéré comme une période de climat chaud et humide de type « greenhouse » (Hallam 1993, Bartolini *et al.* 1996), le climat du Callovien paraît marqué par un léger refroidissement global (Dromart *et al.* 2003) mais reste toutefois chaud. A l'échelle du globe, à partir de données paléobotaniques et lithologiques, Rees *et al.* (2000) reconnaissent 5 principaux biomes (= zones climatiques) : (1) biome avec saison sèche et été humide ou subtropical, (2) biome désertique, (3) biome avec saison sèche et hiver humide, (4) biome tempéré chaud et (5) biome tempéré froid. Ces zones phytogéographiques et leurs climats associés s'organisent en bandes latitudinales et sont relativement stables tout au long du Jurassique. La reconstitution paléoclimatique proposée par Rees *et al.* (2000) pour le Jurassique moyen correspond à la période callovienne (Fig. 5).

Le Callovien est une période de haut niveau marin qui correspond à une transgression amorcée dès le Bathonien supérieur et qui se poursuivra pendant l'Oxfordien (Jacquin et Graciansky 1998, Hallam 2001). Ce haut niveau marin associé à l'épisode de rifting généralisé entraîne le débordement des mers épicontinentales sur les domaines péri-téthysiens et réduit l'étendue des plates-formes carbonatées largement développées durant l'intervalle Aalénien–Bathonien (Thierry 2000). Dans ce contexte, Enay *et al.* (1993a) et Thierry (2000)

décrivent deux grands types de paléoenvironnements marins : (1) des plates-formes carbonatées peu profondes de différents types (rampes de grandes étendues, plates-formes marginales autour de terres émergées, plates-formes océaniques isolées) et (2) des plates-formes terrigènes souvent très développées, restreignant les plates-formes carbonatées peu profondes.

## 1.4. Place de l'Europe occidentale et de la France

### 1.4.1. L'Europe, paléomarge occidentale de la Téthys

Au Jurassique moyen, l'Europe occidentale et la France appartiennent à la bordure occidentale de la Téthys. La paléogéographie est contrôlée par le tectono-eustatisme et les événements sédimentaires associés. Au Callovien, l'Europe occidentale est un domaine complexe limité par des zones marquées par l'installation, au sud-ouest, de la ride atlantique et au sud-est de la ride ligure (Fig. 6). Ces deux systèmes d'accrétion océanique ne sont pas encore connectés mais il existe entre l'Ibérie et le craton africain une zone en extension (= Corridor hispanique *sensu* Enay 1980, Cariou *et al.* 1985) avec des bassins sans croûte océanique qui assurent la transition entre les deux rides (Ziegler *et al.* 2001, Véra 2001). Au nord, le graben de Tornquist limite la plate-forme d'Europe occidentale mais il existe des communications marines avec le domaine boréal (Thierry 2000).

Située entre 15°N et 35°N, l'Europe occidentale présente un climat tropical à saisons contrastées (hiver humide) (Fig. 5, Rees *et al.* 2000). C'est une zone principalement couverte de plates-formes terrigènes plus ou moins profondes (Enay *et al.* 1993a, Thierry 2000). Les plates-formes carbonatées sont relativement réduites. La plus développée est la plate-forme Corbières-Provence qui s'étend jusque sur le Massif Central ; les autres sont restreintes et se développent principalement en bordure de microcratons émergés (ex : ouest du Massif Armoricaïn, Poitou, bordure ibérique) ou sont isolées (ex : Apulie, Apennins). Ces quelques terres émergées (ex : Massif Armoricaïn, Ibérie, bloc corso-sarde, Massif Londres-Brabant, Bohème) parsèment l'ensemble de la zone et lui confèrent un paysage d'archipels (Fig. 6).

A l'ouest de la ride ligure existe une marge passive avec un dispositif en blocs basculés typique (Briançonnais) associé à des bassins profonds : au nord la fosse du Valais et au sud le Bassin dauphinois ou bassin du Sud-Est (Enay *et al.* 1993a, Thierry 2000).

### 1.4.2. La France et le secteur de La Voulte-sur-Rhône

Ce qui correspond actuellement au territoire de La France se trouve entre 20°N et 30°N, à la limite entre la province subboréale et la province subméditerranéenne (Fig. 6). Les terres émergées pérennes sont rares. Il subsiste seulement au nord-ouest le Massif Armoricaïn, à l'extrême nord les massifs de Londres-Brabant et de Bohème et au sud l'extrémité septentrionale du bloc corso-sarde. Le Massif Central est probablement totalement submergé (Enay *et al.* 1993a, Thierry 2000). Une sédimentation terrigène (marnes et calcaires argileux) se développe sur l'ensemble du territoire et limite quelques plates-formes carbonatées peu profondes. Dans le sud-est de la France s'étend le bassin du Sud-Est qui est une zone subsidente à sédimentation essentiellement marneuse dans laquelle s'accumulent les « Terres Noires » (Figs 6 ; 7). Ce bassin est limité (1) au sud par la plate-forme Corbières-Provence, la partie émergée du bloc corso-sarde et la zone briançonnaise et (2) au nord par la plate-forme septentrionale qui s'étend sur la Bourgogne. A l'est, il est largement ouvert sur la Téthys occidentale (zone de la ride ligure). A l'ouest, les bordures du bassin s'appuient sur les

contreforts submergés du Massif Central le long de la bordure vivaro-cévenole (= paléomarge ardéchoise *sensu* Bonijoly *et al.* 1996) qui présente un dispositif en blocs basculés, typique d'une marge passive en extension (Elmi 1990a).

Situé sur la bordure occidentale du bassin du Sud-Est, le secteur de La Voulte-sur-Rhône appartient à l'extrémité septentrionale de la paléomarge ardéchoise (Fig. 7).

L'histoire de cette marge est complexe et s'étend du Trias au Jurassique supérieur (Elmi 1990a). D'après Elmi (1990a), Elmi *et al.* (1993, 1996), Bonijoly *et al.* (1996), et Razin *et al.* (1996), au cours du Mésozoïque, la marge ardéchoise enregistre de façon directe ou indirecte les différentes étapes de l'ouverture de la Téthys. La structuration de cette marge et son évolution dynamique sont étroitement liées à l'ouverture de la ride ligurienne au SE de l'Europe occidentale. Elles peuvent être résumées en 5 étapes principales selon les termes de Elmi *et al.* (1996) :

- (1) **fracturation initiale** (Trias inférieur–moyen)

Après l'érosion post-hercynienne et la pénéplanation du Massif Central, la reprise de la sédimentation s'effectue au cours du Trias. La bordure ardéchoise subit des phénomènes de distension et de transtension à l'origine de gouttières et de zones de transit qui évacuent des sédiments grossiers depuis le Massif Central vers le SE (zone du futur bassin du Sud-Est). Des axes résistants d'orientation velleuve (N120°) apparaissent.

- (2) **rifting initial** (Rhétien–Hettangien) :

Au Rhétien, la marge ardéchoise commence à enregistrer les effets d'une tectonique distensive de type « rifting continental » qui se traduit par l'individualisation de blocs basculés contrôlés par des failles à jeu contraire. Il en résulte une très forte subsidence et un net approfondissement lié à l'enfoncement progressif de la marge. Différents ombilics apparaissent et s'organisent en une mosaïque tectonique provoquant un cloisonnement de la marge. La distension atteint son maximum à l'Hettangien.

- (3) **mise en place d'un talus continental** (Hettangien–Bathonien) :

▪ *stade « marge étroite » :*

De l'Hettangien au Bathonien supérieur se met en place une « marge étroite » à l'histoire très complexe. Le début de l'Hettangien est marqué par une ouverture sur la mer franche et un approfondissement généralisé qui permettent l'arrivée des premières ammonites connues en région ardéchoise. Une marge (épaulement tectonique) commence à se dessiner avec l'apparition d'une pente vers l'Est en direction du bassin du Sud-Est. Jusqu'au Pliensbachien inférieur, se met en place un talus résultant du jeu de la mosaïque structurale. Ce talus assure alors la transition entre le craton stable du Massif Central et le bassin du Sud-Est. Le jeu différentiel des blocs basculés crée des escarpements abrupts et de fortes dénivellations sous-marines entraînant une sédimentation irrégulière (lacunes, ravinements, sur-épaississement).

▪ *exagération de la subsidence différentielle :*

Durant l'intervalle Domérien–Bathonien, la subsidence différentielle s'amplifie le long du talus. Dans les « bassins suspendus » comme le sous-bassin d'Aubenas, celui de Privas, ou encore l'ombilic de Rosières s'accumulent d'épaisses séries marneuses. Au pied des escarpements se développent des épaisissements considérables alimentés par l'érosion et le lessivage des blocs surélevés. Du Toarcien au Bajocien, les perturbations sédimentaires atteignent leur paroxysme et se poursuivent encore jusqu'au Bathonien. Les sommets des axes résistants (ex : axe Uzer–Vallon, seuil de l'Escrinet), situés le plus souvent sur les crêtes de blocs basculés, subissent des érosions qui se succèdent et se télescopent jusqu'au Bathonien supérieur.

- *jeu ultime du stade « horst-graben » :*

A partir du Bathonien inférieur–moyen, le ralentissement de l’activité tectonique s’accompagne de l’apparition à grande échelle, d’une surface d’érosion sous-marine sur laquelle vont venir se déposer les épaisses séries marneuses du Bathonien et du Callovien. Cette surface dite « paléosurface anté-Retrocostatum » (*sensu* Elmi *et al.* 1996) par allusion à son âge de cicatrisation est caractérisée par des lacunes et des ravinements sous-marins qui affectent tous les dépôts du Lias et une partie des dépôts aaléniens et bajociens. Pendant le Bathonien supérieur, intervient un basculement tardif qui ravive la mosaïque structurale héritée du rifting rhétien. Ce dernier épisode tectonique marque la fin du stade « marge étroite et différenciée ».

- (4) **flexuration et uniformisation de la marge** (Callovien–Tithonien) :

- *élargissement de la marge :*

A partir du Callovien inférieur, (zone à Gracilis), la sédimentation devient pour la première fois homogène et continue sur l’ensemble de la bordure ardéchoise. Elle traduit l’approfondissement général de la région lié à une subsidence thermique affectant toute la marge. Cette subsidence coïncide avec le début de l’expansion océanique dans le domaine de la ride ligure. La dynamique passe du stade de rifting à un stade de flexuration marqué par le dépôt de marnes épaisses.

- *réactivation du talus :*

A la fin du Callovien intervient une réactivation du talus marquée par des lacunes sédimentaires alors qu’au SE se déposent les « Terres Noires », mais aussi au nord, dans le secteur profond de La Voulte-sur-Rhône.

- (5) **installation des plates-formes carbonatées** (Oxfordien supérieur–Tithonien) :

La fin du Jurassique est caractérisée par l’installation sur la bordure ardéchoise de plates-formes calcaires en rampe avec une diminution de la profondeur.

**Partie intégrante de la paléomarge ardéchoise, le secteur de La Voulte-sur-Rhône correspond très probablement à une zone de talus faisant la transition entre la plate-forme du Massif-Central et le bassin du Sud-Est (Elmi 1990, Enay *et al.* 1993a, Charbonnier *et al.* 2007b). Il a bien enregistré l’étape 4 de la structuration de la marge, notamment la réactivation du talus à la fin du Callovien.**

## 2. Le point sur le Lagerstätte de La Voulte et les localités environnantes

Devant l'importance du Lagerstätte de La Voulte et la dispersion des publications scientifiques dans une littérature souvent ancienne, il m'est apparu nécessaire de synthétiser l'ensemble des données disponibles. Cette synthèse inédite est d'autant plus importante que la plupart des découvertes géologiques ont été conditionnées par l'extraction du minerai de fer de La Voulte. Elle est subdivisée en deux parties dont l'objectif principal est de présenter, d'une part, le cadre historique à l'origine de la découverte du Lagerstätte de La Voulte et, d'autre part, l'évolution des idées scientifiques suite à cette découverte. La première partie donne un aperçu général de l'histoire des mines de fer. Elle se base sur des recherches personnelles et le dépouillement de fonds anciens issus des Archives départementales de l'Ardèche et de travaux manuscrits déposés à la Bibliothèque des Sciences de la Terre de l'Université Lyon 1. La seconde partie, basée sur d'importantes recherches bibliographiques, traite plus particulièrement de l'évolution des connaissances géologiques et des recherches scientifiques sur les terrains sédimentaires considérés. Enfin, cette synthèse générale est volontairement abordée et rédigée sous un angle historique.

### 2.1. Historique des gisements

Une partie de l'histoire de La Voulte est liée à son gisement de minerai de fer dont l'exploitation et le traitement ont été l'un des moteurs économiques de la ville et de la région durant tout le XIX<sup>ème</sup> siècle. L'exploitation du fer dans le district de La Voulte remonte sans doute à la période gallo-romaine. De nombreux vestiges antiques (céramiques, *tegulae*, monnaies en bronze, scories ferreuses) sont signalés sur le versant ouest de La Banne et dans plusieurs lieux-dits : Rondette, Col de Viau, Celles-les-Bains (Charrel 1994). L'argument le plus important pour faire remonter l'exploitation du fer à l'époque antique est l'identification, dans les années 1980, de vestiges d'un four de fusion métallurgique et de ses installations annexes (four de grillage) au lieu-dit La Pouza (Charrel 1994). Des grattages ponctuels et superficiels ont sans doute existé après la période gallo-romaine, mais ce n'est qu'à partir du XVIII<sup>ème</sup> siècle que le minerai de fer de La Voulte suscite un intérêt économique grandissant. Un des premiers témoignages écrits de l'existence de mines de fer est celui du naturaliste Etienne de Gensanne (1777) qui, à l'instigation des Etats du Languedoc, mène des études sur cette province et celle du Vivarais. Faujas de Saint-Fond (1788), conscient de la richesse du gisement, fait exécuter des essais métallurgiques pour vérifier la qualité du minerai. Concluants, ils aboutissent en 1794 à l'ouverture officielle d'une concession accordée par Le Directoire. Le gisement prend alors de l'importance : il est cité dans un « *Tableau des Mines et Usines de la République par ordre de départements* » daté de l'an VI (1796). Plus tard, le citoyen Blavier (1798), ingénieur des Mines, reconnaît que le minerai est abondant et de qualité.

Au cours du XIX<sup>ème</sup> siècle, les mines de La Voulte connaissent un essor lié à l'industrialisation générale de la France. En 1882 est créée la Compagnie des Fonderies de la Loire et de l'Isère qui changera de noms et de propriétaires au gré des rachats et des modifications de concession. Du point de vue industriel, de 800 tonnes de minerai par an vers 1820, la production passe à 55 000 tonnes vers 1845 et atteint les 65 000 tonnes en 1846. L'abondance et la qualité du minerai, ajoutées à la situation géographique de La Voulte, ville au bord du Rhône, entraînent l'installation d'un puissant complexe minier avec construction de six hauts-fourneaux à coke. Dans le Ravin des Mines, des puits sont foncés : le Puits

Boissier, le Puits du Clos et un puits d'aérage. Un important réseau de galeries est percé (Fig. 8) et le minerai de fer est exploité sur trois niveaux successifs (Fig. 9). La technique d'exploitation du minerai par foudroyage de panneaux de 15 à 20 m limite le remblayage des galeries qui s'effondrent sur elles-mêmes. Une galerie principale (tunnel de roulage) permet d'acheminer directement le minerai vers les hauts-fourneaux installés en contrebas du Ravin des Mines (Figs 8 ; 9). Elle permet ensuite de faire remonter les résidus de fusion (mâchefers, laitiers, scories) vers le Ravin des Mines où ils sont déversés en terrils et remblais. Dans la partie amont du ravin, le fer est également exploité en découvertes (= mines à ciel ouvert).

Les années 1837 à 1885 correspondent à la période faste durant laquelle les mines alimentent les hauts-fourneaux de La Voulte, du Pouzin mais aussi ceux de Vienne, Givors, Terrenoire. A la fin des années 1860, les fonderies de La Voulte et du Pouzin coulent 93 000 tonnes de fonte par an. En 1869, la production des mines de La Voulte représente environ 20 % du fer total français. A la même époque, l'essor des mines de fer de Privas est à l'origine du premier chemin de fer de l'Ardèche : la ligne Livron-Privas-Mines, mise en service en 1862. Les fonderies de La Voulte, comme celles du Pouzin sont alors desservies par un embranchement de cette ligne. A La Voulte, le combustible est fourni par le bassin houiller de Saint-Etienne, d'abord par voie fluviale puis par voie ferrée avec l'ouverture de la ligne Givors-La Voulte en 1879. A cette époque 1 200 mineurs travaillent sur les sites d'extraction du Ravin des Mines et 1 300 ouvriers dans les fonderies.

Par la suite, la production décline avec l'épuisement du gîte et la crise métallurgique générale vers 1880 due, en particulier, à l'exploitation soudaine des minerais phosphoreux. Les mines de La Voulte ferment en 1892 et la concession est renoncée en 1904.

En conclusion, il faut retenir que le fer de La Voulte a joué un rôle important sur le plan national au cours de l'industrialisation du XIX<sup>ème</sup> siècle. La production totale de minerai de fer brut est estimée à 2,6 millions de tonnes.

Actuellement, il reste peu de vestiges du complexe minier. Dans le Ravin des Mines, seul subsiste le site de La Boissine et ses quelques bâtiments miniers qui servaient pour l'administration (Fig. 10a,b) et dont une partie était établie dans une ancienne chapelle (Fig. 10c). En contrebas, près des sites de fouilles paléontologiques des années 1980 (Fig. 10d), se dessine encore l'emplacement de la poudrière et de quelques maçonneries annexes (citernes, murs, escaliers, Fig. 10e). Au niveau de la poudrière, le lit du ruisseau de Gramade est stabilisé par un travail de maçonnerie qui se poursuit en aval du Ravin des Mines jusqu'à La Voulte. Les vestiges de l'extraction minière proprement dite sont signalés en amont du Ravin des Mines par d'énormes masses de remblais colonisées par une végétation herbacée. Il reste aussi une portion de galerie maçonnée ouverte près de la poudrière (Fig. 10f). Cette entrée de galerie en pente forte correspond à une descenderie permettant l'accès au réseau souterrain (Fig. 10g). Enfin, à La Voulte-sur-Rhône même, le site industriel des fonderies est toujours présent. Quelques hauts-fourneaux se dressent encore mais les autres bâtiments ne sont plus esquissés que par des murets. Ces hauts-fourneaux comptent parmi les plus anciens de France et constituent un patrimoine minier unique.

## 2.2. Historique scientifique et synthèse des travaux antérieurs

Si les premières mentions de l'existence du minerai de fer de La Voulte remontent au XVIII<sup>ème</sup> siècle, ce n'est qu'à partir du XIX<sup>ème</sup> siècle que des études géologiques importantes paraissent. Dès la fin de la première moitié du XIX<sup>ème</sup> siècle, les affleurements jurassiques qui s'étendent au pied du Massif Central font l'objet d'études poussées par de nombreux érudits. La région de La Voulte-sur-Rhône, par sa situation géographique, devient naturellement, au

même titre que la Montagne de Crussol, un des terrains de prédilection des géologues lyonnais. Le nombre de publications sur les terrains sédimentaires du secteur témoigne de l'intérêt précoce des géologues et de leurs efforts soutenus pour améliorer les connaissances géologiques.

J'ai subdivisé l'histoire des recherches géologiques sur le secteur de La Voulte-sur-Rhône en cinq grandes époques qui chacune ont vu des progrès scientifiques.

### 2.2.1. Les précurseurs ou l'histoire de la géologie lyonnaise (1843–1854)

Cette période recense les premiers écrits géologiques sur les terrains sédimentaires de La Voulte. Elle est marquée par des débats animés sur l'âge relatif du minerai de fer suite à la datation proposée par Joseph Fournet (Fig. 11a), fondateur de la géologie lyonnaise, et dont les travaux sur la métallurgie l'ont naturellement conduit aux mines de Privas et de La Voulte. Fournet (1843) synthétise les connaissances sur La Voulte dans ses « *Etudes sur le terrain jurassique et les minerais de fer de l'Ardèche* ». Il y donne une des premières descriptions de la formation métallifère du Ravin des Mines et distingue trois grandes couches de minerai. Le gisement est rapporté à « *l'étage intermédiaire ou Kelloway du système oxfordien* ». Fournet (1843) indique déjà qu'il ne faut pas confondre « *quant à la position géologique* » le minerai de La Voulte avec celui de Privas ou de La Verpillère. Pour faire cette distinction, il s'appuie sur des arguments biostratigraphiques : l'âge du gisement est attribué, sur critères paléontologiques, à ce qui deviendra plus tard le Callovien.

Par ailleurs, J. Fournet ne s'est pas limité, comme beaucoup de ses contemporains, à débattre de l'âge du minerai de fer. Ses notes manuscrites (Fig. 11b), mises à ma disposition par la Bibliothèque des Sciences de la Terre de l'Université Lyon 1, montrent des observations précises et répétées sur l'ensemble des dépôts sédimentaires de La Voulte. Fournet (1842–1865) est par exemple le premier scientifique à révéler l'existence des spongiaires siliceux du Ravin du Chénier (Fig. 11c). Les notes de Gruner (1845), Dumas (1846), de Malbos (1846) et Thiollière (1847) confirment que les dépôts de La Voulte doivent être classés dans la formation de l'Oxford-Clay et du Kelloway rock comme récemment démontré par Fournet (1843).

C'est pourtant durant cette première période que naît la controverse passionnée sur l'âge du minerai de La Voulte. Dans le deuxième tome de « *L'explication de la carte géologique de la France* », Dufrénoy et Elie de Beaumont (1848) consacrent de nombreuses pages au gisement. Ils proposent, par exemple, une coupe réalisée dans le Ravin des Mines qui est vraisemblablement l'un des plus anciens documents géologiques sur La Voulte (Fig. 12). Cette coupe, malgré les quelques imperfections que j'ai pu relever (ex : erreurs de notations dans la légende et par rapport au texte), n'en demeure pas moins importante car elle montre l'état des affleurements dans le Ravin des Mines au cours de l'exploitation minière. L'exposé de Dufrénoy et Elie de Beaumont (1848) s'inspire des travaux de Fournet (1843), Dumas (1846) et d'autres géologues qui sont abondamment cités et qui tous donnent un âge oxfordien (= Callovien actuel) au gisement. Paradoxalement, ils donnent tort à Fournet (1843) et, par toutes une série de démonstrations, le gisement est rangé dans le Lias car « *la position constante de la couche à Possidonies* » est considérée comme un argument dont la valeur stratigraphique est supérieure à celle des ammonites ! Ces deux auteurs sont donc à l'origine de la controverse qui ne s'éteindra qu'une dizaine d'années plus tard.



## 2.2.2. Les pionniers de la paléontologie et les premières corrélations (1854–1872)

La deuxième époque se focalise surtout sur les faunes fossiles du Ravin des Mines et du Ravin du Chénier. C'est l'époque des premières études paléontologiques.

C'est en 1854, lors d'une réunion extraordinaire de la Société Géologique de France à Valence, que prennent fin les débats animés sur l'âge relatif du minerai de La Voulte. Lory (1854) rédige un compte-rendu magistral des observations de la Société faites à La Voulte. Son exposé est un document fondamental qui s'appuie à la fois sur des observations de terrain et les travaux précédents. Lory (1854) indique que les déterminations d'ammonites d'Alcide d'Orbigny démontrent que « *tous ces fossiles appartiennent essentiellement à la base de l'étage oxfordien, à l'horizon géologique des minerais de fer sous-oxfordiens et du Kelloway's rock* ». Cette conclusion, comme le rappelle Elmi (1967), ne sera plus remise en cause.

La renommée du gisement finit par dépasser les frontières françaises avec la note de Heller (1858) décrivant les ophiures de La Voulte sous le nom de *Geocoma elegans* dans les Comptes Rendus de l'Académie Impériale des Sciences de Vienne. Les géologues français poursuivent leurs études. Dalmas (1859) fait paraître l'une des premières cartes géologiques de l'Ardèche à 1/160 000 où les terrains de La Voulte sont rangés dans le système oxfordien. Eudes-Deslongchamps (1859) rédige une note paléontologique sur les brachiopodes du Ravin des Mines : trois nouvelles espèces de térébratules et quatre de rhynchonelles sont décrites et figurées. Toujours très actif, Fournet (1861) élabore des théories sur l'origine des minerais de fer de La Voulte, cependant que Ebray (1864) apporte de solides arguments biostratigraphiques (échantillonnage sur place et auprès des mineurs) qui précisent l'âge callovien du gisement. Elmi (1967) reconnaît d'ailleurs que « *les travaux très précieux de Théophile Ebray offrent un modèle de ce que permettaient déjà les corrélations basées sur les ammonites étudiées de façon sérieuse* ».

Une contribution importante à la connaissance du gisement de La Voulte est apportée par Ledoux (1868a) avec « *L'étude sur les terrains triasique et jurassique et les gisements de minerai de fer de l'Ardèche* ». Ce travail comporte une description lithologique précise des terrains avec mention de leur géométrie (direction et pendage). Les niveaux exploités par les mineurs sont clairement décrits : il y a trois couches principales de minerai de nature différente. La couche la plus riche est formée de minerai rouge feuilleté, au mur se développe un minerai oolithique, au toit se développe un minerai lithoïde. Pour la première fois, l'étude ne se limite pas au minerai lui-même. Le champ d'investigation est élargi et des corrélations à plus grande échelle sont esquissées notamment avec le tout proche Ravin du Chénier. Sur le plan structural, la faille de La Voulte est bien caractérisée : c'est « *un grand accident Nord 54° Est* » qui redresse fortement les couches contre le socle. Les observations géométriques sont nombreuses et les principales failles affectant le gîte métallifère sont cartographiées précisément (direction de l'horizontale, pendage, sens du rejet). Toutes les observations sont synthétisées sur une carte du Ravin des Mines, accompagnée de cinq coupes qui donnent l'allure du gisement tel qu'on ne le voit plus de nos jours (Fig. 13a). Ces coupes illustrent les variations de puissance des couches et la géométrie des corps sédimentaires. Elles confirment combien le travail de Ledoux (1868a) est fondamental car il contient les rares informations connues sur les travaux souterrains. Ledoux (1868b) a aussi dressé une carte géologique du département de l'Ardèche qui présente les différents gisements de minerai de fer et l'étendue des concessions minières. La concession de La Voulte y est figurée accompagnée d'une coupe colorisée du gisement où se reconnaissent les dépôts calloviens du Ravin des Mines et les dépôts supérieurs oxfordiens (Fig. 13b).

En conclusion, malgré le siècle et demi écoulé, la précision et la qualité des travaux cartographiques de Ledoux (1868a,b) m'ont permis de les utiliser pour définir la géométrie du gisement et la position du Lagerstätte de La Voulte.

Plus tard, Dumortier (1871) livre une étude « *Sur quelques gisements de l'Oxfordien inférieur de l'Ardèche* » où trois gisements fossilifères sont décrits : le Ravin, La Pouza, La Clapouze. Le lieu simplement nommé « *le Ravin* » correspond à l'actuel Ravin du Chénier, gisement voisin du Lagerstätte de La Voulte. Ce ravin fait l'objet d'une description précise basée sur des observations de terrain qui se vérifient encore actuellement. Dumortier (1871) dresse une liste des fossiles trouvés dans le Ravin du Chénier où figurent de nombreux échantillons provenant des « *marnes à Spongiaires* » (Fig. 14a). Néanmoins Dumortier (1871) n'arrive pas à comprendre la présence d'éponges dans le Ravin du Chénier sous les « *marnes à petites ammonites* » (= Terres Noires). Il indique que « *les spongiaires sont certainement placés au-dessous des marnes à petites ammonites, dans les couches inférieures où ces corps ne sont jamais signalés.* ». Le problème est soulevé mais non résolu. L'hésitation de Dumortier (1871) à proposer un âge relatif pour les marnes à spongiaires vient du fait que ses observations ne correspondent pas à ce qui est connu sur les spongiaires du Jura, classiquement rangés dans l'Oxfordien. A l'époque, il ne parvient pas à envisager que des spongiaires puissent être aussi présents dans des dépôts calloviens.

La deuxième époque se termine par la note d'Oppel (1865, 1872) traduite en français après la guerre de 1870 sous le titre « *Etudes géognostiques sur le département de l'Ardèche* » (Oppel 1872). Dans cette note, le Callovien est étudié de façon détaillée et plusieurs biozones sont reconnues à partir des faunes d'ammonites du minerai de fer : la zone à *Macrocephalus*, la zone à *Anceps*, la zone à *Athleta*. Oppel (1865, 1872) propose même des corrélations entre le minerai de fer et les dépôts des affleurements voisins notamment ceux du Ravin du Chénier qu'il dénomme « *les argiles de Viaud* ». Il faut surtout retenir du travail d'Oppel (1865, 1872) que les données biostratigraphiques et leur interprétation sont d'une incroyable modernité. Le découpage en zones est remarquable. Le tableau biostratigraphique inséré à la fin de l'étude est une impressionnante synthèse dont la précision révèle le souci constant de dater relativement les dépôts par leur contenu paléontologique (Fig. 14b).

Durant la période 1872–1921, les publications scientifiques sur le Jurassique de La Voulte se font rares cependant que les mines ralentissent leur activité pour les interrompre définitivement en 1892. Toucas (1888) publie l'une des premières coupes du Ravin du Chénier (Fig. 14c). Comme nombre de ses prédécesseurs, il tend à mélanger dans la description des terrains, des éléments visibles à la fois dans le Ravin des Mines et dans le Ravin du Chénier. Le découpage biostratigraphique est toutefois relativement exact et de nombreuses espèces d'ammonites sont citées. Les autres travaux s'intéressent principalement à la tectonique et au cadre structural de La Voulte. Munier-Chalmas (1894) reconnaît que la faille de La Voulte est un accident subvertical ancien qui a joué tout au long du Jurassique et dont le rejet est assez important, « *oblitérant plusieurs termes (Trias, Lias) qui peuvent manquer* ». Haug (1906) précise les contacts entre le sédimentaire et le cristallin. La géométrie de la bordure du Massif Central est explicitée par des « *failles en escaliers fréquentes sur le bord des horsts* ». Plus tard, Thiéry (1919) formule une théorie curieuse sur La Voulte : pour lui, les terrains sédimentaires appartiennent à une nappe de Jurassique charriée sur le substratum. Mettant les couches à spongiaires du Ravin du Chénier dans l'Argovien (= Oxfordien), il en déduit que « *la nappe est reployée sur elle-même* » au niveau de La Voulte, si bien que les spongiaires classiques de l'Oxfordien se retrouvent sous le Callovien. La stratigraphie est alors faussée alors qu'il était établi depuis longtemps que les dépôts de La Voulte étaient autochtones et fortement redressés contre le socle. Peu après, Lissajous (1920) réfute fort justement cette opinion et rétablit rapidement l'ordre de succession normal des couches par des observations simples et l'utilisation des marqueurs biostratigraphiques classiques que sont les ammonites.

### 2.2.3. La période des grandes monographies (1921–1943)

Cette période, très riche en publications, voit la parution de grandes monographies stratigraphiques et paléontologiques qui font connaître la géologie de La Voulte aux scientifiques européens.

Dans sa monographie sur les minerais oolithiques de France, Cayeux (1922) étudie en détail les minerais de fer de La Voulte (pétrographie, micropaléontologie) et reconnaît leur complexité. Les échantillons étant insuffisants en nombre, les problèmes métallogéniques ne sont pas résolus. L'auteur constate qu'à peine 20 ans après la fermeture de la concession, les affleurements ne permettent plus d'envisager une étude sérieuse et complète de la genèse du minerai. La lame mince réalisée dans le minerai oolithique est la seule jamais publiée sur le minerai de La Voulte (Fig. 15a).

Van Straelen (1922) publie une note sur les crustacés décapodes du Callovien de La Voulte et met en évidence, pour la première fois, l'importance de la faune carcinologique. Cette note est complétée par un article sur les mysidacés (Van Straelen 1923a). Néanmoins, c'est en 1925 qu'il signe son œuvre majeure : « *Contribution à l'étude des crustacés décapodes de la période du Jurassique* ». Cette importante monographie sur les crustacés fossiles d'Europe propose une révision systématique des différentes espèces connues. L'accent est mis sur la connaissance de la biologie et de l'écologie des crustacés actuels pour comprendre les problèmes posés par les crustacés fossiles. Une place considérable est accordée aux crustacés de La Voulte dont les diagnoses sont accompagnées de planches photographiques et de reconstitutions (Fig. 15c). L'auteur se base essentiellement sur les crustacés de la collection Gevrey toujours conservée à l'Institut Dolomieu (Université de Grenoble). Au cours de mes recherches j'ai d'ailleurs pu accéder à plusieurs reprises à cette importante collection qui m'a permis d'effectuer de nouvelles observations suite à l'analyse des travaux anciens de Van Straelen.

Petitclerc (1926) publie la découverte, dans les marnes à crustacés de La Voulte, de *Proplanulites koenigi*, ammonite qui se révélera importante pour la datation du gisement. Ce fossile doit, toutefois, être considéré comme perdu (Fig. 15b).

C'est aussi durant la période 1921–1943 que la géologie lyonnaise en général et le gisement de La Voulte en particulier connaissent un nouveau souffle sous l'impulsion de Frédéric Roman (Fig. 16a) qui coordonne une importante « *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte* » (Sayn et Roman 1928, 1930). Cette monographie fait la synthèse des connaissances géologiques acquises sur La Voulte pour lequel F. Roman associé à G. Sayn (Fig. 16b) s'entourent de plusieurs spécialistes reconnus : Valette, Moret, Thiéry, Collignon et Lambert. Sayn (1928) commence par établir la stratigraphie des différents gisements de La Voulte (ex : Ravin des Mines, Ravin du Chénier, Ravin du Monteillet). Des coupes accompagnent la description des terrains et de leur contenu paléontologique (Fig. 16c). La détermination des ammonites est assurée par Roman (1930) qui propose des corrélations entre les dépôts ferrugineux du Ravin des Mines et les dépôts marneux du Ravin du Chénier. De nombreuses planches d'ammonites viennent étayer les démonstrations et confirmer les corrélations. L'étude des faunes d'ammonites conduit Sayn et Roman (1928, 1930) à proposer une succession zonale pour le Ravin des Mines et pour celui du Chénier. Pour la première fois, les niveaux à fossiles noirs du Ravin du Chénier sont clairement reconnus et datés (Fig. 16c, niv. 4c, d, e). Il en est de même pour le fameux niveau rognonneux qui semble avoir échappé à tous leurs prédécesseurs (Fig. 16c, niv. 4e). Le reste de la faune est étudié par leurs collaborateurs : les ophiures du Ravin des Mines sont traitées par Valette (1928), les faunes d'échinides par Thiéry *et al.* (1928), les spongiaires de la « *Lentille à Hexactinellides* » par Moret (1928). Roman (1928) rappelle aussi l'importance de la faune des horizons à nodules de crustacés et de poissons et associe les travaux de Van Straelen (1925) à la monographie. Dans

cette monographie, les travaux restent essentiellement descriptifs que ce soit au niveau stratigraphique ou paléontologique. Les aspects paléoenvironnementaux et paléoécologiques ne sont pas abordés directement. On relève toutefois quelques remarques intéressantes de Moret (1928) signalant que, dans le Ravin du Chénier, ce sont « *les Hexactinellides (donc les spongiaires les plus profonds) qui dominent* ». A la fin de la monographie, un essai de répartition des faciès du Lias et du Jurassique moyen sur la bordure du Massif Central est proposé. Il ressort que les conditions bathymétriques du Callovien de La Voulte sont celles d'un milieu profond. Les faciès marneux, la prédominance des *Phylloceras* et des Hexactinellides du Ravin du Chénier suggèrent une tranche d'eau importante. Le travail de Sayn et Roman (1928, 1930) conduit à l'organisation de plusieurs excursions géologiques dans le secteur de La Voulte avec par exemple celle de la Société Géologique de Bretagne (Roman 1929a,b), celle de la Geologist's Association (Roman 1935, 1936a,b) ou encore la rencontre interuniversitaire de 1937 (Roman *et al.* 1937).

Cette troisième époque, si faste pour la géologie de La Voulte s'interrompt avec le décès de F. Roman en 1943.

En 1950 paraît un ouvrage posthume de F. Roman : « *Le Bas-Vivarais* ». Il s'agit un travail de synthèse inachevé des connaissances acquises étape par étape sur l'Ardèche sédimentaire. Le secteur de La Voulte ne fait plus ensuite l'objet de publications géologiques pendant près de deux décennies excepté le mémoire non publié de Vialle (1948) sur les crustacés décapodes conservés à l'Université Lyon 1. Plus tard, quelques campagnes spéléologiques (ex : Balazuc *et al.* 1951, 1954, Balazuc 1956) confirment que les mines de La Voulte sont inaccessibles (galeries effondrées et inondées) et relativement dangereuses en raison d'émanations toxiques de gaz carbonique et de dioxyde de soufre.

#### 2.2.4. Les travaux de Serge Elmi (1960–1972)

Les années 1960 sont marquées par un regain d'intérêt pour les sites géologiques de La Voulte. Des chercheurs étrangers (suisse, allemand, autrichien) relancent les études paléontologiques à partir de matériel nouveau, récolté lors de prospections. Hess (1960) révisé les ophiures du Ravin des Mines dont l'anatomie est détaillée à l'aide de dessins à la chambre claire (Fig. 17a). Des remarques paléoécologiques et taphonomiques sont également proposées faisant de ce travail l'un des plus aboutis sur les ophiures de La Voulte. A partir du matériel récolté par H. Hess lors de ses prospections, Bachmayer (1960) et Kuhn-Schnyder (1960) publient respectivement l'un sur un crustacé cumacé (*Palaecuma hessi*) et l'autre sur quelques fragments de reptile marin attribués au genre *Metriorhynchus*. Plus tard, paraît la thèse de Vigot (1965) qui s'intéresse au socle (gneiss, micaschistes, granites) et à la couverture sédimentaire (Trias, Lias, Jurassique moyen). Le cadre structural est développé en détail et les relations tectoniques entre le cristallin et le sédimentaire sont bien mises en évidence. Les minerais de La Voulte font l'objet d'analyses pétrographiques, chimiques et paléontologiques (microfossiles notamment). L'origine sédimentaire du gisement est abordée mais le problème métallogénique n'est pas reconsidéré. Des coupes stratigraphiques synthétiques regroupant les faciès et les contenus paléontologiques sont proposées et accompagnées, pour la première fois d'interprétations paléogéographiques. En 1967, paraît la thèse de S. Elmi sur le « *Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche* » qui analyse l'ensemble de la couverture sédimentaire ardéchoise depuis le Lias supérieur jusqu'au Jurassique moyen. Loin des monographies des années 1920 dont l'objectif était l'inventaire des faunes, le travail de Elmi (1967) est plus qu'une synthèse, c'est une reconsidération de toutes les connaissances géologiques de l'Ardèche sédimentaire. Les gisements de La Voulte

sont bien évidemment intégrés. Les ravins des Mines et du Chénier sont largement décrits avec des schémas d'affleurements et des coupes où figurent les épaisseurs lithologiques, très rarement indiquées dans toutes les études précédentes (Fig. 17b). Le cadre biostratigraphique est enfin fixé de façon argumentée. Cet effort de datation est sans précédent et la biozonation établie alors est en grande partie toujours d'actualité. A l'amélioration de la résolution temporelle, s'ajoutent les corrélations des niveaux de La Voulte avec l'ensemble de l'Ardèche et du Gard. Pour la première fois, les Terres Noires sont cartographiées de façon explicite à La Voulte, alors qu'elles sont rarement observées dans le reste de l'Ardèche. L'interprétation des variations de faciès et de la distribution des sédiments conduit à une explication de l'évolution géographique et chronologique de la sédimentation le long de la bordure vivaro-cévenole. Le résultat final est la réalisation de cartes paléogéographiques où l'intégration de la tectonique synsédimentaire aboutit à la mise en évidence de paléostructures telles que « les seuils » et « les bassins » jalonnant la bordure du Massif Central (Fig. 17c). Le secteur de La Voulte est alors considéré comme un ancien seuil immergé dont l'axe passerait par le Ravin des Mines. Les apports fondamentaux de Elmi (1967) font de son travail la référence pour le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche.

Cette quatrième époque s'achève avec l'étude de Dietl et Mundlos (1972) sur l'écologie et la taphonomie des ophiures de La Voulte dans laquelle *Ophiopinna elegans* est interprétée comme une forme nageuse.

### 2.2.5. La redécouverte du Lagerstätte (1980–2007)

Au début des années 1980, suite à de nombreuses prospections, sont mis à jour des niveaux particulièrement riches en fossiles dont la qualité de préservation se révèle rapidement exceptionnelle. Les fossiles découverts sont pour la plupart uniques ou rarissimes et le Ravin des Mines de La Voulte-sur Rhône apparaît alors comme un *Konservat-Lagerstätte* majeur pour le Jurassique. Des organismes jamais ou très rarement fossilisés sont retrouvés en quantité, notamment les célèbres céphalopodes aux parties molles pyritisées. Ces découvertes inaugurent toute une série de publications et l'organisation, sous l'égide du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris et du CNRS, de quatre campagnes de fouilles de 1983 à 1986 sous la direction de J.-C. Fischer (Fig. 18a). Fischer et Riou (1982a) commencent par publier une note sur ce qui va devenir la référence du Lagerstätte, *Protoctopus ribeti*, le plus ancien octopode connu (Fig. 18b). La même année, Fischer et Riou (1982b) publient leurs observations sur les teuthoïdes (céphalopodes coléoïdes) de La Voulte en s'appuyant sur une quarantaine de spécimens. La préservation exceptionnelle de ces fossiles apporte des précisions inhabituelles sur leur anatomie (cartilage, bras, ventouses, nageoires). Les fouilles paléontologiques fournissent d'abondants fossiles qui font l'objet de plusieurs publications notamment sur les énigmatiques thylacocéphales (Secrétan 1983, 1985 ; Secrétan et Riou 1983) et sur les mysidacés (Secrétan et Riou 1986). La richesse de la faune carcinologique de La Voulte est redécouverte, 60 ans après les travaux précurseurs de Van Straelen. Manni *et al.* (1985) décrivent également les crinoïdes de La Voulte et révèlent la présence de comatules finement conservées.

Tous ces articles restent essentiellement systématiques et descriptifs et n'abordent pas directement les questions d'ordre paléoécologique, paléoenvironnemental ou taphonomique. Malgré les campagnes de fouilles, aucun relevé stratigraphique n'est publié si bien que la position de nombreux fossiles prélevés reste imprécise voire inconnue. Cette absence de données de terrain empêche l'intégration du Lagerstätte dans un contexte plus large, d'ordre paléogéographique notamment. Pourtant à la même époque, apparaissent de nouvelles données sur le cadre stratigraphique et paléogéographique de la bordure du Massif Central et

donc de la région de La Voulte. La mise en place du Programme de Géologie Profonde de la France commence à révéler l'évolution de la bordure ardéchoise au cours du Jurassique notamment en ce qui concerne la subsidence et la tectonique synsédimentaire (Brunet 1984, 1985). L'étude des peuplements d'ammonites et de brachiopodes associée à une analyse du cadre tectono-sédimentaire conduit Alméras et Elmi (1982) à mettre en relief l'importance des variations bathymétriques en relation avec la tectonique en blocs basculés le long de la bordure ardéchoise. Les faunes de La Voulte participent largement à ces analyses. Toujours à partir des brachiopodes, Alméras et Elmi (1983, 1985) réalisent aussi des comparaisons entre le Jurassique et l'Actuel qui remettent dans leur contexte paléogéographique et paléoenvironnemental les gisements de La Voulte. L'analyse des faciès, des faunes et de la situation paléotectonique leur permet d'envisager que le secteur de La Voulte correspondait au Callovien à la bordure d'un seuil (haut-fond de St-Cierge-la-Serre). Selon ces auteurs, les dépôts ferrugineux et marneux se sont mis en place sur les pentes plus ou moins raides de ce paléorelief sous-marin (Fig. 18c). La « *Synthèse géologique du Sud-Est de la France* » (Debrand-Passard *et al.*, coordonnateurs 1984) récapitule l'ensemble des connaissances géologiques acquises sur cette région à travers les articles de plus de 200 auteurs. Le Jurassique de l'Ardèche est largement abordé du point de vue stratigraphique, biostratigraphique, faciologique, tectonique, paléoécologique et paléogéographique. La contribution de S. Elmi est importante notamment en ce qui concerne la partie consacrée à l'Ardèche. Les cartes paléogéographiques de l'atlas (Debrand-Passard et Courbouleix, coordonnateurs 1984) placent La Voulte dans la zone du talus, à la limite entre la plate-forme externe et le bassin. Les schémas synthétiques font ressortir la tectonique en blocs basculés et le morcellement de la bordure vivaro-cévenole au Jurassique inférieur et moyen.

En 1989, B. Riou prend l'initiative d'ouvrir un musée de paléontologie à La Voulte-sur-Rhône. Ce musée local présente alors au public les plus beaux fossiles découverts dans le Ravin des Mines, au gré des prospections et des campagnes de fouilles.

Durant les années 1990, de nouvelles études sur le Lagerstätte paraissent : Carriol et Riou (1991) sur les crevettes, Polz (1992) sur les arthropodes thylacocéphales. Parallèlement, les premières études taphonomiques sont menées sur les processus de fossilisation (Fröhlich *et al.* 1992) et sur la minéralisation des tissus mous de certains organismes (Wilby *et al.* 1996, Wilby et Briggs 1997). Dix ans après la fin des campagnes de fouilles, l'excellente préservation des fossiles est enfin analysée, notamment à travers les processus de phosphatisation et de pyritisation. Les publications se poursuivent notamment sur les exceptionnels vampyromorphes (Fischer et Riou 2002) et sur les céphalopodes pyritisés et le Lagerstätte en général (Etter 2002). Fischer (2003) dresse le bilan des quatre années de fouilles paléontologiques dans un travail qui apporte peu de nouvelles données. Plus récemment, paraissent les notes essentiellement descriptives et systématiques d'Alessandrello *et al.* (2004) sur les annélides et de Schweigert *et al.* (2006) sur une nouvelle espèce de crustacé.

Suite au Programme de Géologie Profonde de la France, Bonijoly *et al.* (1996) et Razin *et al.* (1996) publient leurs résultats sur l'évolution de la paléomarge ardéchoise du bassin du Sud-Est au cours du Mésozoïque (enregistrement stratigraphique, évolution structurale de la marge). Le secteur de La Voulte est intégré à la paléomarge occidentale de la Téthys dans le cadre de la géodynamique globale et de la stratigraphie séquentielle. D'autres travaux se focalisent plus sur des analyses de détail comme celle, très complète, de Elmi (1990a) ou celle d'Alméras et Elmi (1996) qui abordent le cadre stratigraphique et paléogéographique de la bordure vivaro-cévenole. Le secteur de La Voulte est disséqué et intégré à l'évolution globale des plates-formes carbonatées du Jurassique ardéchois (Fig. 18d). Le caractère particulièrement intéressant de ce secteur-clé de La Voulte a été également reconnu par le Groupe Français d'Etude du Jurassique dans le cadre de son programme « Environnements jurassiques » centré sur l'Oxfordien moyen (Gaillard *et al.* 1996, 2004).

### 2.3. Conclusion

**La synthèse que j'ai effectuée met en évidence les étapes marquantes de l'histoire du Lagerstätte de La Voulte et fait le point sur les travaux antérieurs qui ont été nombreux au cours des 150 dernières années (Fig. 19). En dépit de leur dispersion dans une littérature parfois difficilement accessible, ils constituent les bases scientifiques de la connaissance du Lagerstätte de La Voulte. Néanmoins, force est de constater que malgré le passage de générations de géologues, ce gisement exceptionnel reste relativement méconnu de la communauté scientifique. Le présent travail est donc amplement justifié. Si de nombreux nouveaux taxons ont été décrits, si les paléoenvironnements commencent à être cernés, il n'y a pas encore d'étude synthétique globale pour harmoniser toutes les données et proposer une image plus complète du Lagerstätte de La Voulte comme il en existe pour d'autres gisements jurassiques célèbres : Holzmaden, Solnhofen, Cerin.**

**Cette étude à la fois historique et scientifique m'a donc conduit à définir une nouvelle stratégie de recherche et à me concentrer sur le contexte structural, l'analyse de la biodiversité globale et l'élaboration d'une synthèse paléoenvironnementale.**





# Matériel et méthodes

---

Pour répondre à la problématique, j'ai adopté une démarche se basant sur (1) l'acquisition de données de terrain, (2) l'étude d'un abondant matériel paléontologique issu de récoltes personnelles et de collections et, (3) la prise en compte de données comparatives issues des milieux marins actuels.

## 1. Localités et coupes étudiées

### 1.1. Cadre géographique

Les gisements considérés sont tous situés au sud de la région Rhône-Alpes, dans le département de l'Ardèche, entre les reliefs cristallins du Massif Central et la vallée du Rhône.

Ils appartiennent à la série sédimentaire de la bordure orientale du Massif Central dont les terrains hercyniens constituent, du SW (région d'Alès) au NE (région de La Voulte), le sous-bassement des Cévennes, du Tanargue et du Haut-Vivarais (Fig. 20).

A l'est, cette bordure, encore appelée bordure vivaro-cévenole, est limitée par la vallée du Rhône à laquelle elle se raccorde par des contreforts escarpés formant une vaste bande de terrains secondaires : le Bas-Vivarais. Au sud de La Voulte, ces terrains secondaires affleurent de façon continue et s'inscrivent dans le domaine paléostrucural de la bordure occidentale du bassin du Sud-Est. Au nord de La Voulte, à l'exception des principaux lambeaux de Crussol et Châteaubourg, les terrains secondaires n'affleurent plus sur 100 km. Ils réapparaissent au niveau du Mont d'Or lyonnais appartenant à un autre domaine, celui de la plate-forme septentrionale (qui s'étend sur la Bourgogne et le Jura).

L'alignement SW-NE de la bordure vivaro-cévenole est interrompu par deux promontoires cristallins :

- au nord, le horst de St-Cierge-la-Serre, bordé par la faille hercynienne de La Voulte (N54°) ;
- au sud, le massif de la Cézarenque de direction vellave (NW-SE), limité par les failles d'Orcières et de Bordezac.

Entre ces deux promontoires s'étend l'Ardèche sédimentaire qui s'organise en trois bandes longitudinales orientées NE-SW appelées par Roman (1950) puis Elmi (1967) :

- la bande triasique et liasique ;
- la bande callovo-oxfordienne ou « dépression marneuse » du Jurassique moyen ;
- la bande du Jurassique supérieur.

L'orientation générale de ces trois bandes parallèles se modifie à hauteur du vaste entablement basaltique mio-pliocène du Coiron qui s'allonge du NW au SE depuis le col de l'Escrinet jusqu'à la vallée du Rhône. Ce plateau basaltique scinde le Bas-Vivarais en deux bassins hydrographiques :

- au nord, le bassin de l'Ouvèze où se trouve la ville de Privas ;
- au sud, le bassin de l'Ardèche et de ses affluents où se situe la ville d'Aubenas.

Les gisements choisis pour l'étude appartiennent tous à la « dépression marneuse » du Jurassique moyen et supérieur dont l'orientation WSW-ENE entre le col de l'Escrinet et La Voulte devient SSW-NNE au sud de ce col. La dépression marneuse est bordée à l'ouest par

les collines boisées du socle hercynien, du Trias et du Lias et dominée à l'est par les plateaux calcaires dénudés du Jurassique supérieur. L'allure topographique générale est celle d'un relief de cuestas.

Le principal secteur étudié, celui de La Voulte-sur-Rhône, appartient à l'extrémité septentrionale de la bordure vivaro-cévenole. La zone d'affleurement choisie est située au pied du horst de St-Cierge-la-Serre et correspond au Ravin des Mines (commune de La Voulte-sur-Rhône) qui comprend les niveaux à conservation exceptionnelle du Lagerstätte de La Voulte. Les affleurements calloviens de ce gisement se révélant très limités et discontinus suite aux anciennes exploitations minières, le champ d'étude s'est orienté sur le gisement voisin du Ravin du Chénier (commune de Rompon) connu pour ses dépôts très développés et contemporains.

Le secteur de La Voulte (Ravins des Mines et du Chénier) étant relativement restreint, deux gisements complémentaires datés du Bathonien ont été sélectionnés pour élargir l'étude : le Ravin de La Clapouze (commune de St-Etienne-de-Boulogne) situé sur le versant SW du col de l'Escrinet et, plus au sud, l'affleurement du lieu-dit Les Tardieux sur la commune de Lachapelle-sous-Aubenas. Bien que plus anciens, ces deux gisements ont été choisis pour affiner la compréhension du cadre physiographique global (tectonique, paléotopographie sous-marine) de la paléomarge ardéchoise dans lequel s'inscrit le Lagerstätte de La Voulte.

## 1.2. Cadre temporel

La biostratigraphie détaillée n'est pas l'objet principal du présent travail. Néanmoins, elle constitue un outil fondamental pour définir la position temporelle la plus précise possible des gisements et des faunes étudiés. Depuis les travaux synthétiques de Elmi (1967) le cadre stratigraphique général de l'Ardèche sédimentaire est bien défini. Il lui sera fait référence par l'utilisation de la numérotation biostratigraphique qu'il y a établie à partir des faunes d'ammonites (Fig. 21a). Cette numérotation renvoie à des biozones qui ne correspondent plus toujours exactement à celles des échelles stratigraphiques récentes (Thierry *et al.* 1997) dont la résolution n'a cessé de croître et d'évoluer. Néanmoins, pour le découpage du Callovien qui concerne plus spécialement cette étude, il n'existe pas d'écart significatif entre les travaux récents et ceux de Elmi (1967). Cette numérotation apparaît dans le texte et les figures sous la forme d'un numéro, généralement compris entre 20 (Toarcien) et 50 (Oxfordien inférieur), précédé de l'abréviation « *niv.* » (ex : *niv.* 45).

L'époque considérée dans cette thèse est le Jurassique moyen avec une focalisation sur les dépôts calloviens de La Voulte-sur-Rhône (Ravin du Chénier, Lagerstätte) et sur les dépôts bathoniens des deux affleurements de comparaison (La Clapouze, Les Tardieux).

En raison des difficultés d'accès aux couches du Lagerstätte, l'élargissement de la zone d'étude au Ravin du Chénier a nécessité une analyse biostratigraphique pour retrouver et préciser le cadre chronologique établi par Elmi (1967). J'ai confié les anciennes séries d'ammonites conservées dans les collections de l'Université Lyon 1 et les nouveaux spécimens récoltés lors du travail de terrain à C. Mangold et S. Elmi (Université Lyon 1) qui ont bien voulu les réexaminer. Environ 150 échantillons du Ravin du Chénier (ammonites des niveaux à fossiles noirs) et du Ravin des Mines (ammonites du Lagerstätte *stricto sensu* et du minerai de fer) ont ainsi été redéterminés et replacés dans le cadre biostratigraphique global.

Ainsi, les niveaux du Lagerstätte et ceux étudiés dans le Ravin du Chénier sont contemporains. Ils appartiennent à la zone à *Gracilis* (Callovien inférieur).

Les gisements de La Clapouze et des Tardieux sont, quant à eux datés, du Bathonien inférieur-moyen (Elmi 1967 et comm. pers. 2006).

### 1.3. Méthode d'étude des affleurements

Le travail de terrain s'est déroulé en trois étapes : (1) recherches bibliographiques et cartographiques, (2) lever de coupes lithologiques et repérage des niveaux de références et, (3) récolte de matériel paléontologique (prélèvement *in situ* et ramassage de surface).

Les données sédimentologiques issues du travail de terrain sont basées sur l'analyse de séries de coupes lithologiques levées banc par banc dans les deux principaux gisements considérés : le Ravin des Mines et le Ravin du Chénier. Les gisements complémentaires (La Clapouze, Les Tardieux) ont été étudiés plus globalement pour leur cadre paléostructural et leur contenu paléontologique particulier.

La géométrie des dépôts a été analysée sur le terrain puis redessinée à partir de photographies panoramiques. Le contenu paléontologique de certains niveaux a ensuite été évalué grâce à la récolte de fossiles soit par ramassage de surface soit par prélèvement. Dans ce dernier cas, chaque échantillon a été précisément localisé au sein des coupes. En association avec les données structurales, la méthode utilisée permet de visualiser les variations d'épaisseur, de reconstituer la géométrie des dépôts et de cerner le cadre paléoenvironnemental et paléoécologique (zones d'apports, polarité plate-forme–bassin, pente sédimentaire, extension verticale et répartition horizontale de certains groupes fossiles). Cette démarche s'appuie sur des analyses sédimentologiques de base (ex : lames minces, calcimétries, déterminations de phases minéralogiques, lavages de sédiments) ou plus poussées (ex : diffraction aux rayons X).

#### 1.3.1. Le secteur de La Voulte

##### 1.3.1.1. Ravin des Mines

A l'origine, le présent travail s'appuie sur un projet de fouilles paléontologiques organisées par l'Université Lyon 1. Pour des raisons administratives, ce projet a pris un retard considérable et je n'ai pas pu bénéficier des données qu'aurait nécessairement fournies un tel chantier.

Par conséquent, le travail de terrain dans cette zone n'a pu s'effectuer dans les meilleures conditions. Il a été limité par plusieurs obstacles :

- des problèmes de propriété liés à la vente du site et à son rachat par le Conseil Général de l'Ardèche ;
- la rareté des affleurements et leur mauvaise qualité liées au développement excessif d'une végétation buissonnante suite à l'abandon du site agricole installé auparavant dans cette zone ;
- le fort pendage des couches pratiquement redressées à la verticale contre le miroir de la faille de La Voulte.

Pour pallier ces problèmes, la méthode utilisée a consisté à repérer et prospector les petits affleurements encore existants et à les comparer aux travaux de terrain très complets de Elmi (1967, et comm. pers. 2005). J'ai analysé les éléments structuraux principaux sur le terrain et à partir de l'interprétation de photographies aériennes. J'ai reconstitué la géométrie des dépôts en analysant les anciens documents miniers. Trois coupes de faible extension verticale (maximum 2 m) ont pu être levées et des prospections de surface ont permis de récolter des fossiles.

Par la suite, un sondage d'environ 3 m<sup>2</sup> a été implanté sur le versant nord du Ravin des Mines (zone des fouilles paléontologiques des années 1980) pour réaliser un relevé banc à banc précis des couches du Lagerstätte ainsi que des prélèvements d'organismes *in situ*.

Ces données de terrain étant relativement réduites, les études se sont essentiellement focalisées sur l'abondant matériel paléontologique déjà disponible.

#### 1.3.1.2. Ravin du Chénier

L'essentiel du travail de terrain s'est effectué dans cette zone profondément entaillée par de nombreuses ravines et mettant à l'affleurement de vastes surfaces dénudées. Quatorze coupes lithologiques d'une quinzaine de mètres chacune ont été levées et associées à des photographies panoramiques pour reconstituer la géométrie des dépôts. Le matériel paléontologique a été récolté pendant et après le relevé des coupes lithologiques. Il s'agit d'échantillons soit prélevés en place et bien repérés dans les bancs soit récoltés lors de ramassage de surface.

#### 1.3.2. Affleurements complémentaires

Il s'agit d'affleurements plus anciens (Ravin de la Clapouze, Les Tardieux) qui ont été intégrés en raison de leur contexte paléostructural relativement semblable à celui du secteur de La Voulte et de leur contenu paléontologique très proche de celui du Ravin du Chénier. Dans ces affleurements, les relations géométriques ont été analysées à l'aide de dessins panoramiques et replacées dans un cadre structural plus général grâce aux données déjà publiées.

## 2. Matériel fossile récolté et en collections

L'abondant matériel paléontologique constituant la base des études fauniques et paléo-écologiques provient principalement : (1) de collections personnelles constituées lors du travail de terrain et (2) de collections anciennes conservées dans des institutions publiques et privées.

### 2.1. Récoltes personnelles *in situ*

Le matériel paléontologique issu de mes récoltes est déposé dans les Collections de l'Université Lyon 1 (n° FSL 710 001 à FSL 710 400).

Pour le Ravin des Mines, les fossiles sont essentiellement des crustacés (nodules et empreintes), des ophiures et quelques ammonites. Pour le Ravin du Chénier, il s'agit majoritairement de spongiaires siliceux (Hexactinellides et Lithistides) et de crinoïdes pédonculés (Cyrtocrinidés et Isocrinidés) accompagnés de quelques ammonites, échinides réguliers, astérides, brachiopodes et bivalves. Pour les gisements de La Clapouze et des Tardieux, les fossiles sont principalement des spongiaires siliceux et des échinodermes (crinoïdes pédonculés, astérides, échinides réguliers).

## 2.2. Principales collections consultées

D'importantes collections sur les gisements du secteur de La Voulte ont été constituées au fil du temps. Elles sont déposées dans différentes structures publiques et privées dont j'ai dressé l'inventaire avant d'entreprendre les analyses paléontologiques :

- **Lyon**  
 Université Claude Bernard Lyon 1 (n° FSL) :  
 Collections CAILLET, ELMI, GEANDET, GENNEVAUX, HUGUENIN, LIOURE-FAUCHER, LISSAJOUS, DE MALBOS, MARIN, DE RIAZ, ROMAN, ROUQUET, THIOLLIERE et Collections de STRATIGRAPHIE.  
 Collections de l'Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris déposées à l'Université Lyon 1 (Collections DESHAYES, DOLFUSS, FONTANNES, PUZOS, SCHLUMBERGER).  
  
 Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon :  
 Collections DUMORTIER et THIOLLIERE.
- **Grenoble**  
 Université Joseph Fourier Grenoble 1 (Institut Dolomieu, n° UJF-ID) :  
 Collections GEVREY, MORET et MUNIER-CHALMAS.  
  
 Muséum d'Histoire Naturelle de Grenoble (n° MHNGr.PA) :  
 Collections DE COCK, GEVREY, GRAS, JOURDAN.
- **Paris**  
 Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (n° R) :  
 Collection RIOU (Typosphère et Salle Péron).
- **La Voulte-sur-Rhône**  
 Musée de Paléontologie de La Voulte (musée privé, fermé depuis octobre 2006) :  
 Collection privée RIOU, Collection RIOU du MNHN de Paris en dépôt pour exposition permanente et Collection RIOU du Conseil général de l'Ardèche (n° LAGER.).

Ces collections renferment un matériel fossile qui, malgré l'ancienneté des récoltes, est relativement aisé à replacer dans les coupes puisque provenant de niveaux bien repérables sur les affleurements (ex : couches à nodules, matériel issu des fouilles du MNHN, Paris).

Par ordre d'importance, mes études sur le matériel de collections se sont focalisées :

- à Lyon sur les crustacés de la collection Marin et les spongiaires et crinoïdes des Collections de Stratigraphie ;
- à Grenoble sur les crustacés de la collection Gevrey et les spongiaires de la collection Moret ;
- à Paris sur les fossiles-types issus des fouilles paléontologiques des années 1980 ;
- au musée privé de La Voulte sur l'ensemble des fossiles exposés.

La collection Dumortier du Muséum de Lyon, composée essentiellement d'ammonites issues du minerai de fer de La Voulte, n'a pas été revue. Les collections anciennes de l'Ecole des Mines de Paris n'ont pas été examinées en détail en raison du très faible nombre d'échantillons et de l'absence de localisation précise.

Hormis le matériel déposé à l'Université Lyon 1, la plupart des échantillons des autres collections n'ont pas pu être empruntés et les spécimens les plus intéressants ont été étudiés et photographiés sur place afin de constituer une base iconographique de référence. Une partie du matériel paléontologique (ex : les arthropodes thylacocéphales du Muséum de Paris) a pu toutefois être empruntée pour étude. Certains échantillons de l'Institut Dolomieu (holotypes) ont fait aussi l'objet d'un prêt exceptionnel afin d'être analysés par la microtomographie aux rayons X (CT-Scan). Enfin plusieurs fossiles encore non décrits (ex : pycnogonides, astérides) ont été généreusement mis à disposition par le Musée de La Voulte et intégreront prochainement les Collections du Conseil général de l'Ardèche à Privas.

## 2.3. Méthodes d'étude des fossiles

Le secteur de La Voulte a fait l'objet de très nombreuses études (plus de 200 références recensées) disséminées dans une abondante littérature. Une étape primordiale a été de regrouper le maximum d'informations afin de cerner l'ensemble des problèmes traités, de mettre en évidence ce qui n'avait pas encore été étudié en détail et, d'autre part de circonscrire les études paléontologiques aux groupes fossiles les plus significatifs.

Les données paléontologiques que j'ai réunies proviennent essentiellement du Ravin du Chénier et du Ravin des Mines. La connaissance du cadre biostratigraphique a constitué l'étape préalable indispensable à toute étude. Pour les différents groupes fauniques des gisements considérés, le travail paléontologique s'est principalement déroulé suivant quatre étapes : (1) extraction et dégagement des fossiles, (2) analyses qualitatives pour évaluer la richesse taxinomique (identification des spécimens à partir d'ouvrages de références et grâce à l'aide de spécialistes paléontologues et biologistes), (3) analyses quantitatives lorsqu'elles se sont révélées possibles (comptages, statistiques, mesures) et (4) analyses comparatives avec des faunes fossiles et actuelles.

### 2.3.1. Faunes du Ravin du Chénier

Le choix d'étude s'est porté sur les fossiles les plus fréquents : les spongiaires siliceux et les crinoïdes pédonculés. Ces organismes n'avaient pas été étudiés en détail dans le secteur de La Voulte depuis les travaux descriptifs de Moret (1926, 1928) pour les éponges, et ceux de Dumortier (1871) et de P. de Loriol (1882–1884) pour les crinoïdes. Les spongiaires ont été déterminés avec C. Gaillard (Université Lyon 1) et les crinoïdes avec J.-P. Bourseau (Université Lyon 1) et M. Roux (Université de Reims).

### 2.3.2. Faunes du Ravin des Mines

L'étude d'un gisement à conservation exceptionnelle tel que le Lagerstätte de La Voulte constitue en soit une gageure. L'ampleur du travail paléontologique a nécessité des choix afin de cibler les faunes susceptibles d'apporter les résultats les plus novateurs. Ces choix se sont naturellement orientés vers les composantes les plus caractéristiques de la faune (abondance numérique, diversité). Ils ont également nécessité la recherche de collaborations scientifiques.

Du point de vue systématique, les groupes encore non décrits (ex : astérides, pycnogonides,) ou énigmatiques (ex : thylacocéphales) ont été étudiés en priorité. Pour cela des collaborations ont été établies avec L. Villier (Université de Provence) pour la description de nouvelles espèces d'étoiles de mer, et avec F. Arnaud (Station Marine d'Endoume) pour la description de

trois nouvelles espèces de pycnogonides. L'étude des arthropodes thylacocéphales, toujours en cours, est basée sur une collaboration avec J. Vannier (Université Lyon 1).

Devant la diversité élevée des organismes préservés à La Voulte, le choix d'étude s'est porté sur le groupe le plus abondant du gisement : les crustacés. Étudiés pour la première fois par Van Straelen (1922, 1923, 1925), les crustacés de La Voulte ont fait l'objet de nombreux travaux qui sont restés essentiellement descriptifs jusqu'à ce jour. Une étude globale (analyses qualitative, quantitative et comparative) de la faune carcinologique a donc été envisagée sous un nouvel éclairage paléoécologique et paléoenvironnemental en s'appuyant sur des données d'écosystèmes actuels.

Les autres groupes présents (ex : ophiures, sélaciens, poissons, céphalopodes, annélides) ont fait l'objet d'un inventaire préliminaire annonçant d'autres travaux plus spécifiques sur chacun d'entre eux. Certains groupes (ex : ophiures, céphalopodes) sont toutefois partiellement intégrés aux analyses paléoécologiques et paléoenvironnementales.

### 2.3.3. Techniques d'études paléontologiques

Selon la nature des fossiles, j'ai utilisé différentes approches pour l'acquisition des données.

#### 2.3.3.1. Extraction des fossiles

En fonction de leur mode de préservation (ex : nodules sidéritiques, empreintes tridimensionnelles dans les marnes), certains fossiles ont demandé des moyens de dégagement particuliers.

En règle générale, les fossiles contenus dans des concrétions sidéritiques ont été extraits par des moyens de dégagements classiques (marteau, burin, enclume) consistant à fendre longitudinalement le nodule en deux parties. Dans ce cas, le choc mécanique a pour effet d'accentuer la zone de discontinuité qui existe toujours potentiellement entre le fossile et sa gangue sédimentaire et, en général, le nodule se scinde en deux parties plus ou moins égales selon sa forme initiale (ex : oblongue, allongée, aplatie, sphérique).

Des tentatives d'ouverture des nodules par la méthode dite des « chocs thermiques » ont été mises en œuvre. Cette méthode consiste à faire subir aux concrétions des refroidissements brutaux (trempe dans l'eau froide) après les avoir chauffés lentement et de façon homogène. Ce mode opératoire a été notamment développé, avec succès, par Bourseau (1977) sur les nodules du gisement de Beauvoisin. Cette technique ne s'est pas révélée efficace sur les nodules de La Voulte, peut-être en raison de la trop forte teneur fer et soufre (sidérite, pyrite) et de l'existence d'auréoles de pyrite empâtant certains fossiles et masquant ainsi la zone de discontinuité fossile-gangue.

Certains fossiles (ex : astérides, pycnogonides) préservés dans un sédiment marneux tendre ont fait l'objet d'un dégagement préliminaire au moyen d'un micro-percuteur à air comprimé suivi d'un dégagement de précision avec une micro-sableuse.

#### 2.3.3.2. Observations en laboratoire

La méthode utilisée consiste à caractériser les fossiles et leur sédiment encaissant à l'échelle macroscopique et à l'échelle microscopique.

A l'échelle macroscopique, le travail a commencé par l'identification des spécimens, éventuellement leur description puis, leur comptage pour réaliser des analyses statistiques.

A l'échelle microscopique, des observations de lames minces ont été réalisées (ex : sédiments encaissant les spongiaires et les crinoïdes du Ravin du Chénier, minerai de fer du Lagerstätte, lames sériées dans des crustacés des nodules, ossicules de crinoïdes).

Les fossiles les plus petits (ex : ossicules, fragments d'arthropodes) ont été observés au microscope électronique à balayage (MEB Hitachi S-570, UMR 5125 PEPS, CNRS, Université Lyon 1 et MEB Hitachi S-800, Centre Technologique des Microstructures - CTμ, Université Lyon 1).

Certains échantillons du Lagerstätte de La Voulte, en raison de la nature de leur préservation (ex : plaque de grande surface) ont été explorés par des techniques de radiographies et de scanner (Centre hospitalier du Pays de Gier, Imagerie médicale, Hôpital de St-Chamond). D'autres, en raison d'une préservation tridimensionnelle, ont pu être analysés par microtomographie aux rayons X (CT-Scan, Université de Poitiers).

### 3. Données comparatives dans les milieux actuels

La qualité de préservation et la diversité des fossiles étudiés permettent des comparaisons directes avec les organismes actuels. Pour les interprétations paléoécologiques et paléoenvironnementales, j'ai recherché des références dans la nature actuelle en faisant appel à des biologistes français et étrangers. Ces biologistes m'ont fourni des références bibliographiques et des publications. Ils m'ont surtout permis d'engager des discussions scientifiques pour éclairer les problèmes soulevés à La Voulte sous le jour de la biologie des organismes actuels. Les principaux biologistes contactés sont :

- M. Segonzac (IFREMER, Centre de Brest) pour les écosystèmes marins profonds ;
- A. Crosnier (MNHN, Paris) pour les crevettes de milieux profonds ;
- N. Amézière-Cominardi (MNHN, Paris) pour les comatules et les crinoïdes pédonculés ;
- F. Arnaud (Station Marine d'Endoume, Marseille) et R. Cléva (MNHN, Paris) pour les pycnogonides ;
- S. Stöhr (Swedish Museum of Natural History, Stockholm) pour les ophiures de milieux profonds ;
- R. Villanueva (Institut de Ciències del Mar, Barcelone) pour les octopodes cirratus ;
- B. Galil (National Institute of Oceanography, Israël) pour les crustacés Polychelidae.

Par ailleurs, des données comparatives ont été obtenues grâce à l'exploitation des résultats issus des campagnes océanographiques françaises en Nouvelle-Calédonie. Des documents et du matériel biologique issus des missions CALSUB et MUSORTOM ont été généreusement mis à disposition par M. Roux (Université de Reims) et Jean-Paul Bourseau (Université Lyon 1). J'ai pu ainsi consulter les vidéos sous-marines acquises lors des plongées en submersible dans la zone bathyale de la Nouvelle-Calédonie. Ces documents m'ont permis d'effectuer des comparaisons entre les faunes actuelles et les faunes fossiles du secteur de La Voulte. Ils m'ont aussi été utiles pour l'élaboration de la synthèse paléoenvironnementale.



**En résumé, la démarche suivie se base principalement sur :**

- **des données issues de la littérature,**
  - *mes recherches documentaires et bibliographiques m'ont permis de cerner le sujet dans sa globalité ;*
  
- **des données issues de l'analyse de documents originaux (coupes, cartes, dessins),**
  - *mes observations de terrain associées à l'interprétation de photographies aériennes m'ont permis de cerner le cadre structural du secteur de La Voulte. Les discussions que j'ai pu avoir avec S. Elmi (Université Lyon 1) m'ont ensuite conduit à replacer le Lagerstätte de La Voulte dans le cadre, plus vaste, de la paléomarge ardéchoise ;*
  
- **des données issues de l'étude de matériel en collection,**
  - *à partir des fossiles des anciennes collections, j'ai pu réaliser de nouvelles analyses et proposer des interprétations paléoécologiques et paléo-environnementales ;*
  
- **des données issues de l'étude de matériel nouveau,**
  - *le travail de terrain m'a fourni, par sondage ou prélèvement in situ, un matériel paléontologique nouveau et bien repéré. L'analyse de ce matériel fossile et sa comparaison avec les données actuelles a permis de cerner le paléomilieu dans lequel vivaient les communautés fauniques de La Voulte.*

**L'intégration de l'ensemble de ces données m'a conduit à proposer la première synthèse approfondie sur le Lagerstätte de La Voulte.**



# Contexte structural et sédimentaire

---

## 1. Cadre structural

Pour comprendre la formation des gisements étudiés (Lagerstätte, Ravin du Chénier, La Clapouze, Les Tardieux), il m'a paru nécessaire de redéfinir et de préciser le cadre structural de la bordure ardéchoise et du secteur de La Voulte. Pour résoudre cette question, j'ai réalisé une synthèse des travaux déjà publiés et je l'ai complétée par un travail de terrain et d'interprétation de photographies aériennes.

Les travaux synthétiques de Elmi (1967, 1984, 1990a) montrent que l'ensemble de la bordure ardéchoise se structure au cours du Mésozoïque (puis du Cénozoïque) par la réactivation de trois principales directions de fracturation (hercynienne, cévenole et vellave) générées lors de la mise en place de la chaîne hercynienne à la fin du Paléozoïque. Ce fait majeur est essentiel pour la compréhension des gisements de La Voulte.

Selon les secteurs considérés, l'importance relative de chacune de ces trois grandes familles d'accidents est variable, le rôle tectonique majeur pouvant être joué selon les lieux par l'une ou l'autre des trois directions.

- *direction hercynienne* : accidents WSW-ENE (N40° à N50°)

Les linéaments hercyniens majeurs s'observent essentiellement au nord de la bordure ardéchoise et correspondent aux failles de La Voulte et de l'Escrinet qui séparent les terrains cristallins des séries sédimentaires mésozoïques (Fig. 20). La faille de La Voulte est l'accident majeur qui se perçoit dans le paysage sur une vingtaine de kilomètres depuis Privas jusqu'à La Voulte. Elle fait partie de l'ensemble des failles bordières du Massif-Central qui séparent le socle hercynien et ses matériaux endogènes de la couverture sédimentaire mésozoïque. Ces failles correspondent, d'après les résultats des sondages profonds GPF (Bonijoly *et al.* 1996, Razin *et al.* 1996) et du programme GéoFrance 3D (Bonijoly 1997), à des failles listriques : sub-verticales en surface, elles possèdent des plans gauchis qui s'infléchissent fortement jusqu'à devenir subhorizontaux en profondeur.

- *direction vellave* : accidents NW-SE (N120° à N140°)

Les linéaments vellaves majeurs sont relativement peu apparents sur l'ensemble de la bordure ardéchoise. Au sud d'Aubenas, ils correspondent aux failles de Bordezac, d'Orcières et à l'axe Uzer-Vallon. Au nord de cette localité, le linéament de Luol et l'axe Escrinet-Arérier (= « alignement » du Coiron) appartiennent aussi à cette direction (Fig. 20a). Hormis ces grands accidents, les failles vellaves sont difficilement décelables sur le terrain et souvent rarement cartographiées au niveau de la couverture sédimentaire. Il s'agit en fait d'accidents importants qui ne sont bien visibles qu'au niveau des failles bordières qu'elles décalent quelle que soit leur direction (hercynienne ou cévenole).

Par ailleurs, l'orientation générale des cours d'eau naissant sur le socle semble être sous le contrôle structural de cette direction. Pour vérifier cette observation, j'ai réalisé une photointerprétation d'une image satellitaire qui révèle nettement qu'une grande partie du réseau hydrographique en bordure du socle ardéchois (ex : Le Chassezac) et, au-delà, dans les terrains sédimentaires (ex : gorges de l'Ardèche), s'oriente selon cette direction de fracturation (Fig. 22a).

- *direction cévenole* : accidents SSW-NNE (N20° à N30°)

Les failles cévenoles apparaissent comme de grands accidents longitudinaux sub-parallèles à la bordure ardéchoise. Au NW, ces « failles bordières » séparent l'Ardèche sédimentaire du socle hercynien (ex : faille de La Rousse). En direction du SE, elles traversent les séries sédimentaires (ex : failles d'Alès, de Païolive) et sont bien visibles dans les plateaux calcaires jurassiques et crétacés (ex : failles de Privas, de Flaviac, du Pouzin) (Fig. 20b).

Les « failles bordières », qu'elles soient hercyniennes ou cévenoles, indiquent que la bordure ardéchoise correspond probablement à une « marge passive » fossile avec une configuration en blocs basculés typiques (Elmi 1990a). Les trois directions de fracturations entraînent un découpage complexe de cette bordure avec des blocs basculés à la géométrie variée. Ces blocs ne sont pas seulement parallélépipédiques mais triangulaires, trapézoïdaux ou encore plus complexes.

### 1.1. Secteur de La Voulte (Ravin du Chénier, Ravin des Mines)

Les terrains sédimentaires de ce secteur présentent une structure monoclinale dont le pendage moyen est de 15° vers le SE (Fig. 23a). La morphologie associée est celle d'un relief de *cuestas* dont la dépression orthoclinale est installée dans les terrains marneux jurassiques (Bathonien–Callo-oxfordien). Le front de *cuesta* se localise dans les niveaux calcaires de l'Oxfordien supérieur (= Couches du Pouzin *sensu* Elmi 1967) et le revers s'étend sur les plateaux calcaires de l'Oxfordien terminal et du Kimméridgien. Les gisements étudiés dans cette zone (Ravin des Mines, Ravin du Chénier) sont installés au cœur de la dépression orthoclinale dans les marnes calloviennes (Fig. 23b).

Le dispositif monoclinale de La Voulte, qui se rencontre par ailleurs tout au long de la bordure ardéchoise, est affecté de très nombreuses fractures et les trois grandes familles de failles (hercynienne, cévenole et vellave) sont présentes. Elles sont l'expression locale de la tectonique régionale observée sur l'ensemble de l'Ardèche (Figs 20 ; 24).

La direction prépondérante est matérialisée par la faille hercynienne de La Voulte (N54°). Le plan de faille est sub-vertical en surface et le pendage descend rarement en dessous de 70°. Au niveau de La Voulte, cette « faille de bordure » effondre l'ensemble des dépôts mésozoïques au pied du horst de St-Cierge-La-Serre.

La direction cévenole (SSW-NNE) est matérialisée par les failles de La Pouza (N20°) et du Pouzin (N25°) qui, au voisinage du socle, décrochent légèrement la faille de La Voulte.

La direction vellave (NW-SE) semble relativement discrète dans le secteur de La Voulte. Je me suis aperçu que les failles relevant de cette direction apparaissent d'ailleurs rarement sur la feuille de Crest à 1/50 000 et sur les relevés cartographiques de Elmi (1967). Néanmoins, sans l'exprimer cartographiquement, Elmi (1967) indique qu'au sud de La Voulte, la faille cévenole de St-Symphorien-sous-Chomérac est probablement affectée par un décrochement vellave le long de la vallée de l'Ouvèze, entre Les-Fonts-du-Pouzin et Le Pouzin (Fig. 24). De façon identique, je suppose que le même type d'accident interrompt aussi probablement le tracé de la faille de La Pouza le long de la vallée du Monteillet (Fig. 24).

Pour essayer de révéler l'importance de cette direction, j'ai réalisé en collaboration avec G. Michon (Université de St-Etienne) un modèle numérique de terrain (MNT) sur le secteur de La Voulte. Ce MNT a confirmé que l'orientation des ruisseaux en bordure du horst de St-Cierge-La-Serre se fait systématiquement selon une direction vellave (Fig. 22b).

Ces observations m'ont conduit, en accord avec S. Elmi (Université Lyon 1), à une modification des contours de la carte géologique de Crest (voir Fig. 1 *in* Charbonnier *et al.* 2007b) qui prend en compte la direction vellave dans le secteur de La Voulte. Avec leur direction N120°, trois principales failles vellaves sont maintenant reconnues : les failles de Gramade, du Col de Viau et du Monteillet (Fig. 25).

- La faille de Gramade emprunte le ruisseau de Gramade. Elle est matérialisée sur le terrain par le broyage des marnes fortement indurées et recristallisées ainsi que par de nombreux filonnets déformés de calcite. C'est à son niveau que le minerai de fer atteint son épaisseur maximale (20–25 m).
- La faille du Col de Viau sépare les ravins des Mines et du Chénier et interrompt brutalement le développement vers le SW de la minéralisation ferreuse du Ravin des Mines. C'est un accident majeur dans le secteur de La Voulte. Quasiment indécélable sur le terrain, il entraîne cependant des modifications de faciès, d'épaisseur, de contenu faunique et de qualité de préservation des organismes.
- La faille du Monteillet se développe le long de la vallée du Monteillet depuis le socle jusqu'au Rhône. Elle décale les failles de La Voulte, de La Pouza et probablement celle du Pouzin. C'est à son niveau que les sédiments marneux du Jurassique moyen atteignent leur épaisseur maximale (= « ombilic de subsidence du Monteillet » *sensu* Elmi 1967).

## 1.2. Secteur de La Clapouze (commune de St-Etienne-de-Boulogne)

Les terrains sédimentaires de ce secteur présentent une structure monoclinale semblable à celle rencontrée à La Voulte (dépression orthoclinale dans le Jurassique moyen, front et revers de cuesta dans le Jurassique supérieur) et sont hachés par de très nombreuses fractures. Ils sont séparés du socle cristallin par des failles bordières hercyniennes (faille de l'Escrinet) et cévenoles (faille de St-Etienne-de-Boulogne) et sont traversés par des failles vellaves (« accidents de La Conchy » *sensu* Elmi 1967) parallèles au linéament de Luol (Figs 20, 26a).

Le gisement de La Clapouze, encore appelé site de La Conchy, se trouve au SW du Col de l'Escrinet à l'intersection de la faille de l'Escrinet (N50°) et du « seuil » correspondant à l'alignement du Coiron (Figs 20, 26a). Localisé dans la dépression marneuse du Jurassique moyen, il se présente sous la forme d'une série marneuse et marno-calcaire qui affleure le long du ruisseau de l'Escrinet (Fig. 26b). La direction d'écoulement de ce ruisseau (NE-SW) correspond à celle de la faille de l'Escrinet qui passe sur sa rive droite. Cette faille qui est l'accident majeur du secteur présente un fort rejet (250–300 m d'après Elmi 1967). Elle s'accompagne d'un accident parallèle moins important : la faille de la Conchy (Fig. 27a). Localisé entre ces deux accidents hercyniens, le Ravin de La Clapouze est aussi recoupé par des cassures annexes vellaves et cévenoles (Fig. 27a).

## 1.3. Secteur de Lachapelle-sous-Aubenas (lieu-dit Les Tardieux)

Les terrains sédimentaires de ce secteur affleurent au sud d'Aubenas (Fig. 20). Le cadre structural est essentiellement contrôlé par la faille d'Aubenas (N20°), accident cévenole parallèle à la faille régionale de Païolive (Figs 20 ; 28a) et qui est aussi souvent appelé « paléofaille

d'Uzer». Plus au sud, un autre contrôle tectonique est assuré par l'axe Uzer–Vallon et ses satellites vellaves (ex : faille de Chastrenas) qui sont actifs probablement jusqu'au Bathonien supérieur (Elmi 1967). L'ensemble de la série sédimentaire est fortement perturbé par ces multiples fractures qui déterminent une série de compartiments « en touche de piano » typiques d'un système de blocs basculés en contexte de marge passive. A l'est de Lachapelle-sous-Aubenas, le lieu-dit Les Tardieux présente quelques affleurements très faillés permettant des observations localisées sur la géométrie des dépôts et les paléotopographies associées (Fig. 28b,c).

## 2. Cadre sédimentaire

### 2.1. Ravin des Mines

#### 2.1.1. Description des affleurements

Le Ravin des Mines est situé au SW de La Voulte-sur-Rhône. D'orientation SW-NE, il débute au Col de Viau et s'étire en contrebas sur un peu plus de 1 500 m jusqu'à la ville de La Voulte. Il correspond à un ensemble de thalwegs de petits ruisseaux (ruisseaux de Viau, de Bachasson, de La Boissine, de St-Nazaire, de Gramade) qui sont le plus souvent asséchés. Seul le ruisseau de Gramade est alimenté en permanence et son nom se substitue parfois à celui de Ravin des Mines dans la littérature (Sayn et Roman 1928). Sur les cartes topographiques récentes, les anciennes zones minières correspondent au lieu-dit La Boissine où subsistent les bâtiments miniers installés en rive droite du Ravin des Mines (Figs 8 ; 10a).

Les dépôts sédimentaires de la rive gauche sont séparés des terrains cristallophylliens (micaschistes et gneiss fins à biotite et muscovite) du horst de St-Cierge-La-Serre par la faille de La Voulte. Les dépôts essentiellement marneux de la rive droite sont masqués par des remblais miniers et d'anciennes zones agricoles (vignes, vergers) (Fig. 29). Les affleurements intéressants se localisent en rive gauche où les couches sédimentaires sont fortement redressées contre le miroir de la faille de La Voulte. Ils s'organisent en étroits lambeaux dont l'organisation géométrique est rendue très complexe à cause d'un fort pendage (environ 60°) et de glissements gravitaires liés à la topographie très escarpée.

Les observations que j'ai réalisées dans le Ravin des Mines sont relativement limitées (Fig. 30). Il faut surtout retenir qu'immédiatement au contact du socle cristallophyllien se trouve une brèche tectonique à fragments anguleux de micaschistes et de quartz qui souligne le passage de la faille de La Voulte. Plaqués contre le miroir de faille et généralement en position subverticale se trouvent ensuite plusieurs lambeaux sédimentaires d'âge secondaire :

- lambeaux de Trias : il s'agit de grès grossiers, avec parfois des passées argileuses, coincés entre la brèche de faille et les marnes jurassiques. Ces dépôts forment des amygdales qui jalonnent le tracé de la faille de La Voulte notamment entre le Ravin des Mines et Rompon. Ils sont bien visibles en amont du Ravin des Mines où ils forment un petit replat au pied d'une grande falaise générée par la faille de La Voulte (Fig. 30a, coupes 3–5) et en aval où ils forment une falaise où est installée une tour ruinée (Fig. 30h).
- lambeaux de Bajocien–Bathonien : visibles en amont du Ravin des Mines ils sont coincés entre les terrains calloviens au SE et les écaillés triasiques ou le socle au NW. Il s'agit (1) de calcaires massifs (*niv. 33–34*) qui forment notamment une

aiguille bien repérable dans le paysage et (2) de calcaires à entroques (*niv.* 35) dont le faciès est identique à celui de la « Brèche à *Isocrinus* » du Pont-des-Etoiles (Fig. 30a, coupe 3 ; Fig. 30d,e).

Viennent ensuite les dépôts calloviens, actuellement visibles sur quelques affleurements d'extension réduite bien qu'ils occupent la majeure partie du Ravin des Mines. Ces affleurements, fortement redressés et perturbés par des cassures, sont plus continus que les lambeaux précédents. Les couches calloviennes correspondent à des marnes sombres montrant un enrichissement prononcé en fer. Les niveaux repères les plus évidents livrent des nodules sidéritiques : ce sont les « marnes à nodules de crustacés » *sensu* Sayn et Roman (1928) et Elmi (1967). Cet ensemble marneux constitue les couches du gisement à conservation exceptionnelle ou Lagerstätte de La Voulte (Fig. 30f). Il est surmonté par plusieurs bancs de minerai de fer dont il ne reste que peu de témoins en surface suite à l'exploitation minière du XIX<sup>ème</sup> siècle (Fig. 30b,c). Quelques bancs de minerai sont encore visibles sur la rive gauche du Ravin des Mines dont le fond est parfois armé par une ultime couche de minerai ferrugineux (Fig. 30g). Au-dessus débutent les dépôts oxfordiens qui se poursuivent sur la rive droite.

Les affleurements visibles actuellement ne reflètent pas l'importance des dépôts calloviens dont la majeure partie consistait en une masse métallifère lenticulaire exploitée aussi bien en profondeur qu'en surface. Ce gisement de fer dont la mise en place perdue durant tout le Callovien mérite une analyse préalable car il est intimement lié au Lagerstätte de La Voulte.

### 2.1.2. Configuration du gîte métallifère et localisation du Lagerstätte

Les dépôts calloviens du Ravin des Mines peuvent être séparés en deux ensembles lithologiques d'épaisseur inégale : l'ensemble supérieur, aujourd'hui disparu, correspond à l'épaisse lentille métallifère (environ 20–25 m) ; l'ensemble inférieur, affleurant encore aujourd'hui, correspond aux couches du Lagerstätte (environ 5–6 m).

- ensemble supérieur : le gîte de minerai de fer

Le gîte de fer de La Voulte est essentiellement connu grâce aux travaux anciens de Fournet (1843), Dufrénoy et Elie de Beaumont (1848) et surtout Ledoux (1868a). J'ai rassemblé les données de ces auteurs pour d'appréhender la configuration du gisement en profondeur et la position du Lagerstätte dans l'ensemble sédimentaire callovien du Ravin des Mines.

D'après les relevés miniers exhaustifs de Ledoux (1868a), le gisement se présente sous la forme d'une lentille allongée selon la direction principale (WSW-ENE) imprimée par la faille de La Voulte (Fig. 31a). Les dimensions de cette lentille sont d'environ 1 600 m pour la plus grande longueur et 250 m pour la plus grande largeur en suivant l'inclinaison des couches. L'épaisseur maximale du minerai (20–25 m) est atteinte au débouché du ruisseau de Gramade, près du Puits Boissier. Au NE, le minerai s'amincit rapidement avant de disparaître sous les alluvions du Rhône et des éboulis calcaires. Au SW, les couches deviennent peu à peu stériles et finissent par disparaître au niveau du Col de Viau même si quelques bancs de fer sont encore présents dans la partie amont du Ravin du Chénier. L'amincissement de l'ensemble des couches de minerai dans les parties orientale et occidentale du Ravin des Mines correspond au pincement des extrémités de la lentille. Cette dernière est aussi affectée par plusieurs failles rencontrées lors des travaux miniers. A l'échelle du Ravin des Mines, les trois directions classiques (hercynienne, cévenole, vellave) sont cartographiées mais la direction vellave reste discrète (Fig. 31a). Hormis la faille de La Voulte, l'accident le plus

important relevé par Ledoux (1868a) est la faille cévenole du Puits Boissier (N 22°) qui semble séparer le gîte en deux compartiments. Il indique également clairement qu'il soupçonne l'existence d'un accident important à l'extrémité SW de la lentille, au niveau du Col de Viau mais ne le reporte pas sur ses plans.

Les nouvelles données issues des analyses de terrain et de l'interprétation de clichés aériens (Figs 25 ; 29) permettent de compléter la configuration du gisement et peuvent être surimposées aux anciens plans miniers (Fig. 31b). La modification majeure est la présence des deux failles vellaves de Gramade et du Col de Viau. La faille du Puits Boissier apparaît comme un satellite des failles longitudinales du Pouzin (Fig. 31b).

Du point de vue sédimentaire, le gîte est composé de trois couches métallifères correspondant à trois lentilles accolées l'une à l'autre et formant un corps lenticulaire plus vaste. Ces couches présentent un pendage moyen de 15° vers le SE mais sont quasiment verticales contre le miroir de la faille de La Voulte. Selon l'époque et l'avancement des travaux miniers, les trois couches ont eu des dénominations variables qui peuvent être mises en correspondance (Fig. 21b).

Constituée de minerai oxydé, la « couche moyenne » est la plus importante en extension latérale et en épaisseur. Elle forme le corps lenticulaire principal. A sa base se trouve la « couche inférieure » formant un corps lenticulaire réduit de minerai oolithique. A son toit se développe la « couche supérieure » constituée de minerai lithoïde (= feuilleté). La distinction entre ces trois couches n'est pas toujours très nette dans la littérature et reflète les fréquentes variations de faciès et d'épaisseur rencontrées dans les travaux miniers. Les informations tirées des plans de Ledoux (1868a) m'ont permis de retracer la géométrie des trois couches lenticulaires, géométrie qui n'est pas décelable en surface. Sur la Figure 31b, apparaissent trois lignes correspondant chacune à la trace de l'extrémité distale d'un des trois corps lenticulaires c'est-à-dire à l'endroit où l'amincissement du minerai est tel que toit et mur sont confondus. Le principe de construction des trois traces (Fig. 31c) permet de reconstituer la géométrie des couches en profondeur et l'agencement relatif des lentilles les unes par rapport aux autres : une vaste lentille centrale apparaît clairement, encadrée par deux lentilles plus réduites (Fig. 31d).

En surface, les quelques couches de minerai de fer qui affleurent encore sont difficiles à attribuer à tel ou tel corps lenticulaire en raison du pincement et de la réduction des couches à l'approche de la faille de La Voulte. Néanmoins, en amont du Ravin des Mines se trouvent plutôt des couches de minerai lithoïde, tandis qu'en aval se sont plutôt des couches de minerai oolithique.

#### - ensemble inférieur : les couches du Lagerstätte

Les niveaux fossilifères du Lagerstätte se localisent à la base du gîte métallifère. Ils sont situés sous la lentille de minerai oolithique. Ils représentent le Callovien stérile qui a échappé à l'exploitation minière et sont essentiellement composés de marnes bleutées à nodules interrompues par des niveaux sidéritiques rouges (Fig. 31d).

### 2.1.3. Nouvelles données stratigraphiques

Trois coupes ont été levées sur les principaux affleurements de la rive gauche du Ravin des Mines et ont été confrontées à celles de Elmi (1967) (Fig. 30) : (1) la première en amont du Ravin des Mines, près du Col de Viau (coupe 1, Elmi 1967) où affleurent trois bancs de minerai à faciès lithoïde (Fig. 30c), (2) les autres en amont des fouilles anciennes (coupe 2, Elmi 1967) où il est possible de voir le passage du minerai de fer aux marnes vertes de la zone à Lamberti (Fig. 30g).



Lors d'un sondage (avril 2005) dans les couches du Lagerstätte, j'ai levé banc par banc une coupe détaillée afin d'établir des corrélations avec les différents niveaux décapés lors des anciennes fouilles paléontologiques (Fig. 32a–d). Cette nouvelle coupe sert de référence pour l'ensemble de la présente étude car elle permet de replacer certains fossiles récoltés lors des fouilles anciennes. Elle constitue la première colonne lithologique détaillée sur les niveaux fossilifères du Lagerstätte de La Voulte (Fig. 32a).

Description de la coupe (en italique, la numérotation de Fischer 2003), (Figs 32 ; 33).

De bas en haut, on distingue :

- marnes gris bleuté (= *niveau a ?*) ;
- 3–5 cm de marnes noires sapropélitiques (= *niveau b*) (Fig. 33b) ;
- 12–20 cm de calcaire gris très dur et souvent non délitable subdivisé en 2–3 bancs massifs de 6 cm d'épaisseur chacun (= *base du niveau c*) (Fig. 33b) ;
- 40 cm de marnes grises avec de rares nodules mais de grande dimension (= *niveau c*) ;
- 14 cm formés de deux bancs calcaires (4–5 cm d'épaisseur chacun) séparés par un niveau marneux de 5 cm (= *niveau d*) ;
- 70 cm de marnes bleutées feuilletées très friables (débit en « frites ») avec quelques nodules sidéritiques bien conservés et de nombreux nodules altérés formant des taches jaunes issues de la dégradation de la sidérite et de la pyrite en aiguilles de gypse et sulfures pulvérulents (= *niveau e*) (Figs 32d ; 33c) ;
- 255 cm de marnes bleutées à rougeâtres avec des nodules et de nombreuses intercalations de niveaux sidéritiques (= *niveau g*). Cet ensemble peut être subdivisé avec de bas en haut (Figs 32c ; 33a) :
  - 80 cm de marnes rougeâtres avec 6 bancs sidéritiques intercalés (1–3 cm d'épaisseur chacun) et des nodules sidéritiques altérés jaunes. Le banc sidéritique de base correspond peut-être au *niveau f* de Fischer (2003) ;
  - 5 cm de marnes très indurées (*niveau g-2*) (Fig. 33d) ;
  - 23 cm de marnes bleutées surmontées par un niveau sidéritique (2–3 cm) (*niveau g-3*) ;
  - 32 cm de marnes bleutées avec 2 bancs compacts séparés par des niveaux sidéritiques altérés de couleur jaune (*niveaux g-4–g-5*) (Fig. 33a,e) ;
  - 56 cm de marnes rougeâtres à nodules discoïdes (*niveau g-7*) (Fig. 33f,g) ;
  - 58 cm de marnes rougeâtres avec, dans le premier tiers inférieur, trois niveaux sidéritiques altérés de couleur jaune (*niveaux g-8–g-9*) (Fig. 33f).
- 10 cm de marnes sombres avec quelques nodules sidéritiques (*niveau h*) ;
- 5 cm de marnes rougeâtres avec des nodules sidéritiques à patine jaune (Fig. 33h) ;
- 40 cm de marnes gris-rouge très indurées et subdivisées en 2–3 bancs constitués de nodules fendillés coalescents (*niveau i*) (Fig. 33h).

L'extension verticale de cette nouvelle coupe est de 4–5 m. Elle contraste avec le travail de Fischer (2003) qui propose un lever d'une dizaine de mètres que j'ai reconstitué à partir de ses descriptions (Fig. 34). Cette coupe correspond probablement à une série dédoublée car elle a été levée sur deux sites différents (« sites A et B ») séparés l'un de l'autre par la faille de Gramade dont le tracé suit le ruisseau du même nom. La « lacune de visibilité » de Fischer (2003) correspondrait ainsi au passage de cet accident vellave. Par ailleurs, le contenu paléontologique général et la répartition des organismes montre clairement un passage quasi-

azoïque entre les parties supérieure (= site A) et inférieure (= site B) de la coupe. Il est possible que les couches du site B, à nouveau très riches en organismes, correspondent à une partie des couches du site A sans qu'il soit possible actuellement de les recalculer avec précision. A la décharge de Fischer (2003), l'absence de repères lithologiques nettement marqués dans une succession de niveaux marneux peu différenciés explique vraisemblablement cette erreur d'interprétation.

#### 2.1.4. Biostratigraphie

Il m'a paru également important de synthétiser les données biostratigraphiques disponibles sur les dépôts du Ravin des Mines. Pour cela, j'ai utilisé les travaux de Fournet (1843), Opper (1872), Roman (1928, 1930) et surtout Elmi (1967). Le découpage biostratigraphique établi par ce dernier auteur est très fiable et s'appuie sur d'abondantes ammonites issues majoritairement du minerai de fer et plus rarement des marnes à nodules. Ces ammonites ont par ailleurs fait l'objet de nombreuses publications et ont été abondamment illustrées (Petitclerc 1926, Sayn et Roman 1928, Mangold et Elmi 1966, Elmi 1967, Bourquin 1968, Cariou 1984). Le découpage biostratigraphique dépassant le cadre principal du présent travail, seuls quelques échantillons inédits, examinés par C. Mangold et S. Elmi (Université Lyon 1), seront figurés.

La synthèse de l'ensemble des travaux antérieurs et des listes fauniques proposées indique que les dépôts du Ravin des Mines s'étendent du Callovien inférieur au Callovien supérieur (Figs 35 ; 36 ; 37).

Les principales subdivisions sont les suivantes :

- les marnes à nodules du Lagerstätte et le minerai oolithique sont datés du Callovien inférieur et appartiennent à la zone à *Gracilis* (Elmi 1967). Les couches du Lagerstätte *stricto sensu* sont les plus anciennes (Fig. 35). Elles se situent dans la première moitié de la zone à *Gracilis* et plus précisément au-dessous de la sous-zone à *Michalskii* (= *Ardescicum*) sans qu'il soit possible d'être beaucoup plus précis (sous-zone à *Voultensis* ?). Le minerai oolithique se développe, quant à lui, dans la seconde moitié de la zone, notamment dans la sous-zone à *Michalskii* (Figs 35 ; 36). Les ammonites sont relativement rares dans les couches du Lagerstätte avec, par exemple, *Macrocephalites* sp. (Fig. 37a), *Parapatoceras calloviense* (Fig. 37b). Elles sont plus nombreuses dans le minerai oolithique avec par exemple *Reineckeia* (*Reineckeia*) *spinosa* (Fig. 37c), *Choffatia prorsocostata* (Fig. 37d) ;
- l'essentiel du minerai oxydé est daté du Callovien moyen (zones à *Anceps* et *Coronatum*, Figs 35 ; 36). Il a livré des ammonites marqueurs de la zone à *Anceps* avec par exemple *Reineckeia* (*Reineckeia*) *anceps* (Fig. 37e), *Reineckeia* (*Reineckeia*) *stuebeli* (Fig. 37f). Néanmoins, la majorité des ammonites déposées dans les collections anciennes proviennent de la zone à *Coronatum* avec par exemple *Collotia gaillardi* (Fig. 37g), *Lunuloceras* (*Lunuloceras*) *metomphalum* (Fig. 37h), *Erymnoceras baylei* (Fig. 37i), *Choffatia waageni* (Fig. 37j), *Erymnoceras doliforme* (Fig. 37k) ;
- l'essentiel du minerai lithoïde est daté du Callovien supérieur (Figs 35 ; 36) avec des marqueurs de la zone à *Athleta* tel que *Peltoceras* cf. *baylei*. (Fig. 37l) ;
- l'ensemble des dépôts métalliques est scellé par des marnes vertes livrant des ammonites de la zone à *Lamberti* (Elmi 1967).

## 2.2. Ravin du Chénier

Pour étudier ce secteur, j'ai fait la synthèse des travaux précédents (documents cartographiques, découpage biostratigraphique) et j'ai vérifié sur le terrain les différentes données déjà établies. J'ai ensuite entrepris de nouvelles analyses basées sur le lever de plusieurs coupes.

### 2.2.1. Description des affleurements

Au SW du Ravin des Mines et du Col de Viau, les sédiments jurassiques sont profondément entaillés par un vaste ravin dont le nom ne figure pas sur les cartes topographiques mais qui est connu, depuis fort longtemps, sous le nom de « Ravin du Chénier » (Sayn et Roman 1928, Elmi 1967). Ce ravin se situe sur la commune de Rompon mais les fossiles qu'il livre sont classiquement appelées « faunes de La Voulte » par référence à la toute proximité de cette localité (Fig. 38).

D'orientation NE-SW, le Ravin du Chénier débute au Col de Viau et s'étend sur environ 1 000 m jusqu'à la vallée du Monteillet. Il est rejoint à mi-parcours sur sa rive droite par le ruisseau de Lauvie qui s'écoule depuis le socle selon une direction SSE (Fig. 38).

Du point de vue structural, ce ravin s'inscrit dans un polygone dont les côtés sont matérialisés par la faille hercynienne de La Voulte, les failles cévenoles de La Pouza et du Pouzin (= faille du Puits Boissier) et les failles vellaves du Col de Viau et du Monteillet (Fig. 38).

Les terrains sédimentaires sont majoritairement situés en rive gauche où ils forment un paysage de « bad lands » typique qui permet des observations étendues et des levés de coupes continus (Figs 38 ; 39a). La partie amont du Ravin du Chénier correspond à un vaste arrachement où affleurent les « Terres Noires » callovo-oxfordiennes surmontées par les alternances marnes-calcaires de l'Oxfordien moyen (Fig. 39b). La partie aval se présente sous la forme d'une série de petites ravines entaillant les marnes du Callovien. La principale, d'orientation NE-SW, rejoint le Ravin de Lauvie en contrebas du Pont-des-Etoiles et poursuit sa course jusqu'à la vallée du Monteillet. L'ensemble de ces dépôts présente un pendage moyen de 15° vers le SE (Figs 38 ; 39).

### 2.2.2. Succession stratigraphique et datations

C'est dans la partie aval du Ravin du Chénier qu'affleurent les couches du Callovien qui ont rendu célèbre ce secteur : « Lentille à Hexactinellides », « niveaux à fossiles noirs », « niveau rognonneux ». Elles appartiennent à une formation définie par Elmi (1967) dans le secteur du Ravin du Chénier : les Couches de Rompon (= *niv.* 42–45, épaisseur : 20–25 m) qui se rencontrent tout le long de la bordure ardéchoise. Il s'agit d'une alternance de bancs calcaires assez continus séparés par des niveaux marneux. Les Couches de Rompon sont encadrées par deux puissants ensembles marneux assez monotones : à la base, les Marnes de Gette (*niv.* 41, épaisseur : 20–30 m), au sommet, les « Terres Noires » (*niv.* 50, épaisseur 50–55 m). Les Couches de Rompon débutent à la base du premier banc calcaire qui apparaît au sommet des Marnes de Gette. Ce banc affleure au fond du Ravin du Chénier.

Au sein des Couches de Rompon, plusieurs ensembles sédimentaires sont généralement distingués avec, par ordre stratigraphique :

- niv. 42 : couches à spongiaires : marnes et calcaires en alternance livrant des éponges siliceuses (15 m) ;
- niv. 43 : « Lentille à Hexactinellides » (marnes, 5 m) ;
- niv. 44 : premier niveau à fossiles noirs (marnes, 80 cm) ;
- niv. 45 : second niveau à fossiles noirs (calcaire marneux, 20 cm).

Dans le Ravin du Chénier, selon les endroits, les Couches de Rompon sont scellées soit par le niveau 47 (= « niveau rognonneux ») soit par le niveau 48 (= « marnes ferrugineuses ») qui sont surmontés ensuite par des marnes verdâtres (niv. 49 ?) et les épaisses marnes callovo-oxfordiennes de la formation des « Terres Noires » (niv. 50).

La synthèse des travaux antérieurs (Sayn et Roman 1928, Mangold et Elmi 1966, Elmi 1967, Bourquin 1968, Cariou 1984) et des listes fauniques proposées indique que les dépôts du Ravin du Chénier s'étendent du Callovien inférieur au Callovien supérieur (Figs 40 ; 41). Les principales subdivisions sont les suivantes :

- les couches à éponges siliceuses (niv. 42–43) sont datées du Callovien inférieur et appartiennent à première moitié de la zone à Gracilis. Elles se situent au-dessous de la sous-zone à Michalskii sans pouvoir préciser le niveau précis (sous-zone à Voulensis ?) car les ammonites sont très rares ;
- le premier niveau à fossiles noirs (niv. 44) appartient aussi à la zone à Gracilis. Il se développe principalement dans la sous-zone à Michalskii dont la base présente ici une légère condensation (Elmi 1967). Il livre de nombreuses ammonites avec par exemple *Macrocephalites (Dolikephalites) gracilis* (Fig. 41a), *Macrocephalites (Dolikephalites) dolius* (Fig. 41c), *Reineckeia (Tyrannites) pictava* (Fig. 41d), *Rehmannia (Rehmannia) gr. rehmanni* (Fig. 41e), *Proplanulites teisseyrei* (Fig. 41f), *Jeanneticeras pleurospanium* (Fig. 41g), *Bullatimorphites (Bomburites) sp.* (Fig. 41h), *Bullatimorphites (Bomburites) bombur* (Fig. 41i) ;
- le second niveau à fossiles noirs (niv. 45) présente une forte condensation. Il se développe lui aussi dans la sous-zone à Michalskii dont il livre des ammonites classiques (Fig. 40) avec par exemple *Macrocephalites (Dolikephalites) gracilis* (Fig. 41b). Toujours dans la zone à Gracilis, son sommet englobe probablement aussi une partie de la sous-zone à Patina (Elmi *et al.* 1993). Néanmoins, le réexamen d'échantillons de la Collection Lissajous indique aussi la présence importante d'ammonites marqueurs de la zone à Anceps (C. Mangold, comm. pers. 2006) avec par exemple *Reineckeia (Reineckeia) cf. anceps elmii* (Fig. 41j), *Collotia multicosata* (Fig. 41k). Il s'agit exclusivement de grands échantillons écrasés, typiques du sommet du second niveau à fossiles noirs (= niveau à fossiles écrasés *sensu* Lissajous 1920). La forte condensation du temps dans ce niveau est donc confirmée et l'existence de la zone à Anceps *p.p.* (= niv. 46 *sensu* Elmi 1967) dans le Ravin du Chénier constitue une donnée inédite qui permet de préciser le découpage biostratigraphique ;
- le niveau rognonneux au sens large (niv. 47) appartient à la zone à Coronatum et livre des ammonites très difficiles à extraire avec par exemple *Collotia gaillardi* (Fig. 41l), *Choffatia (Grossouvria) cf. kontkiewiczzi* (Fig. 41m) ;
- les marnes ferrugineuses et le banc sidéritique les couronnant (niv. 48) sont attribuées à la zone à Athleta depuis la découverte de l'espèce-indice par Roman (1930) ;
- les marnes verdâtres (niv. 49) apparaissant à la base des « Terres Noires » sont pauvres en ammonites marqueurs et attribuées à la zone à Lamberti (Elmi 1967).

### 2.2.3. Description des coupes

J'ai levé une série de 14 coupes (C1–C14) le long de la rive gauche du thalweg principal (NNE-SSW) du Ravin du Chénier (Fig. 39a). Ces coupes traversent l'ensemble des Couches de Rompon, depuis le sommet des Marnes de Gette jusqu'à la base des « Terres Noires » (Fig. 39b). Pour éviter des répétitions, j'ai choisi d'en décrire seulement deux en détail : la première dans la partie aval du thalweg principal, en amont de la confluence avec le ruisseau de Lauvie (coupe C4) et, la seconde, dans la partie amont, au débouché des ravines drainant le cirque torrentiel (coupe C10) (Figs 38 ; 39b). Ces deux coupes ont l'avantage d'illustrer la plupart des lithologies présentes, de signaler les variations de faciès et de montrer les répartitions verticales les plus complètes des faunes. Les principaux bancs calcaires affleurant dans le Ravin du Chénier ont été numérotés de 1 à 12. Le banc repère n° 1 affleure au sommet des Marnes de Gette et le banc n° 12 à la base de la « Lentille à Hexactinellides ».

#### 2.2.3.1. Coupe C4 (Figs 42 ; 43)

L'épaisseur globale est d'environ 30 m. De bas en haut, on distingue :

- 17 m d'alternance de bancs calcaires (90 % de CaCO<sub>3</sub> au maximum) et d'interbancs marneux (32 % de CaCO<sub>3</sub> en moyenne) riches en éponges siliceuses (*niv.* 42). Il est possible d'individualiser 12 bancs calcaires principaux (15–30 cm d'épaisseur chacun ; texture mudstone à wackestone) et quelques bancs discontinus latéralement (Fig. 43a). Les argiles des interbancs marneux sont principalement de l'illite. Les éponges siliceuses se rencontrent à partir du banc n° 2 jusqu'au banc n° 12. Elles sont abondantes dans les intercalations marneuses (Fig. 43b,c) et un peu plus rares dans les bancs calcaires dont elles sont souvent plus difficiles à extraire (Fig. 43d). D'autres organismes sont aussi présents (ex : crinoïdes pédonculés, échinides réguliers, astérides, bivalves, brachiopodes) et particulièrement abondants dans certaines passées bioclastiques au sein des intercalations marneuses (Fig. 43e) ;
- 7 m de marnes grises riches en éponges siliceuses (*niv.* 43) avec 4–5 lits calcaires centimétriques dans le tiers supérieur. Les éponges siliceuses et les crinoïdes sont abondants à la base, notamment dans le premier mètre au-dessus du banc n° 12. Cet ensemble marneux est aisément repérable sur le terrain : à son sommet, la topographie généralement très escarpée du Ravin du Chénier s'adoucit (Fig. 43f,g). Il correspond au célèbre niveau à spongiaires identifié par Dumortier (1871), Moret (1926, 1928), Sayn et Roman (1928) sous le nom de « Lentille à Hexactinellides ». Ce niveau a tendance à s'amincir assez rapidement en direction du NNE et du SSW selon une géométrie relativement proche d'une lentille ;
- 0,8 m de marnes grises riches en fossiles noirs (*niv.* 44). Il s'agit du « premier niveau à fossiles noirs » *sensu* Sayn et Roman (1928) et Elmi (1967) qui livre une abondante faune d'ammonites phosphatées noires de dimension réduite (diamètre : 1–6 cm) ;
- 0,2 m de calcaire marneux riche en fossiles noirs (*niv.* 45) correspondant au « second niveau à fossiles noirs » *sensu* Elmi (1967) et au « niveau à fossiles écrasés » *sensu* Lissajous (1920) et Sayn et Roman (1928). Les ammonites se présentent soit sous forme de moules internes phosphatés noirs (diamètre : 1–6 cm) soit sous forme de grand moules internes calcaires aplatis (diamètre : 6–18 cm) où seuls les tours ombilicaux sont phosphatés ;
- 0,6 m de marnes grises veinées de rouge couronnées par un banc de calcaire sidéritique discontinu à débit en boules (épaisseur : 10–15 cm) (*niv.* 48) ;
- 3 m de marnes grises à reflets verdâtres (*niv.* 49) suivies des « Terres Noires » (*niv.* 50).

## 2.2.3.2. Coupe C10 (Figs 42 ; 44)

L'épaisseur globale est d'environ 20 m. De bas en haut, on distingue :

- 12 m d'alternance marnes–calcaires livrant des éponges siliceuses (*niv. 42*) avec une douzaine de bancs calcaires (15–30 cm d'épaisseur chacun) plus ou moins continus latéralement. Seuls les bancs n° 1, 2, 5–7 et 9 ont pu être numérotés de façon certaine. Le banc n° 1 est le plus aisément repérable car il est localement discontinu et s'organise en lentilles oblongues métriques (Fig. 44a). Les éponges siliceuses se concentrent autour des bancs n° 6, 7 et 9 (Fig. 44b) ;
- 2 m de marnes grises livrant quelques éponges siliceuses (*niv. 43 p.p.*) ;
- 0,25–0,3 m de calcaire ferrugineux à patine rousse livrant de nombreuses rhynchonelles (*niv. 43 p.p.*) (Fig. 44c) ;
- 0,75 m de marnes grises, très compactes à leur sommet (*niv. 44*). C'est le « premier niveau à fossiles noirs » ;
- 0,6 m de marnes grises (*niv. 45*) correspondant au « second niveau à fossiles noirs » ;
- 1–1,3 m de bancs calcaires formant le « niveau rognonneux » *sensu* Sayn et Roman (1928) et Elmi (1967) (*niv. 47*). Le niveau rognonneux est ici un faisceau de 3–4 bancs irréguliers aux surfaces bosselées (Fig. 44d). A la base se trouve un banc calcaire très compact (épaisseur : 10–20 cm) montrant des plis décimétriques dont la zone de charnière constitue des bourrelets bien visibles à la surface supérieur du banc. Il est surmonté par un calcaire rognonneux extrêmement dur et de teinte verdâtre à rougeâtre (épaisseur : 10–20 cm). Il s'agit du « niveau rognonneux » *stricto sensu* qui est très irrégulier et discontinu. Il s'observe en « flaques » remplissant des creux de la surface sous-jacente (Fig. 44e). Vient ensuite un nouveau banc de calcaire très compact (épaisseur : 10–20 cm) dont la surface montre des bourrelets de glissement qui englobent parfois des éléments du calcaire rognonneux sous-jacent. La surface de ce banc présente par ailleurs des traces de bioturbation attribuées à *Zoophycos* (Fig. 44f) ;
- 1,25 m de marnes rougeâtres avec intercalations de lits centimétriques de sidérite et couronnées par un banc massif de calcaire sidéritique (épaisseur : 20 cm) (*niv. 48*) (Fig. 44g,h) ;
- 1,5–2 m de marnes de teinte verdâtre à rougeâtre (*niv. 49 ?*) surmontées par les marnes de la formation des « Terres Noires » (*niv. 50*) (Fig. 44h).

Bien que leurs épaisseurs soient différentes, les coupes C4 (environ 30 m) et C10 (environ 20 m) sont relativement semblables quant à leur organisation lithologique si ce n'est dans les derniers mètres où apparaissent plusieurs variations. Les différences majeures sont (1) l'absence du niveau rognonneux au sommet de la coupe C4 alors qu'il s'agit d'un niveau repère connu sur l'ensemble de la bordure ardéchoise (Elmi 1967, 1990a) et (2) le développement plus important des niveaux riches en fer au sommet de C10 (calcaire ferrugineux, marnes rougeâtres, lits sidéritiques, banc de carbonate sidéritique).

En aval de C4, les coupes C1–C3 montrent peu de différences marquées si ce n'est une augmentation progressive du nombre de bancs calcaires en direction du SSW, notamment entre les bancs n° 6 et 7 où viennent s'intercaler, suivant les endroits, 4–6 bancs plus ou moins continus (Fig. 45). La partie sommitale de C1–C3 n'est pas préservée car tronquée par des colluvions récentes. Néanmoins, il faut indiquer ici que le niveau rognonneux réapparaît en aval de la coupe C1 et fait donc lacune seulement sur 250–300 m entre C9 et C1. Sa lacune correspond au développement de la « Lentille à Hexactinellides » qui atteint son épaisseur maximale entre C4 et C6. En amont de C4, les coupes C5–C9 sont relativement constantes et

montrent une réduction progressive d'épaisseur vers le NNE s'accompagnant d'une disparition de certains bancs (ex : bancs n° 4, 8) (Fig. 45).

En amont de C10, les coupes C11–C14 montrent une réduction des épaisseurs de plus en plus marquée en même temps qu'à leur sommet, le calcaire ferrugineux de la coupe C10 passe progressivement à un véritable minerais de fer de couleur lie-de-vin (Fig. 45). Les niveaux supérieurs de ces coupes (niveau rognonneux, marnes rougeâtres, lits sidéritiques, banc de carbonate sidéritique) ne sont pas présents car ils ont été décapés par des exploitations minières anciennes et étaient donc probablement très riches en fer. Les affleurements du Ravin du Chénier disparaissent au niveau de la coupe C14 à environ 100 m du Col de Viau et moins de 200 m des premiers affleurements du Ravin des Mines (= coupe 1, Elmi 1967).

Du point de vue paléontologique, la répartition verticale des fossiles (essentiellement les spongiaires et les crinoïdes) est semblable dans l'ensemble des coupes avec néanmoins une réduction importante du nombre d'échantillons récoltés entre les coupes C10–C14 dont l'épaisseur se réduit aussi. La densité maximale de fossiles récoltés se situe dans les niveaux des coupes C4–C6. Les coupes C1–C3 sont moins riches en fossiles mais aussi plus difficilement accessibles car levées dans une zone de falaise.

#### 2.2.4. Reconstitution géométrique

Afin de mettre en évidence la géométrie des dépôts et les variations d'épaisseur, sur la Figure 46, les 14 coupes ont été disposées les unes à côté des autres le long d'un axe NNE-SSW en respectant les distances relatives les séparant. Ces coupes sont alignées sur le banc n° 7 qui est l'un des plus continus. Des corrélations lithologiques entre les différentes coupes ont été possibles par le suivi, dans toutes les ravines, des bancs calcaires les plus continus.

Entre les coupes C14–C1, les Couches de Rompon présentent une dilatation d'épaisseur importante s'accompagnant d'une augmentation du nombre de bancs calcaires (Fig. 46).

Cette géométrie en éventail suggère l'existence d'une polarité NNE-SSW pour le dépôt des sédiments. Les dépôts semblent se faire en direction du SSW vers l'actuelle vallée du Monteillet considérée, depuis les travaux d'Elmi (1967), comme un ombilic de subsidence c'est-à-dire une zone localement déprimée dans laquelle convergent les flux sédimentaires (Fig. 47a). Il est alors possible de polariser le « bloc » dans lequel s'inscrit le Ravin du Chénier :

- la zone basse est située au SSW et draine l'ensemble des sédiments provenant du NNE dans une gouttière de direction NW-SE dont le fonctionnement est très probablement conditionné par le jeu de la faille du Monteillet ;
- la zone haute est située au NNE, près de l'actuel Col de Viau. Elle est caractérisée par une réduction importante des dépôts sédimentaires à l'approche de la faille vellave du Col de Viau (Fig. 47b).

Ce dispositif géométrique suggère aussi l'existence d'une paléopente sédimentaire qui peut être mise en évidence grâce à l'étude du « faisceau rognonneux ». Cet ensemble très particulier affleure, près de la coupe C10, en une petite surface structurale permettant des observations directes (Fig. 48a,b). Il est constitué du niveau rognonneux *stricto sensu* encadré par deux bancs calcaires très irréguliers (Fig. 48c). La surface des bancs calcaires présente des bourrelets et des coussins assez caractéristiques de couches ayant glissé (Fig. 48b,d). Les axes des bourrelets ont une direction moyenne N40°–N80° ce qui suggère un sens de glissement vers le S–SE, c'est-à-dire globalement en direction de l'ombilic de subsidence du Monteillet.

En section, les bourrelets apparaissent comme des « plis » dissymétriques perturbés par une tectonique synsédimentaire (Figs 48b ; 49a). Des fragments de niveau rognonneux *stricto*

*sensu* emballés dans et entre les bancs calcaires suggèrent que ces couches ont glissé les unes par rapport aux autres et les unes sur les autres (Figs 48b ; 49b,c). Le niveau rognonneux était probablement déjà fortement induré avant son glissement relatif puisqu'il présente plusieurs « déchirements » amalgamés à la fois dans les plis du banc inférieur et du banc supérieur. Ceci explique probablement l'affleurement en « flaques » du niveau rognonneux qui apparaît soit (1) encadré par les bancs calcaires glissés (Fig. 48c), soit (2) sous forme de lambeaux intégrés aux bancs calcaires (Fig. 49b,c) et soit (3) sous forme de « fenêtres » à travers le banc glissé supérieur (Fig. 49d).

Le faisceau rognonneux *sensu lato* est donc localement affecté par un phénomène de « slumping » qui a provoqué le glissement en masse des bancs sédimentaires plus ou moins bien indurés qui se sont alors déformés et déchirés. Lors d'un écroulement gravitaire, les bancs initiaux se fragmentent et glissent les uns sur les autres et les uns par rapport aux autres avec des vitesses différentes (Hugot 2000). En fonction de leur viscosité, résultant d'une induration plus ou moins forte, les bancs se déchirent plus ou moins et différents lambeaux peuvent se chevaucher lorsque leurs vitesses de glissement sont trop différentes (Savoie 2005). Par exemple, le niveau rognonneux *sensu stricto* a pu, de par sa nature fortement indurée, s'opposer au glissement des bancs l'encadrant et entraîner les chevauchements et les cisaillements à l'origine de la géométrie observée sur le terrain. Les toutes proches failles du Col de Viau et de La Voulte ont pu, par leur jeu synsédimentaire, constituer un mécanisme déclencheur de ce « slumping ». Par ailleurs, les « slumps » exigent une pente qui n'est pas nécessairement très importante mais qui devait exister au Callovien dans le secteur du Ravin du Chénier.

Des phénomènes de même nature affectant le niveau rognonneux ont été signalés aussi par Bourseau et Elmi (1980) à l'extrémité SW de la bordure ardéchoise, dans le secteur de St-Ambroix, au nord d'Alès. Dans le reste de l'Ardèche sédimentaire, le niveau rognonneux présente néanmoins une régularité qui en fait un banc repère remarquable (Elmi 1967). Il n'est donc affecté de « slumps » qu'aux deux extrémités de la bordure ardéchoise ce qui suggère l'existence d'instabilités gravitaires et sédimentaires dans ces zones de transition entre la bordure ardéchoise et respectivement la plate-forme cévenole au sud et les hauts-fonds de Crussol au nord.

Du point de vue de l'histoire générale de la marge ardéchoise, ces phénomènes de slumping affectant le niveau rognonneux, correspondent à la réactivation du talus à la fin du Callovien dans la phase de flexuration et d'homogénéisation de la marge (Callovien–Tithonien, étape 4, voir chapitre Généralités).

## 2.2.5. Structures lithologiques énigmatiques

A l'échelle du Ravin du Chénier, j'ai observé, à la base des couches à spongiaires, des particularités lithologiques remarquables qu'il m'a paru important de signaler. Ces « anomalies » se développent localement entre les bancs n° 5 et 6 et correspondent à deux types d'objets géologiques différents : des lentilles et des colonnes carbonatées.

### 2.2.5.1. Les lentilles

Il s'agit de corps sédimentaires lenticulaires intercalés dans le niveau marneux entre les bancs n° 5 et 6. Ils ont été observés par exemple au niveau des coupes C6, C7 et C10. Ces lentilles ou « galettes » sont de dimensions modestes (diamètre : 0,1–1 m, épaisseur : 5–10 cm) mais possèdent une très forte densité (Fig. 50a,b). Leur surface externe est imprégnée



d'oxydes de fer formant une croûte rouge rugueuse dans laquelle peuvent se trouver quelques bioclastes épars (ex : brachiopodes, échinides, bélemnites) (Fig. 50c). Des lames minces et des plaques polies indiquent que ces lentilles sont constituées de débris de spongiaires siliceux (Figs 50b ; 51a) et de phénocristaux prismatiques organisés en gerbes et emballés dans une matrice micritique (Fig. 50c,d). Une analyse de diffraction aux rayons X sur une poudre réalisée à partir du broyage d'une lentille a révélé que les phénocristaux sont essentiellement de la célestine massive ( $\text{SrSO}_4$ ) (Fig. 51b).

La formation de ces lentilles reste énigmatique même si la présence, en si forte concentration de célestine sédimentaire, peut évoquer un phénomène hydrothermal sous-marin tel qu'il en existe actuellement dans plusieurs mers du globe et où se forment des amas de minéraux semblables comme la baryte ( $\text{BaSO}_4$ ) (Sahling *et al.* 2003, Aloisi *et al.* 2004).

#### 2.2.5.2. Les colonnes

Il s'agit de corps sédimentaires verticaux traversant généralement de part en part le banc n° 5. Ces corps ont une forme subcylindrique. Ces colonnes ont été observées au niveau de la coupe C2 (Fig. 52a) et entre les coupes C9 et C10 (Fig. 52b). Elles sont de taille variable (hauteur : 0,5–1 m ; diamètre 20–40 cm), présentent un débit en disque et sont essentiellement carbonatées.

La colonne de la coupe C2 est la plus réduite (Fig. 52c). Elle a été entièrement dégagée. Sa base prend naissance au sommet du banc n° 5 et la colonne s'élève ensuite sur 40–50 cm au sein des marnes sus-jacentes. Le sommet de la colonne présente une petite dépression (Fig. 52d). La morphologie générale ressemble à celle d'un tube cylindrique resserré à la base et déprimé à son sommet. Cette morphologie très particulière a probablement induit en erreur les anciens géologues et, les « grands spongiaires calcaires » au fond du Ravin du Chénier évoqués par Sayn et Roman (1928) correspondent certainement à ces colonnes.

La colonne située entre les coupes C9 et C10 est la plus développée. D'une hauteur d'un mètre environ pour un diamètre maximal de 40 cm, elle prend naissance dans les marnes sous-jacentes au banc n° 5, au niveau d'un mince lit sidéritique (Fig. 52e). Elle traverse le banc n° 5 en s'épaississant et s'élève ensuite dans les marnes surincombantes, sans atteindre le banc n° 6. Suite à l'érosion, son sommet n'est pas connu. Le débit en disque montre la présence de septarias remplies de calcite cristallisée (Fig. 52f). Une analyse calcimétrique a été effectuée sur toute la hauteur de la colonne confirmant sa nature essentiellement carbonatée, y compris dans les parties incluses dans les niveaux marneux (Fig. 52h).

La formation de ces colonnes pose problème et n'a pas été élucidée. Là encore, une origine hydrothermale peut être envisagée car il existe dans le registre sédimentaire actuel et fossiles des « colonnes » plus ou moins similaires mais qui souvent présentent un conduit central et s'accompagnent d'une faune benthique très particulière ce qui n'est pas le cas ici (Lorenson *et al.* 2002, Aiello 2005, Campbell 2006).

Enfin, il n'a pas été établi de relation directe entre les colonnes carbonatées et les lentilles exceptée leur localisation commune au niveau des bancs n° 5–6 qui n'est peut-être pas néanmoins fortuite.

#### 2.2.6. Corrélation avec les niveaux du Ravin des Mines

Il n'existe pas de continuité évidente entre le Ravin du Chénier et le Ravin des Mines et les affleurements ne permettent pas sur le terrain des observations continues au niveau du Col de Viau qui fait la jonction entre les deux ravins. La faille du Col de Viau entraîne des

variations de faciès et d'épaisseur conséquentes et explique au moins en partie les importantes différences sédimentaires et paléontologiques. Néanmoins, en m'appuyant sur le découpage biostratigraphique établi par Elmi (1967), j'ai pu faire des corrélations biostratigraphiques et lithostratigraphiques entre chacun des deux ravins (Fig. 53) :

- les couches à nodules du Lagerstätte de La Voulte et le minerai oolithique apparaissent comme contemporains des couches à spongiaires et sans doute d'une partie du premier niveau à fossiles noirs du Ravin du Chénier. Ils appartiennent à la première moitié de zone à *Gracilis* ;
- le second niveau à fossiles noirs, le niveau rognonneux et les faciès ferrugineux le surmontant sont contemporains du dépôt des minerais de fer du Ravin des Mines.
  - plus précisément, le niveau rognonneux, peu épais et fortement condensé, est contemporain du minerai de fer oxydé qui se développe dans la zone à *Coronatum*,
  - les marnes rougeâtres couronnées par un banc massif de calcaire sidéritique sont contemporaines du minerai lithoïde qui se développe dans la zone à *Athleta*,
  - les marnes verdâtres du Ravin du Chénier (*niv. 49 ?*) sont probablement synchrones des marnes vertes du Ravin des Mines (= zone à *Lamberti*).

Les faciès riches en fer (ex : calcaire ferrugineux, niveau rognonneux, lits sidéritiques, calcaire rouge brique) apparaissent uniquement dans le secteur amont du Ravin du Chénier qui est le plus proche du Ravin des Mines et le plus tectoniquement perturbé. Enfin, ces faciès ne se développent dans le Ravin du Chénier qu'à la fin du Callovien, lorsque la minéralisation prend fin dans le Ravin des Mines. L'homogénéisation des faciès ne semble survenir qu'à partir de la zone à *Lamberti* puis du dépôt des « Terres Noires ».

## 2.3. Affleurements complémentaires

### 2.3.1. Le Ravin de La Clapouze

J'ai choisi cet affleurement car il se trouve dans un contexte structural similaire à celui du secteur de La Voulte. Par ailleurs, il a livré une faune fossile dont la composition est assez proche de celle du Ravin du Chénier. Son analyse doit me permettre de mieux comprendre le paléoenvironnement du secteur de La Voulte.

#### 2.3.1.1. Description de l'affleurement

Au SW du Col de l'Escrinet, la série sédimentaire jurassique est mise à l'affleurement dans un étroit ravin d'orientation NE-SW creusé par le ruisseau de l'Escrinet (Fig. 26). Ce ravin est connu, depuis les travaux de Dumortier (1871), sous le nom de Ravin de La Clapouze mais il est aussi appelé parfois « L'Engoigne » ou encore « site de La Conchy ». Le contexte structural est très complexe : le Ravin de La Clapouze s'inscrit dans un polygone dont les côtés sont matérialisés par les failles hercyniennes de l'Escrinet et de La Conchy, les « accidents vellaves de La Conchy » et plusieurs failles cévenoles sans nom parallèles à la faille bordière de St-Etienne-de-Boulogne (Figs 26a ; 27a). Les terrains sédimentaires affleurent principalement en rive gauche notamment au niveau d'un méandre formé par le ruisseau de l'Escrinet qui a creusé une petite falaise d'une vingtaine de mètres de hauteur dans les alternances marno-calcaires du Bathonien. Ces couches présentent un pendage de 15° vers le SE (Figs 26b ; 27b).

### 2.3.1.2. Succession stratigraphique et datations

Les données ci-dessous proviennent de la synthèse de travaux précédents (Elmi 1967, Elmi 1990a, Elmi *et al.* 1993) et d'un travail de terrain que j'ai effectué avec S. Elmi (Université Lyon 1).

Dans le Ravin de La Clapouze, les couches du Bathonien reposent directement sur une paléosurface d'érosion qu'elles cicatrisent. Cette paléosurface est constituée de calcaires gréseux domériens (*niv.* 20) caractérisés, à leur sommet, par une bréchification intense (démantèlement sur place des sédiments par altération sous-marine et recimentation), des encroûtements ferrugineux et des fissures synsédimentaires à remplissage de matériel toarcien (*niv.* 22), aalénien ou encore bajocien inférieur. Les brèches gréseuses domériennes reposent elles-mêmes sur une autre surface d'érosion entaillée dans des grès grossiers du Trias supérieur (Formation bariolée d'Ucel *sensu* Elmi *et al.* 1996). Cette surface d'érosion très irrégulière s'intègre dans un paléorelief en marches d'escalier correspondant à une zone de talus sous-marin. Par ailleurs, un certain nombre d'affleurements de grès triasiques apparaissent de façon surprenante au sein de la bande d'affleurements du Bathonien. Ils sont reportés sur les cartes géologiques sous forme de « coins » isolés bordés d'accidents tectoniques. En accord avec S. Elmi (comm. pers. 2006), je pense que ces « coins » doivent être interprétés comme des olistolithes effondrés au pied du paléotalus généré par la faille de l'Escrinet.

La falaise du méandre de La Clapouze a été subdivisée par Elmi (1967) en deux grands ensembles lithologiques :

- un ensemble inférieur (*niv.* 37, Fig. 54a) daté du Bathonien inférieur qui comprend :
  - 10 m de bancs calcaires argileux séparés par des lits marneux centimétriques. Les bancs de la partie supérieure présentent un débit en boules (*niv.* 37a). La faune est assez pauvre : brachiopodes et radioles de cidaridés ;
  - 0,3 m de calcaire compact formant un banc aisément repérable (*niv.* 37b).
- un ensemble supérieur (*niv.* 38-39, Fig. 54a) daté du Bathonien moyen qui comprend :
  - un ensemble basal* affleurant en falaise (*niv.* 38, épaisseur : 20 m) :
    - 10 m de bancs calcaires alternant avec des niveaux marneux (*niv.* 38a) ;
    - 10 m d'alternance marno-calcaires s'étendant du sommet de la falaise jusque vers les replats de L'Engoigne (*niv.* 38b) (Fig. 54a,b). La faune est abondante (spongiaires, brachiopodes, crinoïdes) (Fig. 54c). Je suppose que c'est de ce niveau que proviennent les fossiles décrits par Dumortier (1871) ;
  - un ensemble sommital* :
    - 7 m d'alternance marno-calcaires s'étendant sur les replats de L'Engoigne (*niv.* 39a) avec de rares brachiopodes (Fig. 54a) ;
    - 5 m de calcaires plus massifs couronnant les Couches de La Clapouze (*niv.* 39b) et surmontés par les premières marnes des Couches de Plat-Redon.

Ces ensembles constituent les deux membres d'une formation régionale définie par Elmi (1967) dans ce secteur : les Couches de La Clapouze (épaisseur : 30–40 m). J'ai relevé une certaine confusion dans la littérature en ce qui concerne l'extension verticale de cette formation : la définition originale de Elmi (1967) ne s'appliquait qu'à l'ensemble supérieur (*niv.* 38-39). Elle a évolué au cours du temps et l'ensemble inférieur (*niv.* 37) a été intégré. Ainsi, Elmi *et al.* (1993) distinguent les Couches de La Clapouze (« membre inférieur ») du Bathonien inférieur et les Couches de La Clapouze (« membre supérieur ») du Bathonien moyen. J'ai retenu cette dernière définition car je me suis focalisé essentiellement sur le contexte paléostructural et la faune associée qui ont très peu évolué dans ce secteur durant l'intervalle Bathonien inférieur–Bathonien moyen.

### 2.3.2. Les Tardieux

J'ai choisi cet affleurement car il illustre les ravinements, basculements tectoniques et lacunes liés à la structuration de la paléomarge ardéchoise. Il a livré par ailleurs une faune très proche de celles du Ravin du Chénier et du Ravin de La Clapouze. Il est donc susceptible d'apporter des informations complémentaires pour l'interprétation du paléoenvironnement de La Voulte.

#### 2.3.2.1. Description de l'affleurement

Au sud d'Aubenas, la série sédimentaire jurassique vient buter contre l'axe Uzer–Vallon qui ferme le sous-bassin d'Aubenas (Figs 20 ; 55). A 500 m à l'ouest de Lachapelle-sous-Aubenas, au lieu-dit Les Tardieux, la série jurassique a été mise à jour dans les années 1970 lors de la rectification du tracé de la route D 103 (Fig. 28a). Actuellement, la qualité de l'affleurement ne permet plus les observations faites par le passé. Les dépôts bathoniens à éponges siliceuses qui m'ont plus particulièrement intéressé ne sont visibles que sur quelques mètres carrés embroussaillés en rive droite d'un ruisseau s'écoulant en contrebas de la D 103. Pour ces différentes raisons, les travaux de Elmi *et al.* (1993), Elmi (1990b) et des documents inédits (S. Elmi, comm. pers. 2006) ont servi de base pour synthétiser mes observations (Fig. 28a,b).

Du point de vue structural, le gisement des Tardieux est situé sur un bloc polyfaillé dont les principales faces sont matérialisées à l'ouest par la faille d'Aubenas (encore appelée « paléofaille d'Uzer »), à l'est par ses satellites cévenoles, au nord par la faille vellave de Chastrenas et plus au sud par l'axe Uzer–Vallon (Figs 28a ; 55).

#### 2.3.2.2. Succession stratigraphique et datations

L'affleurement des Tardieux peut être divisé en deux ensembles : un compartiment oriental et un compartiment occidental séparés l'un de l'autre par une faille cévenole F2 (Fig. 28b).

Dans le compartiment oriental, les marnes du Bathonien cachètent un escarpement de faille liasique F1 (Fig. 28c). L'escarpement est constitué de dépôts du Lias constitués de deux séries séparées par une paléosurface d'érosion :

- à la base, des calcaires du Sinémurien inférieur (Couches du Bosc, Elmi *et al.* 1996) ;
- au sommet, des calcaires à entroques du Toarcien supérieur (Couches du Riou-Petit, Elmi *et al.* 1996).

La paléosurface d'érosion se présente sous la forme de marches d'escalier entaillées dans les calcaires sinémuriens (Fig. 28c). Les calcaires toarciens viennent ensuite colmater les reliefs décapés, cimenter les zones altérées et remplir les cavités creusées au sein des calcaires sinémuriens. Des paléopentes synsédimentaires de 15°–20° ont été mesurées à la base des dépôts toarciens (Elmi 1987, 1990b) (Fig. 28c).

En contact tectonique contre les calcaires toarciens, les marnes du Bathonien appartiennent aux Couches de La Clapouze (Fig. 28c). Dans le secteur de Lachapelle, cette formation repose souvent directement sur le Toarcien supérieur ou par l'intermédiaire de lentilles calcaires de Bajocien (ex : affleurement de Pissevieille, Elmi 1967). Dans tous les cas, le dépôt des marnes bathoniennes se fait sur une surface de discordance dont le pendage peut atteindre 10°–15° (Elmi 1967, 1990b). Au Tardieux, ces marnes sont peu fossilifères. Toutefois, j'ai pu y récolter un spécimen d'éponge siliceuse.

Dans le compartiment occidental, entre F2 et F3 et au-delà de F3 (Fig. 28b), la série est nettement plus complète (réduction latérale de la lacune d'érosion), préservée dans un mini-graben d'une vingtaine de mètres de largeur. Les dépôts toarciens surmontent des calcaires du Domérien (Formation de Vaumalle, Elmi *et al.* 1996) qui reposent à leur tour sur des calcaires carixiens (Couches de La Garenne, *p.p.*) et des calcaires sinémuriens des Couches du Bosc.

### **3. Discussion sur l'origine des gisements de La Voulte : l'hypothèse de l'hydrothermalisme**

Certaines particularités sédimentaires déjà connues ou mises en évidence dans le secteur de La Voulte lors du travail de terrain plaident en faveur de l'existence de phénomènes hydrothermaux localisés.

#### **3.1. Le gîte de fer**

Les épais dépôts métallifères exploités autrefois pour le fer sont à l'évidence d'origine hydrothermale. Ils couronnent les marnes du Lagerstätte et sont clairement en relation avec la faille de La Voulte qui contrôle la morphologie lenticulaire du gîte. Par son activité synsédimentaire cette faille a pu drainer un certain nombre de fluides riches en métaux dissous, sulfures et sulfates à l'origine de la minéralisation ferreuse du gîte métallifère. Le gîte est par ailleurs circonscrit au seul Ravin des Mines et la minéralisation s'interrompt brutalement au niveau de la faille du Col de Viau. Le contrôle tectonique est donc étroit et suggère des phénomènes métallogéniques limités dans l'espace et dans le temps comme c'est souvent le cas au niveau des sources hydrothermales océaniques actuelles (Hrischeva et Scott 2007).

#### **3.2. Les minéralisations associées**

Les sédiments du Lagerstätte lui-même contiennent de fortes concentrations en phosphates métalliques dissous, carbonates de fer, sulfates et sulfures (Wilby *et al.* 1996) et de nombreux minéraux (ex : pyrite, chalcopryrite, galène, sidérite, baryte), à l'origine de la préservation des fossiles de La Voulte, sont inhabituels en si fortes concentrations dans les milieux sédimentaires classiques (Wilby *et al.* 1996). Ces minéralisations particulières sont par contre très fréquentes au niveau des sources hydrothermales sous-marines fossiles (ex : Haymon *et al.* 1984, Banks 1985, Kump et Seyfried 2005, Campbell 2006) ou actuelles (ex : Glasby et Notsu 2003, Jianbin *et al.* 2007). Par exemple au niveau de certains sites hydrothermaux océaniques actuels comme les fumeurs noirs se forment des amas riches en sulfures polymétalliques et sulfates (Ono *et al.* 2007, Zheng *et al.* 2007).

#### **3.3. Les manifestations périphériques**

Dans l'environnement proche du Lagerstätte, au Ravin du Chénier, les colonnes carbonatées et les lentilles de célestine massive sont peut-être aussi les témoins indirects de la remontée de fluides hydrothermaux. En effet, la présence de célestine massive est assez inhabituelle en milieu sédimentaire et suggère des processus de concentration chimique qui pourraient avoir une origine hydrothermale. Dans la nature actuelle, des amas de minéraux semblables (ex : baryte) se forment à l'aplomb de sources froides qui drainent des fluides riches en méthane et éléments chimiques

dissous (ex : Ba, Fe, Cu, Zn, Mn) (Greinert *et al.* 2002, Aloisi *et al.* 2004). Ces suintements sous-marins de méthane sont aussi à l'origine d'oasis de vie du même type que ceux existant au niveau des événements hydrothermaux des rides médio-océaniques (Sibuet et Olu 1998, Cordes *et al.* 2007). Néanmoins il semble que des lentilles de célestine massive du type de celles du Ravin de Chénier ne sont pas signalées ni dans le registre fossilifère ni dans la nature actuelle. Par ailleurs, aucune concentration particulière de faune n'a été relevée au niveau de ces lentilles.

En ce qui concerne les colonnes carbonatées, elles pourraient correspondre à des concrétions de carbonate authigène liées à des manifestations hydrothermales. Dans la nature actuelle, ce type de carbonate est connu depuis longtemps au niveau des sources froides sous-marines (« cold seeps ») d'où s'échappent des fluides riches en composés hydrocarbonés à l'origine de la précipitation de carbonates authigènes sous forme de colonnes, conduits, cheminées, ou monticules (Suess *et al.* 1985, Lorenson *et al.* 2002, Aiello 2005, Campbell 2006). Ces structures s'accompagnent aussi de fortes concentrations d'organismes benthiques (ex : bivalves, vers ; Sibuet et Olu 1998). Les colonnes carbonatées du Ravin du Chénier présentent par exemple des ressemblances morphologiques remarquables avec certains conduits actifs ou fossiles observés dans la région de Monterey Bay (Californie) et dont la formation est induite par des remontées de fluides hydrocarbonés (Lorenson *et al.* 2002, Aiello 2005). Elles peuvent être également comparées à des corps sédimentaires relativement similaires comme les pseudobiohermes des « Terres Noires » du site de Beauvoisin (bassin du Sud-Est) en particulier les petits édifices présents au sommet du gisement dans l'Oxfordien moyen (C. Gaillard, comm. pers. 2007). Leur formation est induite par des processus hydrothermaux (sources froides) localisés le long d'accidents tectoniques (Gaillard *et al.* 1985, Rolin 1987). Leur relation directe avec le jeu de failles actives a bien été démontrée (Gaillard et Rolin 1988). La plupart du temps, ces pseudobiohermes sont riches en fossiles, notamment en grands bivalves qui présentent des analogies remarquables avec certaines formes typiques des sites hydrothermaux actuels (Gaillard et Rolin 1986, Rolin *et al.* 1990, Gaillard *et al.* 1992). Cette concentration de faune benthique n'est pas présente au niveau des colonnes carbonatées du Ravin du Chénier. Néanmoins, certains pseudobiohermes avérés de Beauvoisin sont dépourvus de faune particulière (Rolin *et al.* 1990) ce qui suggère que l'absence de concentration d'organismes autour des colonnes du Ravin du Chénier n'est pas un argument suffisant pour rejeter l'hypothèse hydrothermale. Si la formation de ces colonnes est liée à l'arrivée de fluides, des analyses géochimiques devraient pouvoir faire la lumière sur leur nature et leur possible origine hydrothermale. En effet, dans la nature actuelle, la plupart des sources froides et suintements connus drainent en général des fluides riches en méthane et composés hydrocarbonés dont l'utilisation par des organismes chimiosynthétiques (ex : bactéries) conduit à la formation de carbonates authigènes à la signature isotopique très caractéristique (Peckmann *et al.* 1999, Lorenson *et al.* 2002, Canet *et al.* 2003, Naehr *et al.* 2007). Pour tester cette hypothèse, j'ai effectué plusieurs prélèvements sur les colonnes en vue de réaliser des analyses isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$ ) en collaboration avec G. Aloisi (Université Lyon 1) pour préciser l'origine des carbonates. Les résultats ne sont pas encore connus.

### 3.4. Conclusion

L'ensemble de ces manifestations hydrothermales possibles est bien en accord avec le fort contrôle structural mis en évidence dans le secteur de La Voulte. Les failles, par leur importance, affectent largement un socle cristallin composé de divers éléments minéraux susceptibles d'enrichir des fluides. En particulier, l'activité synsédimentaire de la faille majeure de La Voulte est très vraisemblablement à l'origine de phénomènes hydrothermaux. L'existence avérée ou probable de tous ces phénomènes hydrothermaux apparaît aussi comme un élément fondamental dans la compréhension des sites étudiés.

## 4. Synthèse

Les études menées sur ces différents gisements illustrent l'importance du contrôle structural sur les dépôts sédimentaires. Ces gisements sont tous localisés au pied de talus de faille ou d'escarpements jalonnant la paléomarge ardéchoise. Ils présentent généralement des sédiments fins qui se sont probablement déposés dans un milieu profond. Les variations d'épaisseur et de faciès sont très rapides et confirment l'importance du contrôle structural sur la sédimentation. A certains endroits (La Clapouze, Les Tardieux), ces sédiments se déposent sur de véritables paléoreliefs sous-marins, témoins d'une activité tectonique très forte. A d'autres endroits (La Voulte), ils peuvent être affectés de glissements synonymes d'instabilités gravitaires liées à la nature accidentée de la paléotopographie sous-marine. Enfin, les dépôts métallifères et certaines structures sédimentaires du secteur de La Voulte suggèrent l'existence de phénomènes hydrothermaux probablement liés à l'activité tectonique.

En résumé, bien qu'ils ne soient pas toujours contemporains, ces gisements se sont mis en place dans un cadre structural et sédimentaire très semblable. Selon leur âge et leur situation paléogéographique, ils ont enregistré différentes étapes de la structuration de la paléomarge ardéchoise (Fig. 55).





# Recherche d'une signature paléoenvironnementale

---

## 1. Introduction

Le Lagerstätte de la Voulte n'a fait que l'objet d'études paléontologiques ponctuelles et rien de précis n'existe dans la littérature concernant le milieu dans lequel vivait la faune remarquable. Rechercher des informations permettant de préciser le contexte paléoenvironnemental m'est apparu comme un objectif prioritaire. Deux sources d'informations complémentaires sont disponibles : (1) le Lagerstätte lui-même (= Ravin des Mines) et (2) les zones proches du Lagerstätte avec notamment le Ravin du Chénier.

J'ai d'abord analysé les faunes du Ravin du Chénier pour les raisons suivantes :

- (1) Dans le Ravin du Chénier, la continuité des affleurements (500–600 m) et l'épaisseur des dépôts (30 m de marno-calcaires) permettent des observations lithologiques à grande échelle. Le contenu paléontologique est différent de celui du Lagerstätte de La Voulte. Les organismes (ex : éponges, échinodermes, brachiopodes) n'ont pas bénéficié des conditions de fossilisation exceptionnelle qui prévalaient dans le Ravin des Mines pourtant distant que d'environ 150 m. La préservation est donc classique, seuls les restes biominéralisés à l'origine (ex : squelettes siliceux, ossicules carbonatés) sont présents. Néanmoins certains fossiles tels que les éponges siliceuses et les crinoïdes pédonculés apportent, de par leur nature, de nouvelles données paléoenvironnementales indirectes sur le Lagerstätte de La Voulte.
- (2) Le Ravin des Mines ne présente pas de conditions aussi favorables pour une étude paléoenvironnementale. En effet, les roches sont exposées de façon discontinue et sur de faibles surfaces (quelques m<sup>2</sup>) limitant de fait l'acquisition de données lithologiques précises. Les couches calloviennes sont fortement redressées contre le miroir de faille de La Voulte et présentent un pendage pouvant atteindre 60°. Les dépôts fossilifères à conservation exceptionnelle (Lagerstätte de La Voulte) sont peu épais (5–6 m de marnes à nodules). Ces conditions ne sont pas favorables à l'acquisition des données de terrain. Enfin, les prélèvements de fossiles effectués lors des fouilles des années 1980 (J.-C. Fischer, MNHN de Paris) ne sont pas replacés avec précision dans la succession stratigraphique. Bien qu'exceptionnels par leur conservation, les nombreux fossiles présents dans les collections ne permettent pas de reconstituer la structure des communautés. Ils peuvent néanmoins être utilisés comme indicateurs paléoenvironnementaux et paléoécologiques, notamment *via* des comparaisons avec des faunes des milieux actuels.

## 2. Faune du Ravin du Chénier

### 2.1. Introduction

Les dépôts calloviens du Ravin du Chénier livrent une abondante faune composée principalement d'éponges siliceuses, d'échinodermes (crinoïdes pédonculés, échinides réguliers, astérides), de brachiopodes, de bivalves et d'ammonites. Cette faune a fait l'objet d'études ponctuelles qui sont restées essentiellement systématiques et n'ont que très rarement abordé les problèmes paléoécologiques et paléoenvironnementaux. J'ai étudié les composantes fauniques les plus typiques et les plus abondantes de cette localité, à savoir les éponges siliceuses et les crinoïdes pédonculés.

### 2.2. Eponges siliceuses et crinoïdes pédonculés

Les résultats développés ci-dessous ont été en partie présentés dans une communication orale lors du 7<sup>ème</sup> Congrès International sur le Jurassique (Pologne, 2007) :

**Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., Gaillard, C., 2006.** The environmental setting of the La Voulte Lagerstätte (Callovian, France): new data. 7th International Congress on the Jurassic System, Poland, Krakow, September 6-18, 2006, (abstract). *Volumina Jurassica* 4, 112–113. (**annexe 1**).

Ils ont aussi fait l'objet d'une publication plus détaillée dans la revue *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* :

**Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J.-P., Hantzpergue, P., 2007.** The La Voulte Lagerstätte (Callovian): Evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 250 (4-5), 216–236. (**annexe 2**).

#### 2.2.1. Travaux anciens

Les niveaux à spongiaires du Ravin du Chénier sont connus depuis très longtemps. Les notes manuscrites de Fournet (1842–1865) les mentionnent plusieurs fois et attestent que « *les marnes à Scyphis* » sont repérées très tôt mais aucune description faunique n'est proposée. Jusqu'au milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle, les affleurements ne permettent pas des investigations très poussées et la connaissance des éponges et crinoïdes fossiles reste balbutiante avec les travaux pionniers de Goldfuss (1826–1833). Les premières descriptions et listes d'éponges et de crinoïdes sont publiées par Dumortier (1871). Ses récoltes abondantes de matériel et ses descriptions du Ravin du Chénier indiquent que les affleurements sont devenus plus accessibles probablement en raison du développement de l'agriculture. Du point de vue stratigraphique, Dumortier (1871) ne parle que d'un « *très petit niveau à spongiaires* » à quelques mètres en dessous des « *niveaux à fossiles noirs* » qui correspond vraisemblablement à un lit fossilifère au sein de la Lentille à Hexactinellides *sensu* Sayn et Roman (1928).

Ce n'est qu'avec les travaux systématiques de Moret (1926, 1928) que la biodiversité des éponges est mieux connue avec 16 espèces différentes attribuées aux Hexactinellides et aux Lithistides. La faune d'éponges est alors considérée comme l'une des plus belles du Jurassique moyen notamment par son excellent état de conservation. Ces résultats sont ensuite complétés par Lagneau-Hérenger (1951) avec la description d'une nouvelle espèce issue des

collections anciennes de l'Institut Dolomieu (Université de Grenoble), et par Ziegler (1962) avec un travail de révision systématique sur *Craticularia parallela* et *Stauroderma inversa*.

Les crinoïdes pédonculés quant à eux n'ont pas été étudiés ni illustrés en détail depuis la monographie de Sayn et Roman (1928) où ils sont simplement inventoriés.

En conclusion, les éponges et les crinoïdes du Ravin du Chénier n'avaient fait l'objet d'aucune étude depuis la fin des années 1920. Leur distribution verticale et leur extension latérale n'avaient encore jamais été définies et aucune analyse paléoécologique les concernant n'était disponible.

## 2.2.2. Eponges siliceuses : nouvelles données

### 2.2.2.1. Approche paléontologique

#### 2.2.2.1.1. Répartition et préservation

Mes récentes observations de terrain indiquent que les éponges siliceuses sont présentes dès la base des Couches de Rompon, sur une vingtaine de mètres d'épaisseur (*niv.* 42–43). Les 5–6 derniers mètres correspondent à la célèbre « Lentille à Hexactinellides » *sensu* Sayn et Roman (1928). Ce terme peut prêter à confusion car il fait penser à une bioconstruction à spongiaires. Ces dernières sont relativement communes au Jurassique supérieur où elles sont couramment appelées « biohermes à spongiaires ». Elles correspondent à des corps sédimentaires typiques, parfois plus ou moins lenticulaires, dans lesquels les éponges participent activement, avec d'autres organismes, à la bioconstruction (Gaillard 1983, Beresi 2001, Olivier 2004). Les faciès du Ravin du Chénier, où les éponges sont dispersées dans les sédiments, sont bien différents et n'ont donc rien en commun avec de telles structures bioconstruites. La « Lentille à Hexactinellides » désigne une accumulation d'éponges au sein d'un corps marneux et suggère que les éponges ne s'observent qu'à cet endroit alors que j'ai pu mettre en évidence qu'elles sont présentes, parfois en grande abondance, dans les sédiments sous-jacents (Figs 42 ; 45). Pour des raisons historiques évidentes, je pense que l'expression « Lentille à Hexactinellides » doit être conservée tout en sachant qu'elle ne décrit pas tous les niveaux livrant des éponges dans le Ravin du Chénier et désigne plutôt un ensemble lithologique bien repérable dans le paysage.

Si la répartition verticale des éponges semble relativement constante le long des coupes du Ravin du Chénier avec probablement une légère augmentation au niveau de la lentille, je me suis aperçu que leur extension latérale évolue. Leur abondance numérique est maximale autour des coupes C4–C8. Une réduction progressive du nombre d'échantillons puis leur disparition s'observe en aval (coupes C1–C3) et en amont (coupes C9–C14) (Fig. 45). Les éponges sont donc circonscrites à une bande d'affleurement d'environ 500 m au-delà de laquelle elles disparaissent.

Ces éponges appartiennent exclusivement au groupe des éponges siliceuses (Hexactinellides, Lithistides). Elles ont conservé leur réseau siliceux qui se dégage aisément par action d'un acide. Cette conservation de la silice est particulièrement rare pour être soulignée. En effet, très souvent, les fossiles d'éponges jurassiques se présentent sous la forme de « momies calcaires » caractérisées par le remplacement des parties molles par du calcaire et par une conservation partielle du squelette par remplacement, après dissolution, de la silice originelle par de la calcite (Gaillard 1983, Mock et Palmer 1991).

### 2.2.2.1.2. Diversité et abondance relative

Les résultats développés ici se basent sur les éponges que j'ai récoltées lors du levé des coupes dans le Ravin du Chénier (69 spécimens bien identifiés). A ce nouveau matériel, s'ajoutent les échantillons déposés dans les collections de l'Université Lyon 1 (Collections FSL, 72 spécimens) et de l'Institut Dolomieu, Université de Grenoble (Collections ID, 44 spécimens). Huit spécimens publiés par Dumortier (1871) et 48 par Moret (1928) ont aussi été intégrés. Les listes d'éponges établies par Dumortier (1871), Moret (1926, 1928) et Lagneau-Hérenger (1951) ont été révisées et complétées à partir d'observations personnelles et à la lumière des travaux les plus récents traitant de la systématique du groupe (Melh 1992, Pisera 1997, Tabachnick et Reisswig 2002). La classification utilisée est celle proposée par Reid (2004a,b,c) dans l'édition révisée du « *Treatise on Invertebrate Paleontology* » fondé par R.C. Moore.

L'ensemble du matériel comprend environ 240 spécimens bien identifiés à partir desquels les abondances relatives des différentes espèces d'éponges (hexactinellides et lithistides) ont été calculées.

Dans la faune d'éponges du Ravin du Chénier, j'ai pu identifier 17 espèces différentes dont 11 sont des Hexactinellides et 6 des Lithistides (Fig. 56a). Hexactinellides et lithistides se différencient notamment par le type de spicules et l'agencement de ces derniers au sein du réseau squelettique. Chez les Hexactinellides, le squelette siliceux est composé de spicules à six pointes appelés hexactines. Chez les Lithistides, il est formé de spicules spéciaux appelés desmes qui sont parfois très solidement articulés les uns aux autres et réalisent alors un réseau « dur comme de la pierre », d'où le nom de ces éponges.

Dans le Ravin du Chénier, en terme de biodiversité spécifique, ce sont les Hexactinellides qui prédominent (65 % des espèces). Elles sont représentées par 6 familles appartenant aux Hexactinosa (4 familles) et aux Lychniscosa (2 familles). Les lithistides (35 % des espèces) appartiennent uniquement au groupe des rhizomorines (Rhizomorina : 4 familles) (Fig. 56a).

Parmi cette faune d'éponges, de très nombreuses espèces ne sont connues que dans le secteur de La Voulte comme *Gevreya synthetica* (Fig. 57a), *Rhodanospongia robusta*, *Saynospongia palmicea* (Fig. 57b), *Azorica calloviensis* (Fig. 57c), *Verruculina gevrei* (Fig. 57d) *Verruculina multiforis* (Fig. 57e,f), ou encore *Morestispongia praegnans* (Fig. 57g-i). Plusieurs de ces éponges sont aisément identifiables en raison de leurs morphologies très caractéristiques. C'est par exemple le cas de *G. synthetica* avec sa forme érigée à base encroûtante et ses nombreux oscules latéraux (Fig. 57a), de *M. praegnans* avec sa forme en massue verruqueuse (Fig. 57g-i), de *S. palmicea* avec sa forme palmée (Fig. 57b). Cette dernière espèce possède une architecture originale constituée de côtes radiaires sur les flancs qui est peu courante chez les éponges. C'est une espèce rare décrite pour la première fois par Dumortier (1871) sur la base de deux échantillons aujourd'hui disparus. Moret (1928) a figuré un autre échantillon de cette espèce que je n'ai pas retrouvé dans les collections de l'Institut Dolomieu (Université de Grenoble). Le spécimen récemment récolté dans le Ravin du Chénier (Fig. 57b) est probablement l'unique exemplaire existant. D'autres éponges indéterminées présentent aussi une morphologie externe particulière. C'est par exemple le cas de petites formes biconvexes et fixées (Fig. 57m). Le faible nombre d'échantillons disponibles (3-4) ne permet pas de description paléontologique précise. Je n'ai pas comptabilisé ces éponges dans l'évaluation de la paléobiodiversité que je propose.

D'un point de vue quantitatif (Fig. 56b), la faune d'éponges est largement dominée par les hexactinellides (80,1 % des échantillons) devant les lithistides (19,9 % des échantillons). Le contraste observé au niveau de la biodiversité spécifique (hexactinellides : 65 % des espèces *versus* lithistides : 35 %) se trouve nettement accentué au niveau quantitatif. Parmi

les hexactinellides, les espèces les plus abondantes sont *Craticularia parallela* (34,0 % ; Fig. 58b–e), *Stauroderma inversa* (19,9 % ; Figs 57j–l ; 58a) *Craticularia dichotomans* (10,8 % ; Fig. 58f,g) et *G. synthetica* (5,8 %). Toutes les autres hexactinellides sont beaucoup moins bien représentées et leurs abondances relatives ne dépassent jamais 3 % (Fig. 56b). Les lithistides, les plus abondantes sont *M. praegnans* (6,6 %) et *Verruculina gevreyi* (4,6 %). Les autres espèces ne dépassent pas 3 % (Fig. 56b).

## 2.2.2.2. Approche actualiste

### 2.2.2.2.1. *Eponges siliceuses actuelles : données comparatives*

De nombreux aspects de la biologie et de l'écologie des éponges siliceuses actuelles demeurent incertains ou mal connus en raison de la grande profondeur de leur habitat qui n'autorise que de brèves observations *in situ* par l'intermédiaire de bathyscaphes et de caméras sous-marines télécommandées.

### 2.2.2.2.2. *Conditions bathymétriques*

Les Hexactinellides actuelles sont considérées comme des éponges typiques d'environnements profonds et la presque totalité des espèces décrites vivent dans la zone bathyale. (Brusca et Brusca 2002). Elles présentent une distribution bathymétrique étendue entre 100 et 6 000 m mais restent toutefois rares entre 100 et 200 m de profondeur. En règle générale, les plus grandes abondances numériques et la plus forte diversité sont rencontrées entre 200 et 2 000 m, dans la zone bathyale au-dessous du talus continental (Sara et Vacelet 1973, Leys et Lauzon 1998, Janussen *et al.* 2004). L'écologie des éponges siliceuses est difficile à étudier *in situ* et l'acquisition directe de données environnementales souvent limitée par la profondeur (Leys et Lauzon 1998). La découverte d'hexactinellides formant de véritables bioconstructions actuelles au large des côtes de Colombie britannique (Canada) à une profondeur de 180–250 m a constitué une avancée considérable dans la connaissance des éponges fossiles et surtout des biohermes du Jurassique supérieur considérés jusqu'alors comme définitivement disparus (Conway *et al.* 2001, Krautter *et al.* 2001).

Les Lithistides actuelles vivent à des profondeurs plus faibles que les hexactinellides, entre 200 et 700 m. Les milieux les plus profonds sont colonisés majoritairement par les rhizomorines (Van Soest et Stentoft 1988, Pisera 1997).

### 2.2.2.2.3. *Habitat et écologie*

De grandes concentrations d'éponges siliceuses vivent actuellement au niveau des talus continentaux où l'hydrodynamisme offre des conditions optimales (courants et grands échanges d'eau, particules organiques en suspension, taux de sédimentation faible ou modéré) pour leur installation et leur colonisation pérenne (Gage et Tyler 1991). Par exemple, en Méditerranée, les falaises sous-marines et talus abrupts qui jalonnent le bord de la plate-forme continentale constituent des habitats propices aux éponges siliceuses qui s'y développent parfois en abondance (Vacelet 1969, 1979). En règle générale, la topographie escarpée du milieu bathyal est très favorable au développement des hexactinellides et de nombreuses observations et dragages révèlent la présence de grandes concentrations d'éponges à proximité de zones de talus rocheux ou d'escarpements sous-

marins (Pérès 1972). Dans ces zones, les ruptures de topographie génèrent des turbulences et des courants au sein de la masse d'eau particulièrement appréciés par les organismes filtreurs que sont les éponges (Gage et Tyler 1991).

Dans la nature actuelle, les morphologies symétriques, régulières et érigées (forme hautes) caractérisent les éponges siliceuses vivant aux plus grandes profondeurs (Fig. 59b,f,g ; Tabachnick 1991, Finks 2003). Ces morphologies représentent probablement la réponse adaptative la plus adéquate pour vivre dans un milieu au transit sédimentaire fort (zone de talus) et sur un fond meuble relativement vaseux (Fig. 59c). Les hexactinellides adoptent ces formes érigées pour élever leur corps au-dessus du substrat et pour maintenir ainsi leur système aquifère au-dessus des niveaux turbides riches en flocculants. Par ailleurs, dans les eaux calmes, les morphologies tubulaires (ex : Fig. 59f) permettent de séparer plus efficacement au niveau de la cavité atriale les circulations d'eau entrante et sortante et d'éviter ainsi des recyclages intempestifs (Trammer 1983).

En ce qui concerne le substrat, les hexactinellides actuelles s'ancrent souvent dans le substrat *via* un unique et long spicule (Fig. 59d ; Roux *et al.* 1991a) ou *via* une touffe de spicules (Fig. 59c ; Roux *et al.* 1991a). Si certaines hexactinellides vivent sur des substrats meubles ou vaseux, de nombreuses espèces préfèrent néanmoins des fonds fermes ou durs (ex : pavements de coquilles) ou des substrats durs tels que des rochers (Tabachnick 1991).

### 2.2.2.3. Approche paléoécologique

#### 2.2.2.3.1. Taphonomie et autochtonie

J'ai observé que les éponges du Ravin du Chénier sont rarement préservées en position de vie et sont dispersées dans le sédiment. Elles sont souvent retrouvées couchées sur le côté, dans le plan de stratification. Cela n'indique pas nécessairement un transport post-mortem important car il s'agit souvent de formes érigées (tube, cône) qui, après leur mort, ont pu s'abattre sur place dans le sédiment meuble. En effet, après la mort, la position couchée sur le côté est la plus stable pour de telles morphologies. Plusieurs éponges à la morphologie délicate telles que des formes ramifiées (Fig. 58e) ou des formes tubulaires étroites (Fig. 58b) sont complètes et suggèrent des organismes autochtones ou très peu déplacés après leur mort. Des échantillons complets ou non possèdent même encore leur base de fixation par encroûtement (Fig. 57a,k). Parmi les bases de fixation isolées, certaines présentent un fragment du substrat sur lequel elles étaient fermement cimentées (Fig. 58i,j). Sur quelques exemplaires, il est possible de voir que ce substrat est de nature cristalline et qu'il s'agit plus précisément de micaschiste (Fig. 58j). Ces bases de fixation prouvent que des éponges pouvaient se développer dans des zones sous-marines où le socle hercynien affleurerait probablement à la faveur des failles décrites précédemment. Sachant que le milieu de dépôt de ces éponges est essentiellement dominé par les marnes, leur milieu de vie originel était donc un peu éloigné et sans doute situé plus en amont, probablement sur les paléopentes de l'actuel horst de St-Cierge-La-Serre où micaschistes et gneiss sont dominants. Néanmoins, la qualité de préservation des spécimens limite nécessairement un transport post-mortem long ou de très forte énergie. La faune d'éponges siliceuses du Ravin du Chénier doit être donc considérée comme autochtone à parautochtone.

### 2.2.2.3.2. Mode de fixation

Le mode de fixation des éponges est un paramètre important pour permettre de préciser la nature du substrat (meuble, ferme, dur) que ces organismes colonisaient. Dans la nature actuelle, il existe principalement trois modes de fixation différents chez les éponges :

- fixation par encroûtement basal : la partie basale de l'éponge s'élargit latéralement pour permettre l'attachement à un substrat dur (Fig. 59a,b) ;
- fixation par un faisceau basal de spicules : la partie basale de l'éponge s'individualise en un pédoncule plus ou moins proéminent. Les spicules basaux se réunissent en un faisceau plus ou moins resserré pour permettre l'ancrage de l'éponge dans un substrat meuble. La touffe de spicules basaux peut être plus ou moins épaisse et plus ou moins haute au-dessus du substrat (Fig. 59c) ;
- fixation par un unique et très long spicule siliceux : le spicule peut atteindre 3 m de long chez certains genres actuels (ex : *Hyalonema*, *Monorhaphis*). Il permet d'élever très nettement en hauteur le corps de l'éponge au-dessus du substrat meuble et de résister à l'enfouissement (Fig. 59d,e).

Dans le fossile, l'identification de ces différents modes de fixation n'est pas toujours aisée. Il faut procéder par déduction et comparaison avec l'Actuel. Par exemple, la fixation par un très long spicule siliceux est très difficile à démontrer mais bien souvent, la morphologie de l'éponge fossile est incompatible avec un tel mode de fixation qui peut alors être exclu. La fixation par un faisceau de spicules semble plus facile à mettre en évidence chez les éponges qui présentent un renflement basal caractéristique de l'insertion probable d'une touffe de spicules. La fixation par base encroûtante est la plus facile à identifier lorsque la partie basale de l'éponge est préservée.

La partie basale de nombreuses éponges du Ravin du Chénier n'est pas préservée ce qui rend difficile l'identification de leur mode de fixation. Toutes issues de sédiments marneux correspondant à l'origine à un substrat meuble de nature vaseuse, ces éponges ne présentent pas néanmoins de preuve indubitable d'un ancrage dans un tel substrat. Si la plupart des morphologies observées excluent une fixation par un unique spicule, certains échantillons suggèrent la possibilité d'une fixation dans un substrat vaseux par un court faisceau basal de spicules (Fig. 58k).

Enfin, comme remarqué précédemment, plusieurs éponges possèdent clairement une base encroûtante indiquant une fixation sur un substrat dur (Figs 57a,k ; 58h-j). Ces bases sont élargies et peuvent être cimentées soit sur des fragments de socle (micaschiste, Fig. 58j) soit sur des fragments de coquilles carbonatées (bivalves, Fig. 58i).

### 2.2.2.3.3. Morphologie

La morphologie des éponges est un caractère important pour formuler des hypothèses paléoécologiques et paléoenvironnementales. Les éponges sont des organismes très plastiques dont la morphologie est souvent influencée par le milieu de vie (agitation, profondeur, taux de sédimentation, substrat). Quel que soit le type d'éponges (calcaires, siliceuses) la forme du corps évolue en réponse aux modifications des paramètres environnementaux. Dans le fossile, la forme des éponges apparaît donc comme un indicateur relativement fiable des conditions paléoenvironnementales qui régnaient dans un lieu particulier. Plusieurs études illustrent les liens entre morphologies et conditions paléoécologiques (Gaillard 1983, Beresi 2003) mais la plupart concernent des éponges siliceuses associées à des bioconstructions où les

morphologies (en assiette, en coupe évasée) sont différentes de celles présentes à La Voulte. Dans la nature actuelle, de nombreuses études illustrent les liens entre variations morphologiques et paramètres environnementaux tels que l'agitation du milieu, la profondeur, l'intensité lumineuse, le taux de sédimentation. Les travaux sur les éponges siliceuses actuelles bien que rares, existent (ex : Tabachnick, 1991, Finks, 2004) et sont essentiels pour l'interprétation de la signification paléocéologique des éponges du Ravin du Chénier.

L'observation de la forme externe des éponges fossiles du Ravin du Chénier m'a permis de distinguer dix morphotypes (Fig. 60a). L'intérêt de travailler sur des morphotypes indépendamment de toute identification spécifique permet aussi de s'affranchir en partie des problèmes de détermination et de préservation anatomique insuffisante. J'ai ensuite calculé les pourcentages de morphotypes différents à partir de 240 échantillons environ.

Parmi les éponges du Ravin du Chénier, les morphologies sub-coniques (28,8 % des échantillons) et coniques (16,3 %) sont dominantes suivies par les morphotypes cylindriques (10,8 %), claviformes (10,8 %) et ramifiés (10,8 %). Les éponges cupuliformes (7,9 %), auriformes (7,1 %), globulaires (4,2 %), biconvexes (2,5 %) et palmées (1,7 %) sont beaucoup moins fréquentes (Fig. 60b).

#### 2.2.2.3.4. *Encroûtement par épizoaires*

Le commensalisme est très fréquent chez les éponges (Brusca et Brusca 2002) et le corps de nombreuses espèces est utilisé comme refuge temporaire ou substrat d'installation permanent par de nombreux invertébrés (crustacés, ophiures, vers). Les éponges mortes ou les parties nécrosées d'éponges vivantes sont aussi fréquemment encroûtées par divers petits invertébrés sessiles. Les modalités d'encroûtement des éponges par des épizoaires permettent d'apprécier le taux de sédimentation, la profondeur du milieu ou encore la pénétration de la lumière (Ziegler 1964, Gaillard 1983, Tabachnick 1991, Beresi 2003). Ce phénomène de colonisation à la surface des éponges est très commun dans la nature actuelle mais aussi dans le registre paléontologique. Il a été plus particulièrement étudié chez les communautés d'éponges siliceuses du Jurassique supérieur européen qui participent activement, dans la zone circalittorale, à la construction de biohermes microbialitiques (Gwinner 1976, Gaillard 1983, Pisera 1997, Olivier 2004, Olivier *et al.* 2004). En général, les éponges du Jurassique supérieur (discoïdes et cupuliformes) sont très encroûtées et montrent une répartition sélective des organismes encroûtants commandée notamment par la lumière. Les croûtes microbialitiques, générées par des communautés microbiennes photosynthétiques, se développent sur les faces supérieures du corps des éponges qui sont exposées à la lumière. En revanche, les épizoaires tels que serpules, bryozoaires et brachiopodes thécidés sont des organismes sciaphiles. Ils vivent dans des zones protégées de la lumière et se concentrent donc sur les faces inférieures des éponges. Cette polarité est un bon indicateur de pénétration de la lumière (zone euphotique) et donc de la profondeur de la tranche d'eau. La diversité et l'abondance d'une faunule d'épizoaires suggèrent aussi un taux de sédimentation modéré et des eaux peu turbides car, comme les éponges, la plupart des épizoaires sont des organismes filtreurs.

Contrairement aux éponges circalittorales du Jurassique supérieur, celles du Ravin du Chénier ne possèdent pas d'encroûtement microbialitique et les épizoaires sont extrêmement rares. Lorsqu'ils sont présents, ils se trouvent systématiquement sur les faces supérieures des éponges (morphotypes auriforme, cupuliforme) ou sur leur faces externes (morphotypes sub-conique, conique). Sur 240 échantillons examinés, quatre principaux types de micro-encroûtants ont été reconnus : (1) des serpules (10 tubes isolés sur différents fragments d'éponges, Fig. 58l), (2) de petites huîtres (une valve, Fig. 58m), (3)



de petits crinoïdes pédonculés (une embase de cyrtocrinidé, Fig. 58n1) et (4) de petites éponges encroûtantes (un spécimen, Fig. 58n2).

L'encroûtement des éponges est donc très réduit. Il est possible d'affirmer qu'il n'y a pas eu de véritable colonisation du vivant des éponges et encore moins de colonisation massive post-mortem comme cela est souvent souligné pour les éponges des biohermes du Jurassique supérieur (Gaillard 1983).

### 2.2.3. Crinoïdes pédonculés : nouvelles données

#### 2.2.3.1. Approche paléontologique

##### 2.2.3.1.1. Répartition et préservation

Dans le Ravin du Chénier, les crinoïdes pédonculés sont relativement abondants et se rencontrent associés aux éponges siliceuses dans les mêmes couches (*niv.* 42–43). Ils se présentent sous la forme d'ossicules carbonatés isolés et dispersés essentiellement dans les niveaux marneux des coupes C3–C11. Leur répartition spatiale est donc limitée et coïncide globalement avec celle des éponges.

##### 2.2.3.1.2. Diversité et abondance relative

Les résultats que je présente dans cette partie se basent sur les ossicules de crinoïdes pédonculés récoltés lors du travail de terrain dans le Ravin du Chénier et sur certains échantillons conservés dans les collections de l'Université Lyon 1 (Collections FSL). L'ensemble du matériel est constitué de plusieurs centaines de columnales (articles du pédoncule) et de brachiales isolées (articles des bras) de cyrtocrinidés et d'isocrinidés ainsi que de calices de cyrtocrinidés (= coupes, 125 specimens). Les monographies anciennes sur les crinoïdes pédonculés (de Lorient 1882–1884, Jaekel 1907) et les travaux plus récents (Rasmussen 1961, 1978 ; Arendt 1974 ; Hess 1975 ; Pisera et Dzik 1979 ; Žižt 1983) ont été utilisés pour l'identification des spécimens du Ravin du Chénier. Des comptages sur les calices de cyrtocrinidés ont permis d'évaluer l'abondance relative de chaque espèce présente.

La faune de crinoïdes du Ravin du Chénier comprend majoritairement des cyrtocrinidés et dans une moindre proportion des isocrinidés (Fig. 61a).

Les cyrtocrinidés (Cyrtoerinida) sont de petits crinoïdes (hauteur : 4–5 cm) fixés au substrat soit par un court pédoncule (sous-ordre des Cyrtoerinina) soit directement par leur calice (sous-ordre des Holopodina). Il s'agit de formes très robustes qui ont des bras généralement courts, peu nombreux, et pouvant s'enrouler sur eux-mêmes en cas de danger (voir Fig. 62a–d pour les postures typiques). Le calice peut être dissymétrique (d'où le nom de ces crinoïdes recourbés). Le pédoncule est court avec moins de 10 columnales et sa partie distale (= embase) est cimentée sur le substrat.

Les cyrtocrinidés du Ravin du Chénier sont exclusivement des formes avec pédoncule (Cyrtoerinina) et regroupent 6 espèces (Fig. 61a). Ils sont représentés par des ossicules isolés (calices, brachiales, columnales, embases) et appartiennent à trois familles différentes : (1) les Eugeniocrinitidae avec *Eugeniocrinus dumortieri* (Figs 62a ; 63a) et *Lonchocrinus* sp. (Figs 62b ; 63b,c), (2) les Sclerocrinidae avec *Cyrtoerinus nutans* (Figs 62c ; 63d–h), *Cyrtoerinus nutans* var. *voultensis* (Fig. 63i) et *Gammarocrinites compressus* (Fig. 63j) et, (3)

les Phyllocrinidae avec *Phyllocrinus colloti* (Figs 62d ; 63o,p). Une autre espèce d'affinités incertaines mais ressemblant morphologiquement aux cyrtocrinidés est aussi présente : il s'agit de *Dolichocrinus aberrans* (Fig. 63n), petit crinoïde décrit pour la première fois par de Loriol (1882) à partir d'un échantillon récolté dans le secteur de La Voulte-sur-Rhône.

Les isocrinidés (Isocrinida = pentacrines *sensu* Roux 1978) sont des crinoïdes dont le pédoncule hétéromorphe est pourvu de cirres et dont les articulations présentent une surface typiquement pentalobée (voir Figs 62e ; 64a,b pour la posture typique). Parmi ces crinoïdes, deux groupes sont généralement distingués : (1) des formes balanocrines qui possèdent des columnales à section circulaire montrant des surfaces articulaires pétales subtriangulaires, les zones interpétales étant étroites, aux bords parallèles (Rasmussen 1978) et, (2) des formes isocrines à section étoilée ou pentagonale. À l'extrémité proximale du pédoncule, le calice porte de nombreux bras armés de pinnules et organisés en une large couronne permettant à l'organisme de filtrer les courants en adoptant une forme de parachute (Fig. 64a ; Macurda et Meyer 1974, 1976). Chez les isocrinidés, l'ancrage peut se faire par une embase encroûtante sur substrat dur (ex : certaines formes isocrines fossiles) ou par l'intermédiaire des cirres de l'extrémité distale du pédoncule qui traînent sur le fond et s'accrochent aux moindres aspérités du fond (ex : Fig. 64a,b ; certaines formes balanocrines fossiles et actuelles). La hauteur totale de l'organisme adulte dépasse généralement 10 cm.

Les isocrinidés du Ravin du Chénier sont peu abondants (quelques ossicules) et uniquement représentés par des columnales circulaires (formes balanocrines) de *Balanocrinus dumortieri* (Fig. 63r,s). Contrairement aux petits cyrtocrinidés, *B. dumortieri* était un crinoïde de grande taille (hauteur : 30–50 cm) qui s'ancrait sur le fond par l'intermédiaire de ses cirres distales.

D'un point de vue quantitatif, *C. nutans* est l'espèce dominante (71 % des calices de cyrtocrinidés, Fig. 61b). Les autres espèces sont beaucoup moins abondantes et ne dépassent jamais 10 % (ex : *G. compressus* 8,7 % ; *P. colloti* 7,1 % ; Fig. 61b).

### 2.2.3.2. Approche actualiste

#### - données comparatives sur les cyrtocrinidés et les crinoïdes d'eau profonde

Les deux groupes de crinoïdes pédonculés (Cyrtocrinida et Isocrinida) présents dans le Ravin du Chénier ont des représentants dans la nature actuelle (voir par ex : Améziane et Roux 1997). De nombreuses campagnes océanographiques récentes (ex : missions CALSUB, MUSORSTOM, CORINDON, Bourseau et Roux 1989, Bourseau *et al.* 1991, Roux *et al.* 1991a,b) et des observations *in situ* réalisées à partir de submersibles ou de caméras sous-marines ont apporté de nouvelles données sur la morphologie et l'écologie de ces organismes (voir David *et al.* 2006). Par exemple, des informations essentielles sur la biologie et l'écologie des cyrtocrinidés actuels ont été obtenues dans les années 1980 au cours de plusieurs missions françaises menées le long du talus bathyal de la Nouvelle-Calédonie (France, SW Pacifique, Bourseau *et al.* 1987). Ces expéditions ont permis de recueillir une faune bathyale dominée par des taxons archaïques (ex : crinoïdes, nautilies, éponges siliceuses, gastéropodes pleurotomaires, brachiopodes, échinides réguliers), proches de ceux du Jurassique européen (Améziane-Cominardi *et al.* 1987, Bourseau *et al.* 1991, Roux *et al.* 1991a). La faune de crinoïdes de Nouvelle-Calédonie est considérée depuis comme la plus ancienne de tous les océans actuels en raison de ses fortes ressemblances avec les faunes mésozoïques de la Téthys (Améziane-Cominardi *et al.* 1987, Bourseau *et al.* 1988, Améziane et Roux 1997).

Plusieurs plongées en submersible ont permis de découvrir et d'observer pour la première fois dans son milieu naturel une riche faune de cyrtocrinidés vivant à des profondeurs comprises entre 300 et 500 m (Roux *et al* 1991a,b). De nouvelles espèces de cyrtocrinidés ont été décrites notamment *Gymnocrinus richeri* (Bourseau *et al* 1987) qui est un petit crinoïde robuste possédant un pédoncule court et trapu ainsi qu'une couronne de bras dissymétriques pouvant s'enrouler sur eux-mêmes (Figs 62f ; 64c–e). *G. richeri* vit fixé sur des surfaces durcies (hardgrounds ; Fig. 64g) au sommet de guyots (seamounts) aux pentes très abruptes (Ride de Norfolk, Ride des Loyautés, Richer de Forges *et al.* 1987, Richer de Forges et Laboute 1989, Bourseau *et al.* 1991). Au niveau de ces surfaces, le taux de sédimentation est modéré et les courants relativement forts pourraient expliquer en partie les fréquents phénomènes de régénération observés au niveau de la couronne brachiale de *G. richeri* (Fig. 64f ; Bourseau *et al.* 1987). Selon Ausich *et al.* (1999a), ces signes de régénérations sont peut-être aussi le résultat de la prédation et existaient probablement déjà chez les Cyrtocrinida fossiles ce qui pourrait expliquer la forte variabilité morphologique observée par exemple chez *C. nutans*. Ces études dans les environnements actuels ont aussi révélé les caractéristiques morphologiques extrêmement proches entre les cyrtocrinidés actuels et mésozoïques. *G. richeri* est apparu comme un représentant de la famille des Hemicrinidae considérée autrefois comme éteinte depuis le Crétacé (Bourseau *et al.* 1987). Le plan d'organisation général de ce crinoïde le rapproche des genres jurassiques *Hemicrinus* et *Cyrtocrinus*. La morphologie générale de *G. richeri* est d'ailleurs très proche des reconstitutions anciennes proposées par Arendt (1974) pour *Hemicrinus* et par Jaekel (1891, 1907) pour différents cyrtocrinidés à partir d'articles dissociés (Fig. 62b,c). Pour ces différentes raisons, *G. richeri* peut être considéré comme un « fossile vivant ».

La faune de cyrtocrinidés de Nouvelle-Calédonie confirme aussi les préférences écologiques du groupe pour les milieux marins profonds (300–500 m), les zones escarpées (sommet de guyots aux pentes fortes : 20°), les substrats durs (taux de sédimentation modéré) balayés par des courants relativement forts (Roux *et al* 1991a). Ces différents paramètres écologiques étaient suspectés depuis longtemps par des générations de paléontologues avant que des populations de cyrtocrinidés puissent être observées *in situ* dans le Pacifique.

D'autres crinoïdes actuels vivent à grande profondeur tels que ceux appartenant aux familles des Isocrinidae et des Bathycrinidae. Cette dernière famille comprend, avec celle des Hyocrinidae, les crinoïdes actuels vivant aux plus grandes profondeurs. Parmi eux, *Naumachocrinus* a par exemple été récolté à des profondeurs comprises entre 800 et 1 000 m (Bourseau *et al* 1991, Améziane et Roux 1997). Dans le registre fossilifère, Rasmussen (1978) et Bourseau *et al.* (1991) suggèrent que *Dolichocrinus aberrans* pourrait être le plus ancien représentant de la famille des Bathycrinidae et donc un marqueur paléobathymétrique précieux. Sa présence en association avec les cyrtocrinidés du Ravin du Chénier est donc compatible avec les données paléoécologiques suggérées. De la même façon, certains isocrinidés actuels vivent à grandes profondeurs. En se basant sur les résultats de plusieurs campagnes océanographiques, Roux *et al.* (2006) indiquent que la profondeur minimale de l'habitat des formes balanocrines actuelles (ex : *Neocrinus decorus*) se situe autour de 250 m et peut atteindre 400 m. Ces crinoïdes présentent des ressemblances morphologiques frappantes avec leurs ancêtres mésozoïques. C'est notamment le cas de *Hypalocrinus naresianus* vivant au large des Philippines (Mer de Chine du Sud) à des profondeurs excédant 900 m (Bourseau *et al.* 1991) et présentant de fortes affinités avec le genre fossile *Balanocrinus*. *Balanocrinus* est d'ailleurs souvent considéré comme un bon indicateur de paléoenvironnements profonds (ex : Roux *et al.* 1988, Bourseau *et al.* 1988, 1998).

### 2.2.3.3. Approche paléoécologique

#### 2.2.3.3.1. Taphonomie et autochtonie

Les ossicules de cyrtocrinidés du Ravin du Chénier présentent un degré d'usure faible voire nul. Les surfaces des columnales, des brachiales et des calices sont nettes et ne présentent pas de traces d'altération (usure, biocorrosion, micritisation). Les granulations observables à la surface des brachiales (Fig. 63d) ou de certains calices (Fig. 63i) sont nettes. De même, certains calices présentent des perforations circulaires très nettes correspondant à l'ichnogenre *Tremichnus* (Brett 1985, Feldman et Brett 1998). Ces perforations ont été réalisées, du vivant du crinoïde, par des parasites de nature inconnue (Fig. 63h). Les images que j'ai réalisées au microscope électronique à balayage révèlent que les microstructures du stéréome des ossicules sont bien préservées, sans marques d'abrasion ou de corrosion (Fig. 63t). L'altération des ossicules de crinoïdes intervenant très tôt après la mort de l'organisme (Améziane-Cominardi et Roux 1987), l'excellente préservation des cyrtocrinidés du Ravin du Chénier suggère l'absence d'un transport long et/ou de forte énergie. Elle suppose aussi un enfouissement relativement rapide qui a joué un rôle considérable en limitant l'intervention des micro-organismes biocorrodeurs (champignons, bryozoaires, bactéries ; Améziane-Cominardi et Roux 1987). Comme pour les éponges siliceuses auxquels ils sont associés, les cyrtocrinidés du Ravin du Chénier sont autochtones ou parautochtones et vivaient probablement à proximité de leur milieu de dépôt et de fossilisation.

#### 2.2.3.3.2. Diversité morphologique et paléoécologie

Les ossicules de cyrtocrinidés sont bien diversifiés et la plupart des pièces squelettiques sont représentées : columnales, brachiales, calices, embases. Les calices sont les restes les plus abondants et je les ai d'ailleurs utilisés pour réaliser une analyse quantitative. Ils sont fréquemment dissymétriques (Fig. 63e) et le degré de dissymétrie de certains spécimens varie considérablement peut-être à cause des conditions environnementales (Arendt 1974, Žítt 1983). La forme recourbée du calice (« spoon-like pattern »), souvent liée à sa fusion avec les columnales proximales, pourrait correspondre, comme chez les formes actuelles, à une adaptation écologique à des courants marins unidirectionnels et relativement constants (Ausich *et al.* 1999a, Roux *et al.* 1991a). Les columnales sont fréquentes mais moins abondantes que les calices. Il s'agit soit de formes en tonnelet (ossicule cylindrique plus large que haut, Fig. 63k) soit de forme biconcave (ossicule cylindrique plus haut que large et avec un resserrement médian, Fig. 63l,m). Le rattachement de ces columnales à une famille précise de crinoïdes reste souvent hypothétique. Selon Goldfuss (1826–1833) et de Loriol (1882–1884), les premières formes pourraient correspondre aux tiges des *Eugeniocrinites* et les secondes à celles des *Cyrtocrinus*. Les brachiales sont beaucoup plus rares. Elles sont représentées par des primibrachiales (ossicules des séries proximales de brachiales) typiques des cyrtocrinidés avec une surface externe convexe et verruqueuse (Fig. 63d). Il existe aussi des primibrachiales axillaires (brachiale supportant deux bras latéraux) avec une longue épine médiane assurant la protection de deux rangées de fines secondibrachiales (Fig. 63b,c). Selon Jaekel (1907), cette caractéristique morphologique si particulière serait d'ordre générique et caractériserait le genre *Lonchocrinus* alors que de Loriol (1882–1884) associe ces pièces, avec réserve, à une espèce nouvelle d'*Eugeniocrinites*.

Les embases sont rares dans l'assemblage d'ossicules du Ravin du Chénier. Elles présentent toutes un élargissement basal typique d'une fixation par cimentation sur un substrat dur (Fig. 63q). Certaines sont fixées sur des fragments d'éponges siliceuses (Fig. 58n1) et confirment la préférence écologique des cyrtocrinidés pour les substrats durs.

## 2.2.4. Interprétations paléoécologiques (bathymétrie, topographie, substrat)

### 2.2.4.1. Eponges siliceuses

Les étroites similitudes morphologiques et écologiques entre les éponges siliceuses actuelles et leurs ancêtres du Mésozoïque suggèrent que la faune d'éponges du Ravin du Chénier vivait dans un milieu dysphotique ou aphotique et relativement profond, probablement dans la zone bathyale. Cette hypothèse repose sur un faisceau d'arguments tiré de mes observations :

- (1) la prédominance des hexactinellides (80,1 %) qui, dans les environnements marins actuels, vivent préférentiellement à des profondeurs comprises entre 200 et 2 000 m (zone bathyale) ;
- (2) la présence de lithistides n'appartenant spécifiquement qu'au groupe des rhizomorines dont les formes actuelles sont connues pour vivre dans la zone bathyale ;
- (3) la prédominance des formes coniques et érigées (sub-conique : 28,8 % ; conique : 16,3 %, cylindrique : 10,8 %) qui sont typiques des éponges siliceuses d'eau profonde ;
- (4) l'absence de morphotypes discoïdes (forme d'assiette) et cupuliformes plats (forme de coupe évasée) caractérisant traditionnellement les éponges des biohermes du Jurassique supérieur qui se développent principalement dans la zone circalittorale (Gaillard 1983, Beresi 2003) ;
- (5) l'absence d'organismes photosynthétiques encroûtants (microbialites) à la surface supérieure des éponges ;
- (5) l'extrême rareté des épizoaires contrastant avec leur grande abondance connue sur les éponges circalittorales du Jurassique supérieur (Gaillard 1983).

Au Callovien, le paléoenvironnement du Ravin du Chénier est donc plus profond que la zone circalittorale (bathymétrie : 50–200 m) et correspond probablement à un secteur de transition talus–bassin dans la zone bathyale.

Le mode de fixation de certaines éponges, notamment celles possédant une base encroûtant des fragments de micaschiste, permet de caractériser la nature du fond qui existait dans le secteur du Ravin du Chénier. Il suggère la co-existence de zones rocheuses cristallines (micaschistes) où vivaient fixées certaines éponges et de zones boueuses où elles étaient enfouies après leur mort à proximité de leur milieu de vie. Dans le contexte paléogéographique du Callovien de la bordure ardéchoise (Massif Central submergé, décharges fluviales impossibles), seul les micaschistes du socle hercynien en place ont pu servir de substrat dur pour les éponges siliceuses. L'affleurement de ce socle sous la mer a probablement été induit par le jeu de l'importante faille de La Voulte (rejet estimé à 500–700 m d'après Elmi 1967 et comm. pers. 2005) et des failles associées (failles du Col de Viau, du Monteillet). Ce système de failles a sans doute joué un rôle majeur en créant une paléotopographie sous-marine escarpée, caractérisée par des blocs basculés et des talus abrupts, et très favorable à l'installation d'éponges siliceuses. Un tel mécanisme est en accord avec l'histoire de la structuration de la paléomarge ardéchoise qui connaît une forte réactivation au Callovien inférieur (voir paragraphe 1.4.2. *in* Généralités).

Des situations analogues existent dans la nature actuelle. Des topographies escarpées et les substrats très hétérogènes associés sont typiques des zones de talus bathyal aux reliefs abrupts et balayés par de forts courants marins. C'est par exemple le cas au large de la Nouvelle-Calédonie (Roux *et al.* 1991a).

#### 2.2.4.2. Crinoïdes pédonculés

Les comparaisons morphologiques et écologiques entre les crinoïdes fossiles et leurs analogues actuels suggèrent que la faune de crinoïdes du Ravin du Chénier vivait dans un milieu relativement profond, dépassant au moins 200 m d'eau. Cette hypothèse, formulée à partir des éponges siliceuses (voir ci-dessus), se trouve confirmée ici par les crinoïdes. Elle est étayée par plusieurs observations :

- (1) la prédominance des cyrtocrinidés (*C. nutans* : 71 %) identiques aux représentants actuels du groupe qui vivent dans la zone bathyale supérieure (300–500 m) ;
- (2) la présence de *Dolichocrinus* et *Balanocrinus* qui sont très semblables aux crinoïdes actuels typiques des eaux très profondes : les Bathycrinidae et les formes balanocrines chez les Isocrinidae.

Cette hypothèse est également supportée par d'autres faunes fossiles de cyrtocrinidés. Plusieurs gisements mésozoïques livrent en effet des faunes de cyrtocrinidés qui apportent des éléments de comparaison intéressants pour l'interprétation de la faune du ravin du Chénier (Fig. 61c). L'une des plus riches faunes de cyrtocrinidés provient de La Pouza (Bathonien inférieur, France ; Dumortier 1871, Ausich et Simms 1999, Ausich *et al.* 1999b, Hess 1999) qui est un gisement voisin du Ravin du Chénier (Fig. 25). Les crinoïdes sont très diversifiés et très abondants : Hess (1999) signale une récolte de plus de 1 000 calices de *Cyrtocrinus nutans*. *Dolichocrinus aberrans* est également présent à La Pouza qui est sa localité-type (de Loriol 1882–1884). Cette faune, connue aussi sous le nom de « faune de La Pouza » est aussi composée de nombreux brachiopodes et éponges siliceuses (Elmi 1967 et observations personnelles). A partir de l'étude des brachiopodes (rhynchonellidés principalement) et d'analyses sédimentologiques, Alméras et Elmi (1996) ont suggéré que le paléoenvironnement de la faune bathonienne de La Pouza correspondait à un talus escarpé relativement profond avec une tranche d'eau d'environ 150 m. Ces conditions sont relativement proches de celles envisagées pour les faunes calloviennes du Ravin du Chénier avec cependant un net approfondissement lié à la structuration de la marge ardéchoise.

D'autres faunes très diversifiées de cyrtocrinidés sont aussi connues dans l'Oxfordien moyen du Jura suisse et du Jura souabe (Quenstedt 1874–1876, de Loriol 1877–1879, Hess 1975). Les ossicules de cyrtocrinidés sont généralement présents dans des faciès carbonatés et argileux, qui semblent s'être développés sous une tranche d'eau supérieure à 100 m (Ausich *et al.* 1999b). Il existe aussi dans le Tithonien moyen de Rogoznick (Pologne) une remarquable faune de cyrtocrinidés et d'isocrinidés (formes balanocrines) dont le paléoenvironnement est interprété par Pisera et Dzik (1979) et Ausich *et al.* (1999b) comme correspondant au sommet d'un seamount sous-marin. Les cyrtocrinidés les plus célèbres sont sans aucun doute ceux de la faune du Stramberg (Valanginien, République Tchèque) décrite pour la première fois par Jaekel (1891). Cette faune est récoltée dans des calcaires marneux rouges formant des flaques à la surface de calcaires tithoniens (Žítt 1983). Le paléoenvironnement correspond à la surface irrégulière et fortement corrodée d'un véritable paléo-seamount (Žítt 1983). Par ailleurs, Ausich *et al.* (1999b) supposent qu'au Crétacé, les fonds crevassés de la « Mer du Stramberg » offraient une série d'habitats favorables aux cyrtocrinidés et comparent ce paléomilieu aux seamounts du Pacifique où vit l'espèce actuelle *Gymnocrinus richeri*. Enfin, d'autres faunes de cyrtocrinidés fossiles en Italie, en Hongrie, en Turquie sont aussi connues dans des paléoenvironnements supposés similaires, localisés au niveau de structures escarpées (talus, seamounts) dont les sommets correspondent généralement à des hardgrounds balayés par des courants marins (pour les références voir Manni et Nicosia 1996).

Enfin, le crinoïde *D. aberrans*, bien que relativement rare, est aussi signalé dans les « Terres Noires » callovo-oxfordiennes du gisement de Beauvoisin (Rolin *et al.* 1990), à 70 km de La Voulte. Ce site est situé au sein du bassin du Sud-Est et présente donc des faciès marneux typiques d'environnements profonds. De nombreux ossicules de *D. aberrans* y ont été récoltés (C. Gaillard, J.-P. Bourseau, comm. pers. 2006) près de structures carbonatées contenant une riche faune de bivalves (Lucinacea). L'origine de ces structures appelées aussi pseudobiohermes est liée à l'activité de sources hydrothermales localisées le long de failles sous-marines (Gaillard *et al.* 1985, Rolin *et al.* 1990).

En résumé, la faune de cyrtocrinidés du Ravin du Chénier (dominée par *C. nutans*) n'est pas unique au Jurassique. Ce groupe particulier de crinoïdes colonisait très probablement de nombreux environnements possédant des caractéristiques similaires (zone bathyale, hardgrounds de seamounts balayés par des courants sous-marins), caractéristiques qui définissent par ailleurs le biotope de leurs descendants actuels tels que *G. richeri* en Nouvelle-Calédonie.

### 2.2.5. Conclusion

**Les arguments convergents fournis à la fois par les éponges siliceuses et les crinoïdes pédonculés permettent d'estimer la profondeur du paléoenvironnement du Ravin du Chénier et par extension du secteur de La Voulte au Callovien inférieur. Ce secteur était très vraisemblablement situé à la transition talus–bassin, dans la zone bathyale, à une profondeur excédant probablement 200 m. La topographie sous-marine était escarpée et sous étroit contrôle structural. Le jeu synsédimentaire de la faille de La Voulte générait une rupture majeure dans la topographie, très semblable à celle observée au niveau des talus continentaux actuels. Un tel milieu était probablement compatible avec l'installation de populations d'éponges siliceuses et de crinoïdes pédonculés qui trouvaient-là des conditions hydrodynamiques adéquates et des substrats variés. Le milieu était aussi favorable à d'autres organismes comme les brachiopodes, les oursins cidaridés ou encore les étoiles de mer. Enfin, l'escarpement tectonique contrôlé par la faille de La Voulte pouvait être à l'origine d'instabilités gravitaires entraînant des glissements localisés ou des écroulements sédimentaires responsables de l'enfouissement rapide des éponges et des crinoïdes.**

## 2.3. Données paléoenvironnementales complémentaires

Le paléoenvironnement envisagé pour le Ravin du Chénier au Callovien s'est réalisé le long de la paléomarge ardéchoise à d'autres périodes du Jurassique notamment au cours du Bathonien. A cette époque, la mise en place du talus continental (stade « marge étroite et différenciée »), initiée dès l'Hettangien, prend fin. Le jeu ultime de la « tectonique en blocs basculés » entraîne un basculement tardif de la marge et ravive la mosaïque structurale héritée du rifting rhétien (voir paragraphe 1.4.2. *in* Généralités). Les deux gisements complémentaires (La Clapouze, Les Tardieux) choisis pour mieux cerner le contexte paléogéographique de la bordure ardéchoise au Jurassique moyen ont enregistré cet épisode tectonique. Bien que plus anciens, ils favorisent la compréhension du cadre structural global dans lequel s'inscrivent les faunes du secteur de La Voulte. Ces gisements livrent notamment des faunes relativement semblables à celles du Ravin du Chénier.

### 2.3.1. Ravin de La Clapouze

Les Couches de La Clapouze (membre inférieur) livrent des fossiles décrits pour la première fois par Dumortier (1871) sous le nom de « faune de La Clapouze ». Par sa composition et son âge relatif, cette faune est l'équivalent d'une autre faune également décrite par Dumortier (1871) : la « faune de La Pouza ». Cette dernière se rencontre dans le secteur de La Voulte-sur-Rhône et est datée du Bathonien inférieur (Alméras et Elmi 1996). La faune du membre supérieur n'est pas différente simplement un peu plus récente. Les Couches de La Clapouze livrent donc une faune relativement homogène qui s'étend du Bathonien inférieur au Bathonien moyen et qui comprend essentiellement des éponges siliceuses, des crinoïdes pédonculés et des brachiopodes.

Les résultats développés ci-dessous se basent sur (1) les éponges que j'ai récoltées lors de prospections de surface avec S. Elmi (Université Lyon 1) dans les alternances marno-calcaires des replats de L'Engoigne (*niv. 38b*), et (2) les travaux anciens de Dumortier (1871) notamment pour les crinoïdes.

#### - les éponges

La biodiversité des éponges siliceuses du Ravin de La Clapouze est difficile à établir en raison du faible nombre d'échantillons disponibles (env. 25 spécimens) et de leur qualité de préservation limitée suite à une exposition prolongée aux intempéries (altération, ruissellement). J'ai pu identifier au moins 6 taxons différents (Fig. 65a) avec par exemple *Craticularia parallela*. (Fig. 66a), *Stauroderma inversa* (Fig. 66b,d-f). De nombreuses formes restent toutefois sans détermination précise (ex : Fig. 66c). Toutes ces éponges sont majoritairement des Hexactinellides. Elles sont rarement préservées en position de vie et sont dispersées dans les sédiments. Les formes érigées (tube, cône) sont fréquentes et pour les mêmes raisons taphonomiques qu'évoquées pour les éponges du Ravin du Chénier (fragilité du squelette, stabilité post-mortem), la faune peut être considérée comme autochtone à parautochtone. Par ailleurs, de rares spécimens possèdent encore leur base de fixation par encroûtement (Fig. 66a,k). Parmi eux, une éponge auriforme complète présente une partie du substrat sur lequel elle était fermement cimentée (Fig. 66k1-3). Ce substrat est constitué de grains de quartz anguleux à patine ferrugineuse qui suggèrent un matériel détritique gréseux (Fig. 66k4). Dans le secteur, l'origine de ce matériel est à rechercher soit au niveau de calcaires gréseux domériens soit au niveau de grès triasiques (olistholithes) qui forment ici une véritable paléosurface d'érosion (voir paragraphe 2.3.1. *in* Contexte structural et sédimentaire). Cette base de fixation prouve que des éponges siliceuses pouvaient se développer dans des zones sous-marines où affleuraient ces substrats anciens. La paléosurface d'érosion sur laquelle se sont déposés les sédiments bathoniens présentait probablement un relief escarpé (marches d'escalier, talus abrupt, olistholithes). Ce relief était sans doute propice au développement des éponges. Il fournissait à la fois un substrat dur, favorable à la fixation, et des conditions hydrodynamiques adéquates pour les organismes filtreurs que sont les éponges.

Les morphologies sub-coniques (Fig. 66a-c), coniques (Fig. 66d-g) et cylindriques (Fig. 66h,i) sont majoritaires. Les morphologies cupuliformes (Fig. 66j) et auriformes (Fig. 66k) sont beaucoup plus rares. L'encroûtement par des épizoaires est faible : seuls quelques tubes de serpules sont présents (Fig. 66k1). Les encroûtements microbialitiques photosynthétiques sont absents. Pour ces différentes raisons, les éponges du Ravin de La Clapouze sont très proches de celles du Ravin du Chénier. Elles aussi suggèrent un milieu relativement profond, probablement situé dans la zone bathyale supérieure, et proche d'escarpements rocheux.



- les crinoïdes

La faune de crinoïdes du Ravin de La Clapouze comprend majoritairement des ossicules de cyrtocrinidés et dans une moindre proportion d'isocrinidés (Fig. 65b). Les cyrtocrinidés comprennent au moins 3 espèces et sont également accompagnés de *Dolichocrinus aberrans*. Les isocrinidés sont des formes balanocrines ou sub-balanocrines (ex : *Balanocrinus subteres*). L'hypothèse paléoenvironnementale émise à partir des crinoïdes du Ravin du Chénier est également valable pour le Ravin de La Clapouze et suggère un milieu relativement profond, dépassant au moins 200 m d'eau.

La paléosurface d'érosion existant au niveau du Ravin de La Clapouze constituait probablement une niche écologique favorable à l'installation des cyrtocrinidés et à leur association avec des éponges siliceuses.

### 2.3.2. Les Tardieux

Au Tardieux, la faune des Couches de La Clapouze est peu abondante mais la présence de quelques éponges siliceuses tubulaires (Fig. 66l) appartenant probablement aux hexactinellides et la configuration tectonique suggèrent un paléoenvironnement sans doute assez proche de celui d'un talus sous-marin sous contrôle structural étroit.

### 2.3.3. Interprétations paléoenvironnementales

L'étude de la faune de La Clapouze permet d'élaborer un paléoenvironnement qui s'inscrit dans l'histoire plus vaste de la structuration de la marge ardéchoise. Au cours du Bathonien, la tectonique du secteur de La Clapouze est principalement contrôlée par les failles bordières de l'Escrinet et de St-Etienne-de-Boulogne et l'alignement vellave du Coiron. Ce dernier délimite une « marche » constituant un véritable paléorelief sous-marin : le seuil de l'Escrinet. Situé au pied du seuil de l'Escrinet, le bloc supportant l'actuel Ravin de La Clapouze appartient à la marge NE du sous-bassin d'Aubenas qui présente un dispositif en blocs basculés caractérisés par une paléotopographie très escarpée (Fig. 67a).

Mes travaux de terrain, l'utilisation des données publiées (Elmi 1967, 1984, 1990a, Elmi *et al.* 1993) et des discussions avec leur auteur (S. Elmi, comm. pers. 2006) m'ont permis de réaliser une coupe palinspastique NW-SE (Fig. 67b). Ce schéma synthétique montre que les Couches de la Clapouze se sont déposées dans un ombilic de subsidence délimité par le talus escarpé de la faille de l'Escrinet et celui de l'alignement vellave du Coiron (seuil de l'Escrinet). Ces couches présentent des variations d'épaisseur importante du NW au SE qui sont liées à la morphologie de la paléosurface d'érosion sur lesquelles elles se déposent. Cette paléosurface est découpée par de nombreuses failles définissant un système de blocs basculés à petite échelle. Le jeu de ces accidents régulièrement ravivés, entretient une topographie escarpée avec de fortes dénivellations (marches d'escalier) et des talus aux surfaces durcies (Fig. 67b). Une telle physiographie sous-marine était probablement favorable, à l'installation des éponges siliceuses et des crinoïdes pédonculés de la faune de La Clapouze.

Au Tardieux, le contexte structural est essentiellement contrôlé par la paléofaille d'Uzer et ses satellites qui sont interceptés par des accidents vellaves (axe Uzer-Vallon, faille de Chastrenas). Il en résulte un dispositif faillé déterminant une série de compartiments en « touches de piano » qui s'intègrent dans un système de blocs basculés plus vaste. Le compartiment supportant l'actuel gisement des Tardieux appartient à la marge méridionale du

sous-bassin d'Aubenas (Fig. 68a). Il est situé au NE de l'axe résistant Uzer–Vallon qui sépare le sous-bassin d'Aubenas de l'ombilic de Rosières (Fig. 68a). Il est limité au NW par l'axe cévenol Uzer–Aubenas qui forme un escarpement important (Fig. 68).

A partir des discussions que j'ai pu avoir avec S. Elmi, j'ai réalisé un profil palinspastique selon une direction W-E c'est-à-dire perpendiculairement à la marge ardéchoise (Fig. 68b). Ce profil synthétique montre que les Couches de la Clapouze se sont déposées sur un paléorelief sous-marin dont la morphologie est très abrupte à l'ouest (axe Uzer–Aubenas). Vers l'est, le passage au bassin se fait par une succession de gradins constituant un escarpement à valeur de talus. Dans ce système de blocs basculés, la topographie sous-marine est contrôlée par l'activité tectonique qui s'exprime dans l'enregistrement sédimentaire sous la forme de ravinements, lacunes et discordances (voir paragraphe 2.3.2. *in* Contexte structural et sédimentaire). Les crêtes de blocs basculés subissent des érosions qui se succèdent et se télescopent depuis la fin du Sinémurien jusqu'au Bathonien supérieur (zone à *Retrocostatum*) (Fig. 68b). Les érosions sous-marines sont fréquentes, dégagent des paléoreliefs au niveau des seuils et engendrent de fortes pentes synsédimentaires. A partir du Bathonien, les Couches de La Clapouze se déposent donc sur une véritable paléosurface d'érosion à l'histoire très complexe.

La présence d'éponges siliceuses aux Tardieux indique que la physiographie sous-marine envisagée était favorable leur installation (Fig. 68b) et très proche de ce qui existait à la même époque dans le secteur de La Clapouze (Fig. 67b) ou plus tard, dans celui de La Voulte.

## 2.4. Conclusion générale

**L'étude des faunes (éponges siliceuses, crinoïdes pédonculés) et du contexte structural de différents gisements de la paléomarge ardéchoise montre qu'au cours du Jurassique, la fracturation de la marge ardéchoise favorise la mise en place de physiographies particulières. Celles situées au niveau des miroirs des failles majeures (ex : failles de La Voulte, de l'Escrinet, d'Aubenas) correspondent à des escarpements et paléotalus sous-marins propices à l'installation d'associations fauniques spécifiques généralement dominées par les éponges siliceuses (hexactinellides, lithistides) et les crinoïdes pédonculés (cyrtocrinidés). Ce contexte paléoenvironnemental qui se réalise à La Clapouze et aux Tardieux durant le Bathonien se reproduira, dans le secteur de La Voulte, au Callovien inférieur lors de l'ultime réactivation tectonique de la marge ardéchoise accompagnant la mise en place de la première croûte océanique ligurienne. La faune du Ravin du Chénier s'inscrit donc dans un contexte paléogéographique très particulier. Les conditions paléoenvironnementales et paléoécologiques déduites de l'analyse de cette faune apportent des arguments essentiels pour replacer dans son contexte la faune exceptionnelle du Lagerstätte de La Voulte pour lequel il manque cruellement de données lithostratigraphiques et sédimentologiques.**

## 3. Faune du Ravin des Mines de La Voulte

### 3.1. Introduction

Les couches du Ravin des Mines (Callovien inférieur, zone à *Gracilis*) constituent le Lagerstätte de La Voulte. La faune est remarquable par sa biodiversité, son abondance et sa qualité de préservation. L'objectif de ce chapitre est de (1) proposer une première évaluation de la biodiversité de la faune de La Voulte basée sur les données existantes, (2) décrire plusieurs composantes fauniques importantes d'un point de vue écologique ou évolutif (ex : pycnogonides, thylacocéphales, astérides, végétaux), (3) interpréter la biodiversité des crustacés (élément majeur de la faune) en terme de paléoenvironnement et de signature paléoécologique (analyses qualitatives et quantitatives, comparaisons avec les faunes actuelles) et (4) tenter une première synthèse paléoécologique et paléoenvironnementale dont les résultats serviront de base à des investigations plus poussées.

### 3.2. Composition générale de la faune

#### 3.2.1. Remarque générale

Dans l'état actuel des connaissances, la paléobiodiversité d'un gisement à conservation exceptionnelle tel que celui de La Voulte est relativement difficile à évaluer avec précision.

Plusieurs raisons peuvent être invoquées :

- il n'y a jamais eu de fouille paléontologique générale du site et je n'ai pas pu exploiter la totalité des résultats des fouilles partielles des années 1980 à cause du repérage insuffisant des échantillons qui ne peuvent pas être repositionnés stratigraphiquement ;
- les fossiles découverts au fil du temps n'ont pas tous encore été étudiés. Seuls quelques éléments « spectaculaires » ont été décrits brièvement ;
- l'étude systématique et paléoécologique de certains fossiles partiellement décrits ou non étudiés (ex : annélides, céphalopodes à corps mou, comatules, sélaciens) nécessite une collaboration étroite avec les biologistes spécialistes de ces groupes ;
- les microfossiles (ex : foraminifères, dinoflagellés) n'ont jamais été étudiés en détail et les différentes espèces ne sont pas encore recensées ;
- la faible diffusion des nouvelles découvertes a entraîné un retard dans les études paléontologiques par rapport à d'autres Lagerstätten jurassiques (ex : Cerin, Solnhofen, Holzmaden). Le site de La Voulte est connu de renom mais pas la composition exacte de sa faune.

Une révision complète de l'ensemble de la faune du Lagerstätte de La Voulte demande un travail de terrain important et l'intervention d'une multitude de spécialistes. Elle ne peut donc pas être réalisée par une seule personne. Il est nécessaire d'intégrer les recherches sur La Voulte dans un cadre pluridisciplinaire (paléontologie, biologie, géochimie) et international. Une telle entreprise nécessitant une coordination scientifique internationale sort du cadre de la présente thèse. La paléobiodiversité proposée ici n'est qu'une évaluation préliminaire et ne cherche pas à être totalement exhaustive. Pour réaliser cette évaluation, j'ai fait la synthèse des macro-organismes connus et reconnus en me basant sur (1) des données récemment publiées (ex : travaux de Fischer 2003), (2) l'analyse critique des taxons décrits dans la littérature ancienne (ex : travaux de Van Straelen 1925) et (3) la description de taxons inédits (ex : pycnogonides, astérides).

### 3.2.2. Répartition et types de préservation

D'après les résultats des fouilles partielles des années 1980 (Fischer 2003), les fossiles du Lagerstätte se distribuent de façon relativement homogène dans les différents niveaux de la série sédimentaire (Fig. 34). Néanmoins certains niveaux (ex : *g-5*, *g-9*) semblent plus riches en organismes qui par ailleurs sont alors plus diversifiés. Il apparaît nettement que les couches du Lagerstätte ont enregistré sur 4–5 m d'épaisseur une succession d'événements taphonomiques exceptionnels. Ces derniers sont à l'origine de la préservation *in situ* de communautés fauniques dont la biodiversité peut varier selon les niveaux : certains sont très riches en organismes diversifiés (ex : *g-8*), d'autres quasi-azoïques (ex : *g-4*). Une analyse plus précise de l'évolution temporelle de la composition des faunes de La Voulte n'est pas possible dans l'état actuel des données de terrain. Seules de nouvelles fouilles paléontologiques avec un repérage stratigraphique rigoureux des échantillons permettront de mettre en évidence d'éventuels renouvellements dans la composition faunique tant du point de vue qualitatif (paléobiodiversité) que quantitatif (abondances relatives).

Deux grands types de préservation existent dans le Lagerstätte de La Voulte. Les organismes sont fossilisés soit sous forme d'empreintes phosphatées et pyritisées dans des niveaux marneux, soit en volume dans des nodules sidéritiques (Fig. 69).

- dans le premier cas, suite à une forte compaction, les fossiles apparaissent sous la forme de compressions à la surface des bancs marneux (Fig. 69a,b). Il arrive parfois que les bancs marneux livrent aussi des organismes pyritisés (ex : céphalopodes à corps mou, crustacés) préservés en volume (Fig. 69c,d). La coexistence de ces deux types de préservation (empreintes et fossiles 3D, Fig. 69c) à la surface d'un même banc reste toujours inexplicée mais est connue dans d'autres Lagerstätten (ex : Montceau-les-Mines, Carbonifère ; Perrier *et al.* 2006) ;
- dans le second cas, suite à la formation d'une concrétion sidéritique oblongue (nodule), les fossiles sont préservés en trois dimensions et présentent alors de nombreux détails anatomiques (Fig. 69e–g). Parfois, certains nodules contiennent des organismes écrasés selon le plan de stratification (Fig. 69h). Ces fossiles indiquent que le nodule était encore plastique ou non consolidé au moment de la compaction du sédiment marneux.

Ces deux types de processus conduisent à la préservation exceptionnelle à la fois des parties dures des organismes (ex : tests, carapaces et appendices en connexion, vertèbres), des parties molles (ex : corps mous, tentacules) et des structures fragiles (ex : fibres musculaires, organes internes, yeux).

### 3.2.3. Paléobiodiversité : inventaire préliminaire

Les résultats présentés ci-dessous se basent sur l'ensemble des échantillons récoltés et consultés dans différentes collections publiques (Université Lyon 1, Institut Dolomieu, muséum de Grenoble, MNHN de Paris) et privées (musée de La Voulte). J'ai évalué la biodiversité globale à partir de l'ensemble des travaux systématiques concernant les crustacés (Van Straelen 1922, 1923a, 1925, Bachmayer 1960, Carriol et Riou 1991, Schweigert *et al.* 2006), les arthropodes thylacocéphales (Van Straelen 1923b, Secrétan 1983, 1985, Secrétan et Riou 1983, 1986, Vannier *et al.* 2006), les arthropodes chélicérates (Charbonnier *et al.* 2007a), les céphalopodes (Roman 1928, Fischer et Riou 1982a,b, Fischer et Riou 2002), les vers (Alessandrello *et al.* 2004), les échinodermes (Valette 1928, Hess 1960, Manni *et al.* 1985), les vertébrés (Kuhn-Schnyder 1960), les bivalves (Fischer 2003), les brachiopodes

(Alméras et Elmi 1983). J'ai examiné sous un œil critique les descriptions anciennes de ces auteurs afin de mettre en évidence les possibles synonymies, erreurs de détermination et incertitudes. Globalement les différents taxons décrits sont valables même si la plupart nécessiteraient une redescription plus détaillée. Les données concernant certains groupes ont été établies grâce à des collaborations notamment pour les astérides (L. Villier, Université de Provence), les poissons sarcoptérygiens (G. Clément, MNHN Paris) ou encore les restes végétaux (M. Philippe, Université Lyon 1).

La macrofaune du Lagerstätte de La Voulte comprend actuellement une soixantaine d'espèces (Figs 70 ; 71) réparties de la façon suivante : arthropodes (30 espèces), céphalopodes (7 espèces, ammonites non incluses), vers marins (7 espèces), échinodermes (6 espèces), vertébrés (4 espèces), bivalves (2 espèces) et brachiopodes (2 espèces).

### 3.2.3.1. Les arthropodes (Fig. 70a)

Comprenant des crustacés (23 espèces), des thylacocéphales (4 espèces) et des pycnogonides (3 espèces), les arthropodes représentent la moitié des espèces actuellement décrites dans le Lagerstätte de La Voulte (50 % des espèces, Fig. 72a,b). Les crustacés (38 % des espèces, Fig. 72a) sont très diversifiés et constituent la composante majeure de la faune. Ils se répartissent dans une douzaine de familles différentes regroupant par exemple des espèces de Penaeidae (ex : *Aeger brevirostris*, Fig. 73a), de Solenoceridae (ex : *Archeosolenocera straeleni*, Fig. 73b), d'Erymidae (ex : *Eryma mandelslohi*, Fig. 73c), de Coleiidae (ex : *Hellerocaris falloti*, Fig. 73d ; *Coleia gigantea*, Fig. 73e), d'Eryonidae (*Eryon ellipticus*, Fig. 73f), de Polychelidae (*Willemoesiocaris ovalis*, Fig. 73g) ou encore de Cumacés (*Palaeocuma hessi*, Fig. 73h).

Les arthropodes thylacocéphales sont beaucoup moins diversifiés (7 % des espèces) et représentés par 4 espèces (*Dollocaris ingens*, Fig. 74a ; *Kilianicaris lerichei*, Fig. 74b ; *Clausocaris ribeti*, Fig. 74c ; *Paraostenia vultensis*, Fig. 74d). Des formes de grande taille sont aussi présentes (Fig. 74e) mais leur identification est rendue délicate du fait d'une pyritisation secondaire qui masque de nombreuses structures.

Les pycnogonides sont rares (5 % des espèces) et représentés par trois espèces nouvellement décrites : *Palaeopycnogonides gracilis*, *Colossopantopodus boissinensis*, *Palaeoendeis elmii*.

### 3.2.3.2. Les céphalopodes (Fig. 70b)

Les couches du Lagerstätte de La Voulte sont pauvres en coquilles d'ammonites, pourtant très communes dans les sédiments du Jurassique. Elles ont en revanche livré plusieurs céphalopodes à squelette interne dont le corps mou est extrêmement bien préservé ce qui est rare dans le registre fossilifère. Ces découvertes ont fait la notoriété du gisement (Fischer et Riou 1982a,b).

Il s'agit de sept espèces de céphalopodes dibranchiaux appartenant, aux teuthoïdes, aux octopodes, aux vampyromorphes et aux bélemnoïdes. Parmi les teuthoïdes (environ 40 spécimens), quatre espèces ont été respectivement décrites par Roman (1928, *Romaniteuthis gevreyi*, Fig. 75a) et Fischer et Riou (1982a, *Rhomboteuthis lehmani*, Fig. 75b,c ; *Teudopsis* sp. ; *Gramadella piveteaui*, Fig. 75d). Les octopodes sont représentés par un unique spécimen *Protoctopus ribeti* (Fig. 75e ; Fischer et Riou 1982b). Ce spécimen a longtemps été considéré comme la plus ancienne « pieuvre » connue jusqu'à la découverte de *Pohlsepia mazonensis* dans

le Lagerstätte américain de Mazon Creek (Carbonifère, Kluessendorf et Doyle 2000). Les vampyromorphes sont représentés par une vingtaine de spécimens appartenant à l'espèce *Vampyronassa rhodanica* (Fig. 75f,g) Fischer et Riou 2002). Les bélemnites sont représentés par un seul spécimen attribué à *Hibolites hastatus* (Fig. 75h). Ce spécimen, montrant un rostre de bélemnite avec des parties molles, a d'abord été considéré comme un teuthoïde (Fischer et Riou 1982b) avant que la découverte de crochets au niveau des bras indique qu'il s'agissait en fait d'un bélemnite (Fischer 2003).

Bien que ces organismes ne représentent que 11 % de la biodiversité totale du Lagerstätte de La Voulte (Fig. 72a,b), ils constituent l'une des faunes les plus diversifiées de céphalopodes dibranchiaux fossiles connus dans le registre fossilifère.

### 3.2.3.3. Les « vers marins » et hémichordés (Fig. 70c)

Récemment décrits par Alessandrello *et al.* (2004), les organismes vermiformes représentent 11 % de la biodiversité totale (Fig. 72a,b). Ils se répartissent en trois groupes : les annélides polychaetes (*Iubarenicola fischeri*, Fig. 76a ; *Paleoaphrodite adeliae*, Fig. 76b ; *P. briggsiana*, Fig. 76c ; *P. gallica*, Fig. 76d ; *Protopholoe rhodanitis*, Fig. 76e), les siponcles (*Rondeletia scutata*, Fig. 76f,g) et les hémichordés (*Megaderiaion callovianum*, Fig. 76h). Toutes les descriptions paléontologiques proposées par Alessandrello *et al.* (2004) sont succinctes et doivent être reprises notamment sous le contrôle de biologistes spécialistes de ces groupes.

### 3.2.3.4. Les échinodermes (Fig. 71a)

Les échinodermes regroupent des ophiures, des astérides, des crinoïdes pédonculés, des comatules et des échinides réguliers. Ils ne représentent que 10 % de la biodiversité totale (Fig. 72). Les ophiures n'appartiennent qu'à une unique espèce de la famille des Ophiacanthidae : *Ophiopinna elegans* (Fig. 77a,b). Mentionnées dès le milieu XIX<sup>ème</sup> siècle (Fournet 1843), les ophiures, par leur omniprésence dans toutes les couches et leur extraordinaire abondance, sont les fossiles emblématiques du Lagerstätte de La Voulte.

Les autres échinodermes sont beaucoup plus rares :

- les astérides (3 spécimens) comprennent deux espèces : *Terminaster cancriformis*, (Fig. 77c) et *Decacuminaster solaris* nov. gen. et sp. (Fig. 77d) en cours de description en collaboration avec L. Villier (Université de Provence) ;
- les crinoïdes sont représentés par un fragment de tige d'Isocrinidae (*Pentacrinus* sp., Fig. 77e) et par six spécimens de comatules dont trois décrits par Manni *et al.* (1985) appartiennent à la même espèce, *Rhodanometra lorioli* (Fig. 77f,g). Les autres échantillons sont trop incomplets pour être précisément décrits ;
- les échinides réguliers sont des Cidaridae. Ils regroupent de rares fragments de tests et de radioles appartenant notamment à *Rhabdocidaris spinosa* (Fig. 77h).

### 3.2.3.5. Les vertébrés (Fig. 71b)

Les vertébrés sont rares dans le Lagerstätte de La Voulte. Incomplètement décrits, ils représentent environ 10 % de la biodiversité totale (Fig. 72). Il s'agit de poissons (actinoptérygiens, sarcoptérygiens), de sélaciens à l'état d'empreintes pyritisées et d'un crâne de reptile marin.

Principalement conservés dans des niveaux marneux, les poissons actinoptérygiens ont été examinés par S. Wenz (MNHN de Paris, voir Fischer 2003). Ils regroupent une trentaine de spécimens tous plus ou moins incomplets et indéterminables au niveau de l'espèce. Dans les niveaux marneux, les genres classiques *Pholidophorus* (Fig. 78a) *Macrosemius*, et *Ophiopsis* ont été identifiés. Dans les nodules sidéritiques se trouvent aussi des fragments d'écaillés (Fig. 78b,c) ou de nageoires (Fig. 78d), toujours très difficiles à identifier avec précision au niveau spécifique. Quelques spécimens fragmentaires de poissons sarcoptérygiens ont également été mis à jour lors des fouilles des années 1980. L'échantillon le plus important est un crâne incomplet de coelacanthé (Fig. 79) identifié pour la première fois par S. Wenz (MNHN Paris) et récemment attribué, avec réserve, au genre *Holophagus* (G. Clément comm. pers. 2007).

La faune de sélaciens n'a pas encore été étudiée en détail. Elle est composée de plusieurs petits requins (longueur maximale : 80 cm) dont la détermination est difficile en raison de l'empâtement des structures (pyritisation secondaire) et surtout de l'absence de dents bien visibles. Parmi les empreintes, deux formes se distinguent : l'une, très allongée (Fig. 78e) ressemble à certains requins du Lagerstätte de Solnhofen (Tithonien, Frickhinger 1994), l'autre est munie d'un long rostre et d'une nageoire caudale très fine (Fig. 78f). Des fragments de colonne vertébrale sont aussi préservés dans certains niveaux marneux (Fig. 78g) et nodules sidéritiques (Fig. 78h). Ces derniers peuvent contenir des surfaces plissées interprétées comme des lambeaux de peau (Fig. 78h).

Enfin, les restes osseux d'un crocodile marin attribué au genre *Metriorhynchus* sont également présents (Kuhn-Schnyder 1960). Ils correspondent à un crâne incomplet avec ses trois premières vertèbres cervicales (Fig. M80). Conservé en Suisse (Université de Zürich), le spécimen n'a pas été réexaminé dans le cadre du présent travail.

#### 3.2.3.6. Les bivalves et les brachiopodes (Fig. 71c,d)

Les bivalves du Lagerstätte de La Voulte (3 % des espèces) ne sont représentés que par deux formes : *Bositra buchi* (Fig. 81a,b) et *Plagiostoma* sp. (Fig. 81c). La première forme, *B. buchi*, autrefois appelée *Posidonia alpina* ou *P. ornati* est omniprésente et extrêmement abondante dans toutes les couches du Lagerstätte. Souvent associée aux ophiures, cette espèce prolifique en nombre d'individus, est la plus fréquente dans le Lagerstätte. La seconde forme reste rare.

Les brachiopodes (3 % des espèces) sont peu fréquents et essentiellement représentés, comme dans le Ravin du Chénier, par *Rhynchonelloidella spathica* et *Robustirhynchia tenuiformis* (Fig. 81d).

#### 3.2.3.7. Les végétaux (Fig. 71e)

Il s'agit d'axes ligniteux (Fig. 81e) allochtones d'origine continentale et présentant de fortes affinités avec le bois *Agathoxylon desnoyersii* (M. Philippe comm. pers. 2007). Ils sont étudiés en détail plus loin (paragraphe 3.3.4 in Etudes systématiques).

### 3.2.3.8. Les microfossiles

La microflore n'a pas été étudiée ni dans les travaux anciens ni dans le présent travail. Fischer (2003) indique toutefois la présence de restes de spores et des débris de dinoflagellés. La microfaune est quasiment inconnue. Quelques foraminifères sont mentionnés par Hess (1960) et Fischer (2003). Ils sont rares et peu diversifiés (genres *Ammodiscus*, *Trochammina*, *Ophthalmidium*, *Dentalina* et *Epistomina*). Aucun ostracode n'est signalé.

### 3.2.4. Discussion

A l'exception des restes de bois fossiles, tous les organismes de La Voulte sont d'origine marine. Avec une soixantaine d'espèces différentes reconnues, cette faune est relativement peu diversifiée. Elle est très largement dominée par les crustacés (23 espèces, 38 % de la biodiversité). Toutes les autres composantes ne dépassent pas 10–12 % chacune. Cette faune constitue donc un ensemble très original dans sa composition par rapport à ce qui est connu dans d'autres Lagerstätten mésozoïques où la biodiversité est souvent très élevée. Par exemple, plus de 100 espèces sont reconnues dans les schistes bitumineux de Holzmaden (Hauff 1960, Gall et Blot 1980), plus de 500 dans les calcaires lithographiques de Solnhofen (Barthel 1978, Frickhinger 1994), et près de 120 dans ceux du Lagerstätte de Cerin (Bernier *et al.* 1991). Cette différence de biodiversité entre Lagerstätten doit être pondérée par le taux d'échantillonnage et les surfaces d'affleurements. En effet, les couches fossilifères de La Voulte n'affleurent que sur quelques hectares alors que par exemple celles de Solnhofen affleurent sur des centaines de km<sup>2</sup> et sont intensément exploités en carrières depuis des siècles (Frickhinger 1994). Les différences apparentes dans la biodiversité des gisements peuvent également être liées à des différences de paléoenvironnements. En effet, les calcaires lithographiques de ces Lagerstätten se sont déposés en milieux côtiers, lagunaires ou de plates-formes carbonatées peu profondes où la biodiversité est en général très élevée. La faible biodiversité du Lagerstätte de La Voulte est probablement liée aux surfaces d'affleurements limitées mais elle reflète plus sûrement des conditions paléoenvironnementales très différentes.

Les deux groupes majeurs du Lagerstätte de La Voulte sont les crustacés et les céphalopodes à parties molles. En effet, les crustacés, par leur diversité (23 espèces), leur abondance (plusieurs centaines de spécimens) et leur originalité (10–12 espèces décrites uniquement à La Voulte), doivent être considérés comme la plus riche et la plus complète faune carcinologique après celle de Solnhofen (env. 70 espèces de crustacés ; Frickhinger 1994). La faune de céphalopodes à squelette interne (bélemnoides, teuthoïdes, octopodes, vampyromorphes) doit aussi être considérée comme l'une des plus diversifiées (7 espèces reconnues) et des plus abondantes du registre fossilifère (60–70 spécimens). Elle est comparable celles de Solnhofen (env. 7 espèces, Frickhinger 1994), de la formation de l'Oxford Clay (Callovo-oxfordien, 3–4 espèces ; Page and Doyle 1991, Wilby *et al.* 2004) ou, dans une moindre mesure, d'Osteno (Sinémurien, 2 espèces ; Garassino et Donovan 2000).

Les autres composantes (ex : annélides, échinodermes, sélaciens) sont aussi très importantes mais leur signification est encore assez floue en raison des incertitudes de description et du manque d'informations. Si les annélides sont très diversifiés (7 espèces), ils sont très peu abondants (env. 20 spécimens) et limités à 1–2 niveaux fossilifères tandis que les ophiures (1 espèce) sont représentées par des milliers d'individus omniprésents dans toutes les couches (Fig. 34).



### 3.3. Etudes systématiques

Les études systématiques se sont focalisées sur quatre groupes d'organismes encore non décrits (pyncgonides, astérides, végétaux) ou énigmatiques (thylacocéphales).

#### 3.3.1. Les pyncgonides

Les résultats présentés ci-dessous font référence à un travail publié dans la revue *Proceedings of the Royal Society of London B* :

**Charbonnier, S., Vannier, J., Riou, B., 2007.** New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274, 2555–2561. (**annexes 3–5**).

Ils ont aussi été présentés dans une communication orale lors de la 21<sup>ème</sup> *Réunion des Sciences de la Terre (Dijon 2006)* :

**Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., Gaillard, C., Riou, B., 2006.** Les pyncgonides du Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (Callovien, France) : intérêt évolutif et paléoenvironnemental. 21<sup>ème</sup> Réunion des Sciences de la Terre, 4-8 décembre 2006, Dijon (résumé) Congrès RST, p. 190. (**annexe 6**).

##### 3.3.1.1. Introduction

Au début des années 1980, le Lagerstätte de La Voulte a livré de curieux fossiles ressemblant morphologiquement à des araignées terrestres. Ces fossiles se sont rapidement révélés appartenir à un groupe méconnu des paléontologues et des biologistes, celui des pyncgonides (Arthropoda, Chelicerata, Pyncgonida). Les pyncgonides sont des arthropodes exclusivement marins qui regroupent un peu plus de 1 300 espèces décrites (Arango et Wheeler 2007). Ils sont extrêmement rares dans le registre fossilifère mais constituent un élément important dans l'histoire évolutive des arthropodes marins.

##### 3.3.1.1.1. Morphologie externe

Du point de vue anatomique, les pyncgonides ressemblent en apparence aux araignées. Ils possèdent typiquement quatre paires de pattes articulées (le nombre de paires de pattes peut aller jusqu'à 6) généralement très longues et fixées sur un corps réduit et étroit encore appelé tronc (Fig. 82a ; Arnaud et Bamber 1987). Le tronc est composée de quatre segments ou somites portant chacun une paire de pattes ambulatoires. Le premier segment ou céphalon porte à l'avant une trompe ou proboscis, sur sa face dorsale un tubercule oculaire et trois paires d'appendices spécialisés (Fig. 82b) : (1) les chélicères ou chélifores disposées généralement sous le proboscis, (2) les palpes disposés latéralement et (3) les ovigères disposés ventralement (Fig. 82c). Les paléontologues décrivent différemment les espèces fossiles. Selon eux, le céphalon inclut la première paire de pattes et est alors appelé céphalosoma. Le proboscis présente à son extrémité distale la bouche et peut être dirigé dans toutes les directions afin d'aspirer les substances nutritives des proies (Fig. 82c). Le tubercule oculaire, quand il est présent, forme une petite protubérance dorsale qui porte quatre yeux. Les segments du tronc possèdent souvent des processus latéraux très développés au niveau desquels les pattes ambulatoires viennent se fixer. Le dernier segment porte parfois un

abdomen réduit et vestigial qui termine le tube digestif et est ouvert à son extrémité distale (= anus). Les pattes ambulatoires généralement fines sont multi-segmentées et possèdent traditionnellement neuf segments dont trois coxae, un fémur, deux tibias, un tarse, un propode et une griffe « principale » souvent flanquée de deux petites griffes auxiliaires (Fig. 82a). Les pattes ambulatoires permettent la locomotion qui est réputée extrêmement lente chez les pycnogonides. Deux principaux modes de déplacement sont distingués : la nage active chez les espèces aux pattes courtes et la marche pour celles aux pattes longues (Schram et Hedgepeth 1978). Néanmoins, des espèces aux très longues pattes comme *Colossendeis colossea* peuvent aussi nager activement (Grasslé *et al.* 1975, Arnaud et Bamber 1987).

En ce qui concerne les appendices céphaliques, les chélicères sont essentiellement utilisées pour la manipulation de la nourriture. Les palpes sont des appendices sensoriels mais sont aussi utilisés dans la nutrition et le nettoyage du corps. Les ovigères servent au nettoyage et, chez les mâles, à porter les œufs fertilisés jusqu'à l'éclosion des larves. Dans ce cas, les œufs sont retenus sur place par du mucus sécrété au moment de la ponte et qui les agglomère en masses globuleuses compactes.

Des descriptions anatomiques plus détaillées sont fournies notamment par Arnaud et Bamber (1987) et Vilpoux et Waloszek (2003).

#### 3.3.1.1.2. *Ecologie*

Les pycnogonides vivent dans toutes les mers du monde depuis la zone intertidale jusque dans les abysses mais la majorité des espèces sont littorales ou vivent dans des eaux peu profondes (Arnaud et Bamber 1987, Munilla 1999). La plupart des espèces sont benthiques (Arnaud et Bamber 1987). Leur taille varie de moins d'un millimètre d'envergure (ex : *Rhynchothorax*, espèce littorale interstitielle) jusqu'à plus de 70 cm (ex : *Colossendeis colossea*, espèce des grands fonds, Fig. 82d). Les pycnogonides sont parfois fortement colorés mais certaines espèces sont translucides (le degré de transparence dépend de l'épaisseur de la cuticule). Leurs couleurs s'échelonnent du rouge vif (Fig. 82d) au brun foncé (Fig. 82e) en passant par des teintes verdâtres (Fig. 82f) ou jaune orangé (Fig. 82g). La coloration dépend souvent de la nature du substratum (espèces translucides) et surtout de la nature de l'alimentation (espèces colorées). Les pycnogonides sont des prédateurs qui s'attaquent à de nombreux organismes sessiles (ex : hydraires, bryozoaires, anémones, éponges) ou à des invertébrés peu mobiles (bivalves, gastéropodes, échinodermes, annélides polychaetes). Les espèces pourvues de chélicères se servent de celles-ci pour arracher les tissus et les porter à leur bouche. Celles dépourvues de chélicères percent le tégument de leur proie grâce à leur trompe qu'elles insèrent dans les tissus. Elles aspirent ensuite les substances nutritives dilacérées par des mouvements de succion.

#### 3.3.1.1.3. *Classification et phylogénie*

Les pycnogonides ont été longtemps considérés comme un groupe énigmatique en raison de leur anatomie particulière et de leur position au sein des Arthropodes. Actuellement, leurs relations phylogénétiques sont toujours un sujet de controverse. De nombreuses études récentes ont tenté de clarifier les affinités systématiques des pycnogonides. Basées sur des méthodes d'analyses morphologiques et moléculaires elles ont apportées de nouveaux éléments mais n'ont pas encore conduit à un consensus général. Deux grandes questions persistent concernant l'histoire évolutive des pycnogonides : (1) la phylogénie interne des pycnogonides principalement étudiée par la méthode cladistique

(Arango 2002, 2003, Arango et Wheeler 2007) et (2) la position des pycnogonides au sein des Arthropodes (Dunlop et Arango 2005). Les pycnogonides sont généralement considérés comme un groupe frère des Euchelicerata ou comme un groupe frère de tous les autres euarthropodes (Siveter *et al.* 2004, Giribet *et al.* 2005, Maxmen *et al.* 2005, Hassanin 2006, Jager *et al.* 2006, Manuel *et al.* 2006). Les incertitudes phylogénétiques et le manque de consensus sur l'histoire évolutive du groupe viennent en grande partie de la quasi-absence de pycnogonides dans le registre fossilifère. Les pycnogonides fossiles sont très rares, probablement en raison de leur cuticule non minéralisée qui limite leur potentiel de préservation. Jusqu'à présent, seulement six espèces fossiles étaient connues, toutes paléozoïques (Fig. 83a). Les deux dernières découvertes de pycnogonides fossiles ont été très importantes mais ne concernent que les premières étapes de l'évolution du groupe. La première découverte correspond à des larves de pycnogonides (*Cambropycnogon klausmuelleri*, Fig. 83b,c) préservées en trois dimensions et provenant des dépôts de « Orsten » (Suède, Cambrien supérieur ; Waloszek et Dunlop 2002). Ces larves indiquent que le plan d'organisation des pycnogonides est très ancien et remonte au moins au Cambrien. La seconde découverte majeure est celle d'un pycnogonide adulte (*Haliestes dasos*, Fig. 83d) dont l'anatomie complète a été reconstituée par ordinateur à partir d'un spécimen préservé dans un nodule carbonaté provenant du Lagerstätte de Herefordshire (Grande-Bretagne, Silurien ; Siveter *et al.* 2004). Cette nouvelle espèce a démontré l'existence, dans les communautés marines du Paléozoïque inférieur, de pycnogonides présentant une morphologie générale très proche de celle de certaines espèces actuelles. D'éventuelles relations phylogénétiques avec des lignées actuelles n'ont jamais pu encore être établies clairement. De la même façon, les quatre espèces (*Palaeoisopus problematicus*, Fig. 83e ; *Palaeopantopus maucheri*, Fig. 83f ; *Palaeothea devonica*, Fig. 83g ; *Flagellopantopus blocki*, Fig. 83h) du Lagerstätte du Hunsrück (Allemagne, Dévonien ; Bergström *et al.* 1980, Bartels *et al.* 1998, Poschmann et Dunlop 2006) n'ont pas permis d'éclairer l'origine des formes actuelles. Quelques arthropodes du Lagerstätte de Solnhofen (Allemagne Tithonien) ont été identifiés, dans les années 1970, comme de possibles pycnogonides (Hedgpeth 1978) mais ils sont actuellement considérés avec quasi-certitude comme des stades larvaires (larves phyllosomes) de crustacés décapodes (Waloszek et Dunlop 2002). Néanmoins, d'autres fossiles non décrits et plus convaincants seraient présents à Solnhofen (J. Dunlop comm. pers. 2006). Les pycnogonides n'ont jamais été trouvés, à ce jour, dans les sédiments tertiaires.

### 3.3.1.2. Description

#### 3.3.1.2.1. Remarques préliminaires

Trois nouvelles espèces de pycnogonides sont décrites à partir de 70 spécimens complets ou fragmentaires. Les corps pyritisés de ces fossiles sont préservés en volume à la surface de plaques marneuses. La majorité des spécimens sont préservés en position dorsale avec leurs pattes ambulatoires étalées à la surface du sédiment. Certains exemplaires montrent des pattes recroquevillées. Dans plusieurs cas, la minéralisation s'est probablement réalisée en plusieurs étapes (ex : minéralisation précoce des tissus et cuticules) et une pyritisation secondaire masque certains détails anatomiques (ex : jointures d'articulations, ornementation, épines, soies). L'absence de désarticulation de la majorité des spécimens suggère un transport post-mortem très limité voire nul avant l'enfouissement. L'intégrité des organismes indique une absence de décomposition importante avant un enfouissement rapide dans un sédiment fin et anoxique favorisant la

pyritisation. La formation de pyrite, probablement initiée par une activité microbienne (Wilby *et al.* 1996), a conduit à la préservation de la cuticule souple des pycnogonides et d'un certain nombre de détails anatomiques relativement fins (ex : tubercule oculaire, bouche). Certaines plaques présentant à leur surface plusieurs spécimens de pycnogonides associés avec d'autres organismes très bien préservés (ophiures, céphalopodes, crustacés, thylacocéales) suggèrent des assemblages enfouis quasiment *in situ*. La faune de pycnogonides de La Voulte est vraisemblablement autochtone.

Les spécimens types (holotypes et paratypes) sont conservés dans les collections publiques du Département de l'Ardèche à Privas (numéros LAGER).

### 3.3.1.2.2. Paléontologie systématique

Les trois espèces de pycnogonides du Callovien de La Voulte ont récemment fait l'objet d'une étude systématique détaillée (Charbonnier *et al.* 2007a ; annexe 3) et il ne tient pas lieu ici de les décrire à nouveau. Seule une brève description des différentes formes est proposée ici :

**Phylum** : *Arthropoda*

**Sous-phylum** : *Chelicerata*

**Classe** : *Pycnogonida* (classification *sensu* Waloszek et Dunlop 2002)

*Palaeopycnogonides gracilis* Charbonnier, Vannier et Riou, 2007

**Localité type** : Ravin des Mines (La Boissine), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

**Stratigraphie** : Jurassique moyen, Callovien inférieur, zone à Gracilis.

**Matériel type** : holotype (LAGER.2007.1.1) et paratypes (LAGER.2007.1.2.1, LAGER.2007.1.2.2, sur la même plaque ; LAGER.2007.1.2.3 ; environ 50 spécimens supplémentaires).

**Origine du nom d'espèce** : par allusion aux pattes fines de l'espèce et à la biozone d'ammonites dans laquelle elle a été récoltée.

**Description** :

*P. gracilis* (Fig. 84a,b) est un pycnogonide de grande taille (envergure des pattes : 7 cm) dont le corps segmenté est muni latéralement de quatre paires de pattes ambulatoires. A l'avant du céphalosoma se développe un proboscis cylindrique et court qui peut être dirigé vers le bas (Fig. 84c,d). Sa base présente un léger épaississement et à son extrémité distale s'ouvre une bouche circulaire. Au milieu du céphalosoma, le tubercule oculaire forme un petit dôme mais ses yeux ne sont pas discernables. A la base du proboscis se trouvent deux petites chélicères réduites. Palpes et ovigères ne sont pas visibles sur l'ensemble des spécimens disponibles et leur absence est confirmée par les radiographies. Le tronc compact et subcylindrique est segmenté et sur chaque segment vient s'articuler une paire de pattes ambulatoires par l'intermédiaire de processus latéraux bien développés. L'abdomen n'est pas visible. Chaque patte est subdivisée en neuf segments (la segmentation est déduite des angles formés par les pattes désarticulées) avec, comme chez les pycnogonides actuels, trois coxae, un fémur, deux tibias, un tarse, un propode et, une griffe (Fig. 84e,f). Les griffes auxiliaires, si elles existaient, ne sont pas préservées. Toutes les pattes sont identiques. L'ornementation du corps (ex : épines, soies) n'est pas visible exceptée à l'extrémité distale des processus latéraux où se trouvent des protubérances dorsales arrondies (Figs 84a,b,e,f ; 85 a,b).

*Colossopantopodus boissinensis* Charbonnier, Vannier et Riou, 2007

**Localité type** : Ravin des Mines (La Boissine), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

**Stratigraphie** : Jurassique moyen, Callovien inférieur, zone à Gracilis.

**Matériel type** : holotype (LAGER.2007.1.4), échantillon unique.

**Origine du nom d'espèce** : dérive du lieu-dit La Boissine correspondant aux anciens bâtiments des mines de La Voulte-sur-Rhône.

**Description** :

*C. boissinensis* (Fig. 85c,d) est un pycnogonide de très grande taille (envergure des pattes : 15 cm) dont le corps très étroit et non segmenté porte latéralement quatre paires de pattes ambulatoires. A l'avant du céphalosoma se développe un proboscis cylindrique très long dirigé vers l'avant et muni distalement d'une bouche subcirculaire. Le tubercule oculaire n'est pas visible car le spécimen est dégagé en position ventrale. Les ovigères sont insérés sur le céphalosoma en position postéro-ventrale. Ils sont très longs (env. 3,2 cm) et probablement subdivisés en dix segments (le segment 6 est le plus long). Les autres appendices céphaliques (chélicères et palpes) sont absents (absence confirmée par radiographies : Fig. 85e,f) exceptée la première paire de pattes. Le tronc est étroit et sans segmentation externe apparente. Il porte 3 paires de pattes ambulatoires. Toutes les pattes (céphalosoma et tronc) sont identiques et probablement subdivisées en neuf segments. La segmentation au-delà du fémur n'est pas interprétable car la partie distale des pattes ne présente pas de désarticulation. Elle a été probablement écrasée lors de la compaction. Seuls les trois coxae et le fémur sont bien distinguables. Les processus latéraux sont peu développés et dépourvus d'ornementation. L'abdomen est absent ou non préservé. Aucune ornementation externe (ex : épines, tubercules, soies) n'est visible.

*Palaeoendeis elmii* Charbonnier, Vannier et Riou, 2007

**Localité type** : Ravin des Mines (La Boissine), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

**Stratigraphie** : Jurassique moyen, Callovien inférieur, zone à Gracilis.

**Matériel type** : holotype (LAGER.2007.1.5) et paratype (LAGER.2007.1.6), pas d'autres spécimens connus.

**Origine du nom d'espèce** : en l'honneur du Professeur Serge Elmi (Université Lyon 1) décédé en janvier 2007.

**Description** :

*P. elmii* (Fig. 86a,b) est un pycnogonide de grande taille (envergure des pattes : 7 cm) dont le corps segmenté porte latéralement quatre paires de pattes ambulatoires. A l'avant du céphalosoma se trouve un proboscis long étroit et cylindrique dirigé vers l'avant et probablement mobile. La bouche n'est pas visible. Au centre du céphalosoma, le tubercule oculaire forme un dôme mais ses yeux ne sont pas discernables. Aucun appendices céphaliques (chélicères, palpes, ovigères) visibles exceptée la première paire de pattes fixée au céphalosoma latéralement. Le tronc étroit est subdivisé en trois segments portant chacun une paire de pattes fixées par des processus latéraux réduits. Le dernier segment du tronc porte un court abdomen à l'extrémité arrondie et pointant vers le haut (Fig. 86c,d). Chaque patte ambulatoire est subdivisée en neuf segments (articulations déduites des pliures des pattes) avec, comme chez les pycnogonides modernes trois coxae, un fémur, deux tibias, un tarse, un propode et une griffe. Une petite griffe auxiliaire est peut-être aussi présente. Toutes les pattes ambulatoires (céphalosoma et tronc) sont identiques. Aucune ornementation externe (ex : épines, tubercules, soies) n'est visible.

### 3.3.1.3. Comparaisons

#### 3.3.1.3.1. Comparaison avec les pycnogonides paléozoïques

*Palaeopycnogonides gracilis*, *Collossopantopodus boissinensis*, *Palaeoendeis elmii* sont très différents morphologiquement des six espèces décrites dans le Paléozoïque (Fig. 83). *Haliestes dasos* (Fig. 83d), espèce extrêmement bien préservée du Lagerstätte de Herefordshire (Silurien inférieur) est représentée par un unique spécimen adulte microscopique (longueur du corps : 3,5 mm) 20–45 fois plus petit que les spécimens de La Voulte. Ce spécimen possède des palpes et un abdomen segmenté ce qui n'est pas le cas chez *P. gracilis* et *C. boissinensis*. Ses longs ovigères (absents chez *P. gracilis* et *P. elmii*), sont différents de ceux de *C. boissinensis* par leur type de segmentation et la proportion des différents segments. Dans le Lagerstätte du Hunsrück (Dévonien inférieur), trois espèces ont des tailles relativement proches avec celles des pycnogonides de La Voulte mais sont très différentes au niveau des caractères morphologiques. *Palaeoisopus problematicus* est un pycnogonide de très grande taille (envergure : 40 cm) avec un très long abdomen multi-segmenté et de puissantes chélicères très développées munies d'une griffe terminale (Fig. 83e). *Palaeopantopus maucheri* possède un abdomen subdivisé en trois segments (Fig. 83f) tandis que *Flagellopantopus blocki* porte un curieux telson flagellé qui est 2,5 fois plus grand que le reste du corps (Fig. 83h). Aucun de ces caractères n'est présent chez les espèces de La Voulte. La quatrième espèce décrite dans le Hunsrück, *Palaeothea devonica* (longueur : 5 mm), est représentée par un unique échantillon mal préservé qui montre des appendices courts et un corps relativement aplati (Fig. 83g). Concernant *Cambropycnogon klausmuelleri* du Cambrien supérieur de Suède, il s'agit de formes larvaires microscopiques (Fig. 83b,c) qui ne permettent pas des comparaisons détaillées avec des spécimens adultes.

#### 3.3.1.3.2. Comparaison avec les pycnogonides actuels

*P. gracilis* possède des caractères morphologiques proches de ceux rencontrés chez des représentants typiques de la famille actuelle des Ammotheidae (Fig. 87a,b ; tronc compact, protubérances dorsales, proboscis souvent court, petites chélicères réduites) comme par exemple chez *Ammothea* (pour des comparaisons détaillées, voir Child 1994 et Munilla 2001). Exceptées les chélicères réduites, la forme du tronc, celle du proboscis et les protubérances dorsales sont bien connues chez *Pycnogonum* (Pycnogonidae, Arnaud et Bamber 1987). L'absence de palpes et d'ovigères, si elle est confirmée par la découverte d'autres spécimens, pourrait indiquer que *Palaeopycnogonides* est plus proche des Pycnogonidae que des Ammotheidae.

*C. boissinensis* se distingue de *P. gracilis* principalement par (1) sa trompe étroite et très longue, (2) sa paire d'ovigères, (3) son tronc non-segmenté, (4) l'absence de processus latéraux bien marqués et (5) sa plus grande taille. *C. boissinensis* possède certains caractères typiques de l'actuelle famille des Colossendeidae comme une morphologie générale pantographique (Fig. 87c), une trompe très longue, un corps étroit sans segmentation externe, des processus latéraux réduits et des ovigères segmentés (Fig. 87d). Il ressemble étroitement au genre *Colossendeis* qui regroupe les représentants les plus grands des pycnogonides actuels (Fig. 87e). Les proportions relatives des segments des pattes ambulatoires de *C. boissinensis* sont très similaires à celle de *Colossendeis* (pour des comparaisons détaillées voir Bamber et Thurston 1995). La grande envergure de pattes et l'absence de chélicères, sont des caractéristiques typiques des colossendeidés adultes et se retrouvent aussi chez *Collossopantopodus*.

*P. elmii* se distingue de *P. gracilis* principalement par (1) son proboscis relativement long et étroit, (2) l'absence de chélicères et (3) son tronc allongé dépourvu de processus latéraux bien marqués et de *C. boissinensis* principalement par son proboscis plus court et son tronc nettement segmenté. *P. elmii* présente des affinités avec les représentants de la famille actuelle des Endeidae (pour des comparaisons détaillées, voir Fry et Hedgpeth 1969) notamment au niveau de sa forme grêle, des proportions relatives de son tronc et de sa trompe, de son tronc nettement segmenté, de ses longues pattes ambulatoires et de l'absence de palpes et de chélicères (absents chez tous les Endeidae actuels).

#### 3.3.1.4. Implications évolutives

Les pycnogonides du Lagerstätte de La Voulte sont les premiers décrits dans le Mésozoïque. Datés d'environ 160 Ma, ils comblent une lacune de 400 Ma entre les derniers pycnogonides décrits au Paléozoïque (Dévonien du Hunsrück) et les représentants actuels du groupe. Ils apportent les premières informations-clés sur la composition et la diversité de ce groupe au Jurassique. Les trois nouvelles espèces décrites sont très différentes de tous les taxons paléozoïques (ex : *H. dasos*, *P. problematicus*). En revanche, elles montrent des ressemblances étroites avec les représentants de certaines familles actuelles (Ammonotheidae, Colossendeidae, Endeidae, Pycnogonidae ?).

Les affinités de ces fossiles avec les familles actuelles peuvent être testées par des analyses cladistiques, même si les caractères morphologiques disponibles sont moins nombreux. En effet, bien que la préservation des pycnogonides de La Voulte soit exceptionnelle, les fossiles ne présentent pas autant de caractères que leurs analogues actuels. De nombreux détails morphologiques importants dans la systématique des pycnogonides actuels (ex : pores génitaux, glandes cémentaires), sont absents ou non décelables chez les espèces fossiles de La Voulte. Par ailleurs, la combinaison de données fossiles très fragmentaires et des données actuelles abondantes dans les analyses cladistiques peut conduire à des interprétations erronées des relations entre les clades actuels et les taxons fossiles (voir par exemple Schram et Hof 1998 pour la phylogénie des crustacés). L'analyse cladistique la plus récente menée sur les pycnogonides (Arango et Wheeler 2007) se base sur 78 caractères morphologiques malheureusement inapplicables, dans leur grande majorité, aux taxons fossiles (ex : glandes cémentaires, pores génitaux, type larvaire). Dans cette analyse, les quatre espèces paléozoïques (*H. dasos*, *P. problematicus*, *P. maucheri*, *P. devonica* ; versus 59 taxons actuels) sont groupées avec les espèces actuelles au lieu d'apparaître comme un groupe dérivé près de la base de l'arbre phylogénétique comme c'est habituellement le cas (voir cladogrammes de Siveter *et al.* 2004, Poschmann et Dunlop 2006). Les problèmes majeurs sont (1) les différences dans le nombre de caractères disponibles chez les fossiles par rapport aux espèces actuelles et (2) les techniques d'analyses cladistiques qui ne sont pas toujours exploitées de la même façon selon les auteurs et leur spécialité (biologie versus paléontologie).

L'analyse cladistique que je propose ici se base sur une matrice de caractères issue de travaux récents d'Arango (2002) et de Siveter *et al.* (2004). Cette matrice inclut 46 espèces appartenant à toutes les familles actuelles et toutes les espèces fossiles connues (y compris celles de La Voulte) exceptée la forme larvaire cambrienne *C. klausmuelleri* (Fig. 88a). La morphologie n'est codée que par 39 caractères généraux afin de limiter les différences entre espèces fossiles et actuelles (Fig. 88b). L'analyse cladistique a été réalisée en collaboration avec L. Villier (Université de Provence) à l'aide du logiciel PAUP\* 4.0b10 (Swofford 1998) en utilisant des méthodes heuristiques. L'extra-groupe (« outgroup ») choisi pour enraciner les arbres phylogénétiques obtenus est le chélicérate (non-pycnogonide) *Offacolus kingi* (Sutton *et al.* 2002). Parmi les 94 arbres les plus parcimonieux fournis par l'analyse, l'arbre

du consensus majoritaire a été choisi pour la description des hypothèses phylogénétiques (pour le choix des arbres et la technique du consensus voir Lecointre et Le Guyader 2001). L'arbre-consensus obtenu par cette méthode (Fig. 89) suggère le regroupement des espèces de La Voulte au sein de familles actuelles (Ammotheidae, Colossendeidae, Endeidae). Il n'est pas très différent de ceux proposés par Arango (2002) et Siveter *et al.* (2004) à l'exception de la position des Austrodecidae. L'introduction dans la matrice de *Flagellopantopus* (Dévonien, Hunsrück) place les Austrodecidae en position basale. Elle entraîne aussi le regroupement de toutes les espèces paléozoïques dans le clade incluant *Palaeoisopus* (Dévonien) qui avait une position basale dans les phylogénies précédentes (ex : Siveter *et al.* 2004). La position très dérivée de *Palaeothea* (Dévonien), espèce mal définie (nombreux caractères non visibles), semble peu solide et doit être interprétée avec réserve. Les relations de parenté entre d'une part *P. elmii* et *Endeis mollis* et d'autre part *C. boissinensis* et les colossendeidés actuels sont particulièrement nettes et parmi les mieux supportées dans l'arbre-consensus proposé. *P. gracilis* apparaît dans le clade le plus basal des Ammotheidae qui est toutefois maintenant considéré comme relativement hétérogène (Arango et Wheeler 2007).

L'analyse cladistique que j'ai réalisée propose une origine au moins jurassique pour trois lignées majeures de pycnogonides actuels (Ammotheidae, Colossendeidae, Endeidae) avec des représentants dans le Callovien du Lagerstätte de La Voulte. L'histoire évolutive des Pycnogonides semble marquée par deux grandes étapes successives qui auraient donné naissance à (1) une faune paléozoïque puis à (2) une faune post-paléozoïque incluant les taxons jurassiques et actuels. Cette hypothèse très probable, également exprimée par Giribet *et al.* (2001) et Arango (2003), suggère que les lignées de pycnogonides actuels ont évolué à partir d'un ancêtre commun *via* une possible radiation mésozoïque du groupe.

### 3.3.1.5. Implications paléoécologiques : mode de vie et habitat

J'ai essayé de reconstituer par le dessin la morphologie générale des trois espèces de pycnogonides de La Voulte (Fig. 90). Ces pycnogonides possédaient de longues pattes ambulatoires soit fines (*P. elmii*, Fig. 90a), soit plus épaisses (*P. gracilis*, Fig. 90b) ou de très grande envergure (*C. boissinensis*, Fig. 90c). Dans la nature actuelle, ces longs appendices locomoteurs sont typiques des formes épibenthiques marcheuses (Arnaud et Bamber 1987). Par ailleurs, la plupart des espèces de pycnogonides munis de longues pattes vivent sur des fonds vaseux dans des environnements bathyaux ou abyssaux où elles tendent au gigantisme (ex : *Colossendeis* ; Arnaud et Bamber 1987). La morphologie générale des espèces de La Voulte, leur grande taille ainsi que le sédiment marneux fin dans lequel elles sont préservées suggèrent qu'elles vivaient dans un milieu relativement profond.

En l'absence de preuves directes (ex : contenu stomacal), les pycnogonides de La Voulte fournissent peu d'informations sur leurs stratégies alimentaires. Néanmoins, des proies potentielles telles que les ophiures (*Ophiopinna elegans*), les petits bivalves (*Bositra buchi*) ou encore les annélides polychaetes sont abondantes à La Voulte et régulièrement associées aux pycnogonides. La stratégie alimentaire de *Colossendeis colossea* (Arnaud et Bamber 1987) consistant à ingérer des petits invertébrés vivant dans la vase par l'intermédiaire d'un long proboscis (= pipette) s'applique peut-être aux espèces de La Voulte. Les pycnogonides actuels sont aussi connus pour aspirer le film bactérien souvent présent à la surface des sédiments ou des spongiaires (Arnaud et Bamber 1987). Ce mode alimentaire est sans doute à envisager pour *C. boissinensis*. Par ailleurs, *C. boissinensis* qui est muni d'un long proboscis, est associé sur la même surface à de très nombreuses ophiures (*Ophiopinna elegans* ; Fig. 86e,f). On peut supposer qu'il se nourrissait directement de mucus riche en protéines souvent produit à la surface des ophiures vivant en colonies denses.



*C. boissinensis* (1 spécimen) et *P. elmii* (2 spécimens) sont des formes rares tandis que *P. gracilis* (50–60 spécimens) était peut-être grégaire car une paléodensité moyenne de 55 individus/m<sup>2</sup> a pu être estimée à partir de deux grandes plaques (ex : Fig. 91).

Enfin, les pycnogonides de La Voulte présentent de fortes ressemblances morphologiques avec les représentants bathyaux du groupe. Ils auraient donc tendance à confirmer l'hypothèse, émise à partir des éponges siliceuses et des crinoïdes pédonculés du Ravin du Chénier, d'un paléoenvironnement marin relativement profond, probablement situé dans la zone bathyale (profondeur > 200 m). Leur présence dans les dépôts calloviens de La Voulte indique que la colonisation des zones marines profondes par ce groupe n'est pas récente et pourrait avoir eu lieu avant le Jurassique. Les pycnogonides paléozoïques des Lagerstätten de Herefordshire (Siveter *et al.* 2004) et du Hunsrück (Poschmann et Dunlop 2006) appartiennent déjà à des environnements considérés comme relativement profonds. L'occupation des niches écologiques peu profondes (plate-forme, littoral) par les pycnogonides trouve peut-être son origine dans une colonisation post-jurassique du groupe à partir d'un stock initialement bathyal.

### 3.3.2. Les astérides

Les résultats présentés ci-dessous sont l'objet d'une publication en préparation avec L. Villier (Université de Provence) et destinée à la revue *Journal of Paleontology* :

Villier, L., Charbonnier, S., Riou, B.. Callovian starfishes from La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France).

Soumis à *Journal of Paleontology*. (**annexe 7**).

#### 3.3.2.1. Introduction

Les fouilles paléontologiques des années 1980 ont livré trois spécimens d'astérides très bien conservés correspondant à deux espèces différentes. La première espèce, *Terminaster cancriformis* (Quenstedt 1876), a déjà été décrite et publiée. Nous reprenons ici sa description à partir d'un échantillon complet. La seconde est décrite pour la première fois à partir de deux échantillons.

#### 3.3.2.2. Description

**Phylum** : *Echinodermata*

**Classe** : *Asteroidea*

**Ordre** *Forcipulatida* Perrier 1884

**Genre** *Terminaster* Hess 1974

**Espèce-type** : *Terminaster cancriformis*, par monotypie.

**Diagnose du genre** (d'après Hess 1974, émendée) :

Genre de petite taille, étoilé, avec un disque réduit et des bras cylindriques. Les plaques primaires du disque clairement différenciées (centrodorsale, radiales et interradianales primaires). Les plaques des bras (radiales, supéromarginales et inféromarginales) sont de grande taille et s'organisent en rangées longitudinales, chacune de ces plaques portant un piquant. Peu de plaques intercalaires insérées entre les marginales et les radiales. Les

adambulacraires sont toutes identiques et portent chacune deux piquants. Les pores, pour le passage des pieds ambulacraires, sont agencés en deux rangées. La plaque orale est munie d'un grand piquant orienté vers le péristome. Les premières plaques adambulacraires des bras adjacents sont en contact et forment une carène réduite. La plaque terminale est très grande avec des rangées de tubercules pour l'articulation des piquants, plus grands sur les bords oraux et plus petits dans la région abactinale. Pas de pédicellaires connus.

**Espèce** *Terminaster cancriformis* (Quenstedt 1876)

**Matériel** : un seul spécimen (LAGER.2007.2.1), Ravin des Mines (site D de Fischer 2003), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

**Diagnose de l'espèce** : voir celle du genre.

**Préservation du spécimen** (Fig. 92) :

L'étoile de mer est préservée à la surface supérieure d'une plaque marneuse. Des coquilles de *Bositra buchi* entourent l'étoile de mer (Fig. 92a). Presque toutes sont ouvertes avec leurs valves en connexion. L'intégrité du corps de l'étoile de mer (ossicules en connexion) ainsi que les fines coquilles de bivalves suggèrent un enfouissement rapide avant la décomposition des parties molles. Il n'y a pas d'orientation préférentielle des coquilles qui pourrait indiquer l'influence d'un courant. La calcite originelle des plaques est partiellement remplacée par de la pyrite. Cette épigénisation altère la préservation des détails anatomiques mais l'architecture générale du corps est conservée. Le corps est fossilisé sous la forme d'une croix avec trois bras orthogonaux et les deux autres parallèles et entrecroisés à leur extrémité (Fig. 92a,b). La face orale est entièrement exposée de la bouche jusqu'à l'extrémité des bras même si une coquille de *B. buchi* masque partiellement l'un des bras. Les sillons ambulacraires et la région orale sont largement ouverts du fait d'un affaissement post-mortem. Les plaques dorsales et latérales ne sont visibles que dans la partie terminale d'un des bras retourné (Fig. 92c).

**Description anatomique** :

L'étoile de mer possède cinq longs bras (rapport R/r = 5,8) avec des angles interradiaux aigus (Fig. 92a). Les pores ambulacraires sont disposés en deux rangées dans chaque bras (Fig. 92b). Les adambulacraires sont robustes, quadratiques et deux fois plus larges que longues. Elles sont munies de deux piquants coniques, l'un le long du sillon et l'autre en position subambulacraire. Les premières adambulacraires sont contiguës entre les bras adjacents ce qui forme une courte carène. Les plaques orales sont petites, carrées et peu différenciées de la première adambulacraire (Fig. 92d). Elles possèdent un piquant subambulacraire et un piquant oral orienté vers le péristome (Fig. 92b, d). Les plaques terminales sont de relativement grande taille, allongées, en forme de tuile, avec une rangée de piquants sur les bords latéraux (Fig. 92b, c). Tous les piquants sont courts, coniques et émoussés. Il existe deux rangées de plaques marginales (supéro et inféromarginales). Il n'y a pas d'actinolatérale. Les inféromarginales sont épaisses, oblongues et avec des bords digités (Fig. 92c). Les marginales sont légèrement imbriquées et portent chacune un grand tubercule cratériforme servant à l'articulation des piquants. Les supéromarginales sont plus petites, tabulaires, mais assez similaires aux inféromarginales. Quelques petits ossicules secondaires connectent les marginales et les carinales entre elles.

**Discussion** :

*Terminaster cancriformis* a été décrite pour la première fois par Quenstedt (1876) à partir d'ossicules isolés provenant du gisement de Lothen (Jurassique supérieur, Oxfordien ?, Bade-Wurtemberg, Allemagne). Hess (1974) a redéfini l'espèce à partir de spécimens complets découverts dans l'Oxford Clay (Callovien, Angleterre) et l'a rangée dans la famille des

Zoroasteridae. Mah (2007) suit l'hypothèse de Hess (1974) et confirme l'affiliation au sein des Zorosateridae. Néanmoins, *T. cancriformis* ne possède pas les caractères diagnostiques de cette famille (ex : 4 rangées de pieds ambulacraires, pédicellaires, au moins une rangée d'actinolatérales, une seule rangée de marginales). La description du spécimen de La Voulte apporte des informations complémentaires à la connaissance de l'espèce et permet de l'intégrer dans les matrices cladistiques disponibles pour l'ordre des Forcipulatida. Quelles que soient les données utilisées (Blake 1987, Blake et Hagdorn 2003, Mah 2007), *T. cancriformis* se positionne toujours à la base des étoiles de mer post-paléozoïques (Neoasteroidea, Gale 1987) et jamais à l'intérieur des Zoroasteridae. Les relations phylogénétiques entre les formes paléozoïques et post-paléozoïques étant mal résolues, il est difficile d'interpréter la polarité des caractères qui sont utilisés pour définir les groupes modernes. *T. cancriformis* partage l'essentiel des caractères communs aux Forcipulatida (incluant les Zoroasteridae) et peut être considérée comme un Forcipulatida primitif.

**Ordre** Notomyotida Ludwig 1910

**Genre** *Decacuminaster* nov. gen.

**Origine du nom** : du Latin *decacuminare* (= étêter), en raison de l'absence de squelette dorsal.

**Diagnose du genre** (Fig. 93) :

Etoile de mer de grande taille avec 17–18 bras longs et flexibles (Fig. 93a,b). Disque très large, bien différencié des bras (rapport R/r = 1,7–2). Plaques ambulacraires avec la région abactinale allongée, triangulaire, projetée vers la région proximale. Les adambulacraires sont tabulaires et ornées d'une grande épine (longueur : 3–5 mm). Il n'y a pas d'abactinale. Quelques petites marginales sont présentes avec leur touffe de piquants aciculaires. Pédicellaires inconnus.

**Espèce** *Decacuminaster solaris* nov. sp.

**Origine du nom d'espèce** : du Latin *solaris* (= soleil) par référence à la forme rayonnante.

**Localité type** : Ravin des Mines (La Boissine, site A in Fischer 2003), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

**Stratigraphie** : Jurassique moyen, Callovien inférieur, zone à Gracilis.

**Matériel type** : holotype (LAGER.2007.3.3), spécimen de grande taille et paratype (LAGER.2007.2.2), spécimen de taille plus petite.

**Diagnose de l'espèce** : comme celle du genre.

**Préservation des spécimens** :

Les deux spécimens sont préservés de façon similaire. L'angle formé par les rangées de plaques ambulacraires, l'articulation des premières ambulacraires dans l'axe de la colonne ambulacraire et la dentition des premières ambulacraires sont autant de caractéristiques indiquant que la face visible des spécimens est la face dorsale. La préservation des détails anatomiques varie fortement selon les parties du corps. Les plaques du disque et de la base des bras sont complètement empâtées par de la pyrite qui oblitère les structures fines. De plus, une préparation initiale utilisant des procédés mécaniques abrasifs inadaptés (brosse métallique, papier de verre) a endommagé la partie proximale des bras et leur contact avec le disque. Certaines parties du corps ont été restaurées avec de la résine époxy ce qui masque de nombreux détails. Les ossicules sont préservés en calcite seulement sur la partie distale des bras où les détails anatomiques sont beaucoup mieux préservés.

Le spécimen de grande taille (LAGER.2007.3.3) a été choisi comme holotype en raison de la bonne préservation du contour du corps (Fig. 93a). Les 18 bras sont bien individualisés. Deux bras sont repliés et se croisent. Les autres ont leurs extrémités toutes orientées dans la

même direction. Le disque est légèrement étiré, ovale. Ainsi, le corps et les bras ont probablement été orientés après la mort de l'animal par des courants de fond ou par des glissements à la surface du sédiment. Une trentaine d'ophiures sont associées à cette étoile de mer. Le paratype (LAGER.2007.2.2) présente des détails très bien préservés du squelette et de l'architecture des bras (Fig. 93b). Néanmoins, il a subi d'importants dommages lors de la récolte et de la préparation. Neuf des bras sont plus ou moins incomplets. Une partie du disque et de la base des bras a été restaurée avec de la résine époxy ce qui masque de nombreux détails. Dix-sept bras sont reconnaissables soit par comptage direct soit par dénombrement indirect des reliefs formés par les premières ambulacraires. Un seul bras a subi des perturbations taphonomiques qui dérangent l'alignement des plaques ambulacraires.

### **Description anatomique :**

*Decacuminaster solaris* est une étoile de mer multi-bras (> 5) qui peut atteindre une grande taille (holotype : 20 cm, paratype : 10,5 cm). Le rapport R/r varie de 2 sur le petit spécimen à 1,7 sur le grand. L'état adulte présumé présente environ 17–18 bras. La mauvaise préservation de la base des bras ne permet pas de décrire les relations entre le disque et les bras. L'arc interbrachial paraît anguleux, très proche du bord du péristome. Le péristome représente environ 70 % de la surface du disque. Aucune marginale n'a pu être identifiée à la base des bras, le disque n'est donc pas clairement délimité. La colonne ambulacraire s'est affaissée durant les processus taphonomiques ce qui a perturbé certaines articulations et masque en grande partie les adambulacraires. Les ambulacraires des deux rangées sont en vis-à-vis et fortement imbriquées dans la partie médiane du bras (Fig. 93e). Le corps ambulacraire, aplati, peut atteindre 3 mm de long (Fig. 93d,e). Sa partie proximale recouvre très largement l'ambulacraire voisine. La constriction centrale laisse une grande ouverture pour le passage des pieds ambulacraires. Les plaques adambulacraires sont relativement petites, tabulaires, allongées dans l'axe du bras. Elles possèdent toutes un grand piquant de 3–5 mm de long avec une tête articulaire arrondie et un axe très long cannelé. Ces piquants sont organisés comme un peigne sur les côtés des bras avec un angle de 45° vers l'extrémité distale des bras (Fig. 93e). Des petits piquants aciculaires sont aussi présents. La plaque terminale correspond à un petit ossicule de forme de bouclier dont les bordures latérales portent quelques épines (Fig. 93c). Un ensemble de grandes plaques forme le contour du péristome (Fig. 93a,b). Les premières ambulacraires sont robustes, érigées, s'élargissant dans la région dorsale où elles s'articulent avec leur voisine grâce à une dentition très développée. La plaque orale n'est pas suffisamment visible pour être décrite.

Aucun des deux spécimens ne montre de squelette dorsal hormis quelques marginales éparées (Fig. 93f). Supposant une possible destruction du squelette dorsal durant la récolte ou la préparation initiale, nous avons dégagé minutieusement des parties de bras encore couvertes de sédiments. Aucun ossicule dorsal, marginal ou abactinal n'a été rencontré ce qui confirme que *Decacuminaster solaris* n'avait pas de squelette dorsal développé.

### **Discussion :**

La morphologie générale (nombreux bras, angles interbrachiaux aigus, large bouche) de *Decacuminaster solaris* se rencontre chez plusieurs groupes d'astérides actuels et fossiles comme les Brisingida, les Solasteridae et les Heliasteridae. Elle est considérée comme une adaptation soit à un mode de vie suspensivore (Brisingida) soit à comportement de prédateur par digestion interne de proies de grande taille (Solasteridae, Heliasteridae) (Blake 1990). La réduction du squelette dorsal est connue chez une forme fossile (Hess 1972) et occasionnellement chez plusieurs groupes d'astérides actuelles (Asteriidae, Brisingida, Oreasteridae, Poraniidae, Pterasteridae). Cette convergence morphologique suggère un avantage adaptatif mais le rôle de cette réduction reste en partie inexplicé excepté chez les

Brisingida (Mah 2003). Les Brisingida regroupent des étoiles de mers adaptées à un mode de vie suspensivore et possédant toutes de très nombreux bras (Emsen et Young 1994). Durant la nutrition, les bras de ces étoiles sont maintenus au-dessus du fond marin (voir Fig. 113c). La réduction du squelette dorsal diminue probablement la dépense d'énergie pour maintenir dressés ces nombreux bras.

Les ambulacraires de *D. solaris* sont très semblables à celles de *Xandarosaster hessi* (Blake 1984), à celles du spécimen attribué à *Plesiosolaster moretonis* par Hess (1972), et à celles de *Plesiastropecten hallovensis* décrite par Villier *et al.* (2004). *Plesiastropecten* et *Xandarosaster* appartiennent au clade robuste des Paleobenthopectininae défini et classé parmi les Benthoplectinidae par Blake (1984). Les spécimens du Bajocien supérieur de Schinznach (Suisse) attribués à *Plesiosolaster moretonis* par Hess (1972) partagent de nombreux caractères avec *D. solaris* et les Paleobenthopectininae mais une attribution directe à *P. moretonis* est rendue difficile du fait de nombreux problèmes taxinomiques (voir annexe 7 pour les raisons détaillées). Le nombre de bras chez *X. hessi* est inconnu mais l'espèce diffère de *D. solaris* par ses adambulacraires plus longues et aplaties, le nombre d'épines et aussi et surtout par le développement des abactinales et des marginales. *P. hallovensis* se distingue aussi par le développement d'un squelette dorsal et marginal, la présence de cinq bras et la forme élancée des ambulacraires.

### 3.3.2.3. Paléoécologie

*Terminaster cancriformis* est ici considéré comme le représentant basal de tous les Forcipulatida et même comme le représentant le plus primitif du groupe des Asteroidea. Son mode de vie est difficile à déterminer à partir de la seule morphologie du squelette. Les formes actuelles les plus proches sont les Forcipulatida basaux (Pedicellasteridae, Neomorphasteridae et Zoroasteridae) qui sont tous des organismes de milieux marins profonds se nourrissant à partir de différents types de ressources trophiques (Mah 2007). *T. cancriformis* est connu soit sous forme d'ossicules isolés dans le Callovien et l'Oxfordien d'Allemagne, de Suisse et de France (Quenstedt 1876, Hess 1974, 1975), soit sous forme d'organismes complets dans l'Oxford Clay (Hess 1974), mais toujours dans des dépôts marneux de bassin. Dans la nature actuelle, les Zoroasteridae se rencontrent rarement sous une tranche d'eau inférieure à 100 m et sont beaucoup plus fréquents sur les fonds vaseux des plates-formes profondes jusque dans les plaines abyssales (Mah 2007). La présence de *T. cancriformis* à La Voulte est donc compatible avec un paléoenvironnement bathyal suggéré notamment par l'analyse des communautés d'éponges siliceuses et de crinoïdes pédonculés.

*Decacuminaster solaris* partage de nombreux caractères avec les Brisingida actuels pour la plupart suspensivores : large bouche, colonne ambulacraire robuste et flexible, réduction du squelette dorsal, grand nombre de bras. Les Brisingida actuels vivent dans des environnements bathyaux et abyssaux sur des substrats rocheux ou vaseux (Clark et Downey 1992, Mah 2003). La densité des populations de ces étoiles de mers varie considérablement en fonction des apports nutritifs véhiculés par les courants marins (Roux 1994). D'après la classification de Blake (1984, 1987), les Paleobenthopectininae appartiennent probablement aux Benthoplectinidae et Notomyotida. Les représentants actuels des Benthoplectinidae sont essentiellement bathyaux ou abyssaux. Ils sont caractérisés par des muscles dorsaux qui sont interprétés comme une adaptation à la nage (Ludwig 1910) ou à un mode de vie suspensivore (Blake 1984). Les contenus stomacaux des Benthoplectinidae actuels indiquent généralement un régime carnivore (Clark et Downey 1992) ce qui n'exclut pas un mode de vie suspensivore. La ressemblance morphologique de *D. solaris* avec les Brisingida suggère qu'au moins durant le Jurassique les Paleobenthopectininae avaient un mode de vie suspensivore. A La Voulte, *D. solaris* vivait

probablement en bordure du talus escarpé généré par la faille de La Voulte et sans doute favorable aux échanges d'eau et aux apports de particules nutritives. Le milieu de vie de *D. solaris* était probablement comparable à celui des Brisingida et des crinoïdes pédonculés de l'actuel talus bathyal de Nouvelle-Calédonie (Roux 1994).

La diversité des astérides est généralement assez faible dans les milieux marneux du Jurassique et les taxons les plus fréquents sont les grands Goniasteridae (*Comptoniaster*, *Tylasteria*), Stauranderasteridae (*Stauraster*) et Astropectinidae (*Pentasteria*) (Hess 1975, Breton 1992, Courville et Villier 2003, Villier *et al.* 2004, Zaton *et al.* 2007). Certains de ces taxons sont présents dans le secteur de La Voulte (Dumortier 1871, Valette 1928, 1929). Valette (1928) a par exemple décrit *Tylasteria prisca* et *Stauraster billodensis* à partir d'ossicules isolés récoltés dans les marnes du Bathonien inférieur de La Pouza (ces espèces sont aussi présentes dans le gisement de même âge de La Clapouze). Ces deux espèces sont aussi connues en association avec *Pycinaster* sp. et *Pentasteria* sp. (Breton 1992) dans les marnes calloviennes du Ravin du Chénier de même âge que le Lagerstätte de La Voulte. Il est surprenant de constater qu'aucune de ces étoiles de mers, toujours très fréquentes dans les marnes du Jurassique, n'a été récoltée dans le Lagerstätte de La Voulte, que ce soit sous forme d'ossicules isolés ou de spécimens complets. Les ossicules isolés de *Terminaster* et des Benthoplectinidae sont relativement fréquents dans les collections anciennes des muséums européens (Hess 1974, Villier *et al.* 2004) mais n'ont jamais été signalés dans le secteur de La Voulte. Il semble donc exister une forte différenciation entre la diversité observée dans les niveaux à conservation exceptionnelle du Lagerstätte de La Voulte et les marnes contemporaines du Ravin du Chénier. Les conditions paléoenvironnementales (topographie, courant, substrat) sont probablement légèrement différentes et peuvent expliquer la coexistence de communautés d'étoiles de mer aux modes de vie différents.

#### 3.3.2.4. Conclusions

Les étoiles de mer du Jurassique ne sont pratiquement connues qu'à partir de formes d'eau peu profonde. Les astérides du Lagerstätte de La Voulte, qui partagent beaucoup d'affinités avec certaines formes actuelles vivant en profondeur, apportent des éléments nouveaux concernant la composition et l'écologie du groupe au Jurassique. La petite étoile de mer *Terminaster cancriformis* apparaît comme étant un taxon basal du groupe des Forcipulatida voire de l'ensemble du groupe des astérides post-paléozoïques. Sa morphologie générale, très proche des représentants actuels bathyaux des Zoroasteridae et Pedicellasteridae, suggère une espèce de milieu profond, et probablement carnivore généraliste. *Decacuminaster* nov. gen. *solaris* nov. sp. est une astéride de grande taille dont les nombreux bras et le squelette axial sont typiques des Paleobenthoplectininae (Notomyotida). Ses 18 bras et l'absence d'ossicules dorsaux peuvent être interprétés comme une adaptation à un mode de vie suspensivore connu notamment chez les Brisingida actuels. Les étoiles de mer de La Voulte ressemblent à certaines formes bathyales modernes mais s'en distinguent par de nombreux caractères. Les groupes modernes apparaissent et se diversifient au Trias et au Jurassique (Blake 1987, Blake et Hagdorn 2003, Villier *et al.* 2004). Dans l'hypothèse d'un environnement profond, les astérides de La Voulte, suggèrent que la colonisation des milieux bathyaux par ces organismes a débuté relativement tôt au cours du Mésozoïque. Ce résultat va à l'encontre de l'opinion d'autres auteurs (Blake et Aronson 1998, Mah 2003, 2007, Villier *et al.* 2004) dont les études actuelles suggèrent une colonisation dans le sens plate-forme-bassin au cours de l'histoire des différents groupes d'astérides. La découverte de nouveaux fossiles correspondant à les paléoenvironnements profonds permettra probablement de mieux comprendre la chronologie de la colonisation des milieux profonds par les astérides.

### 3.3.3. Les thylacocéphales

Une étude synthétique du groupe des thylacocéphales est actuellement en cours avec J. Vannier (Université Lyon 1) et plusieurs collaborateurs externes dont M. Sutton (Imperial College, London). Celle-ci comprend la redescription des espèces présentes à La Voulte, leur interprétation morphofonctionnelle à la lumière de comparaisons détaillées avec les crustacés actuels et une discussion concernant les affinités des thylacocéphales parmi ou en dehors des crustacés.

L'utilisation de la microtomographie (ex : CT-Scan, synchrotron) a permis d'obtenir des résultats préliminaires prometteurs notamment pour l'analyse des contenus stomacaux. Ces nouvelles techniques s'ajoutent à des moyens d'investigation plus classiques mais non moins performants (MEB, lames minces, sections polies).

Les chapitres suivants regroupent de nombreuses observations nouvelles qui serviront de base à une prochaine publication (Vannier, Charbonnier *et al.* en prép.). Ils reprennent également certains résultats déjà publiés dans la revue *Acta Palaeontologica Polonica* :

Vannier, J., Chen, J.-Y., Huang, D.-Y., **Charbonnier**, S., Wang, X.-Q., 2006. The Early Cambrian origin of thylacoecephalan arthropods. *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (2), 201-214. (**annexe 8**)

#### 3.3.3.1. Introduction

Les thylacocéphales sont des arthropodes à carapace « bivalve » connus à partir du Silurien inférieur jusqu'à la fin du Crétacé (Mikulic *et al.* 1985, Schram *et al.* 1999). Au cours de cette longue période, ils ont une distribution cosmopolite (Europe, Amérique, Australie, Chine). Ils sont connus, le plus souvent, à l'état de carapace à l'exception de certains spécimens mésozoïques, comme ceux de La Voulte, qui présentent de longs appendices préhensiles et des organes visuels hypertrophiés bien préservés (voir Secrétan 1985 ; Fig. 74e). Malgré les nombreuses données provenant de plusieurs Lagerstätten (ex : Mazon Creek, Illinois, Etats-Unis ; Solnhofen, Allemagne ; Osteno, Italie ; La Voulte, France), les thylacocéphales constituent un groupe d'animaux énigmatiques dont l'origine et les affinités au sein des Arthropodes, notamment leurs relations avec les crustacés, ne sont pas encore élucidées. La découverte de *Zhenghecaris shankouensis* (Cambrien inférieur, Chine du Sud) et ses probables affinités avec les thylacocéphales semble indiquer que le groupe existait déjà dans les communautés marines du début du Paléozoïque (Vannier *et al.* 2006). Les thylacocéphales du Lagerstätte de La Voulte sont parmi les mieux préservés de tout le registre fossilifère. Ils apportent des informations essentielles à la connaissance du groupe et permettront sans doute prochainement de préciser leurs affinités parmi ou en dehors des crustacés.

#### 3.3.3.2. Brève description des thylacocéphales de La Voulte

La révision systématique en cours confirme l'existence de quatre espèces de thylacocéphales : *Dollocaris ingens* Van Straelen 1923, *Kilianicaris lerichei* Van Straelen 1923, *Clausocaris ribeti* (Secrétan 1985) et *Paraostenia vultensis* Secrétan 1985. Suite aux fouilles paléontologiques des années 1980, *D. ingens* a fait l'objet de nombreuses publications (Secrétan 1983, Secrétan et Riou 1983, Secrétan 1985). C'est l'espèce la mieux documentée (plusieurs centaines de spécimens). Elle est préservée aussi bien en volume dans des nodules sidéritiques qu'à l'état d'individus complètement aplatis ou plus ou moins

écrasés (= « empreintes » phosphatées) dans les niveaux marneux. *K. lerichei* n'est connu qu'à partir d'une douzaine de spécimens dont la majorité sont des carapaces sans parties molles. Seulement quelques individus montrent des appendices et des organes visuels préservés. *C. ribeti* est représentée par une vingtaine de spécimens, tous préservés sous forme d'individus aplatis (« empreintes » phosphatées) dans des sédiments marneux. *P. voutensis* regroupe 6–7 spécimens également préservés en empreintes. Un unique spécimen est contenu dans un pseudo-nodule carbonaté (FSL 710 083).

Ces quatre espèces possèdent des carapaces différentes par leur contour et leur ornementation. Cela permet de les identifier aisément même lorsque les parties molles et les appendices ne sont pas préservés.

**Phylum :** *Arthropoda*

**Classe :** *Thylacocephala* Pinna *et al.* 1982

Ordre et famille incertains

- *Dollocaris ingens* (Figs 74a,e ; 94a–f) :
  - *Description résumée de l'espèce* (modifiée d'après Secrétan et Riou 1983) :
 

La carapace présente un aspect bivalve. Elle est environ deux fois plus longue que large et son épaisseur est sub-égale à sa largeur (longueur maximale : 20 cm). Comprimée latéralement, elle renferme l'intégralité du corps exceptée la partie caudale. Elle présente sur les côtés une carène latérale caractéristique de l'espèce et une protubérance elliptique dans la région antéroventrale (Fig. 94a,e). La marge dorsale antérieure concave sépare la carapace en deux valves identiques et porte à l'avant une crête se terminant par un court rostre pointu (Fig. 94d). A l'arrière, cette crête s'interrompt brutalement aux 2/3 de la longueur. La marge ventrale est convexe dans sa région médiane (Fig. 94a,d) où elle se ressert et forme des encoches dirigées vers l'intérieur (Fig. 94c). La région antérieure concave forme une encoche orbitaire entre le rostre et une courte épine antéroventrale. Des yeux sphériques volumineux s'insèrent dans l'encoche (Figs 74a,e ; 94d). Ces yeux possèdent de nombreuses ommatidies (Figs 74a ; 95a). La région postérieure est concave, limitée par deux épines postérieures, l'une dorsale, l'autre ventrale. Elle laisse passer des appendices filamenteux (pléopodes ?) provenant de petites plaques épaisses. Des appendices céphaliques probables sont présents chez de rares spécimens mais rien ne permet de les identifier avec certitude. Dans la région thoracique, trois paires d'appendices préhensiles articulés en forme de genou sont présentes et augmentent de taille de l'avant vers l'arrière. Certains sont puissants et portent à leurs extrémités des épines. Une chambre branchiale est présente au-dessus des appendices thoraciques et contient au moins huit branchies lamellaires (Figs 94a,b ; 95b).
  - *Nouvelles observations* :
 

La préservation en volume de certains spécimens de *D. ingens* a permis de préciser certaines caractéristiques anatomiques notamment au niveau des organes visuels. Les yeux de *D. ingens* ont fait l'objet d'une courte étude préliminaire par Fröhlich *et al.* (1992) qui a révélé leur excellente préservation et la nécessité de réaliser de nouvelles observations à plus forte résolution. Un nouveau spécimen récemment récolté et le réexamen de certains spécimens étudiés par Fröhlich *et al.* (1992) déposés au MNHN de Paris, ont fourni des informations précises quant à l'anatomie des yeux de *D. ingens*. Le nouveau



spécimen (FSL 710 064) est préservé latéralement dans un nodule sidéritique (Fig. 74a). Un seul œil est visible mais à l'origine, le dispositif visuel complet comprend deux yeux accolés. L'œil préservé forme une protubérance arrondie à l'avant de l'organisme. Il est de grande taille par rapport au reste du corps. Il n'est pas complètement sphérique et sa courbure semble varier considérablement (Fig. 95a). La surface visuelle externe forme un réseau hexagonal régulier dont chaque facette correspond à l'extrémité distale d'une unité photoréceptrice appelée ommatidie (Fig. 95c,d). Ce réseau est préservé en volume et chaque ommatidie se présente sous la forme d'un cône subcylindrique allongé (Fig. 95e,f). La partie basale des ommatidies forme des structures en rosettes interprétées comme des cellules rétinienne (Fig. 95g-k). Cette hypothèse proposée par Fröhlich *et al.* (1992) est ici confirmée. La partie centrale des rosettes correspond probablement au rhabdome (Fig. 95i,k). Un tel degré de préservation, jusqu'au niveau cellulaire, est extrêmement rare dans le registre fossilifère surtout pour des structures visuelles internes. Ces observations montrent que *D. ingens* possédait des yeux composés (yeux à facettes) comme ceux des insectes et des crustacés actuels (Brusca et Brusca 2002). Le grand nombre de facettes et la grande taille de l'œil suggèrent une vision de haute résolution et/ou de grande sensibilité (D. Nilsson, Lund University, comm. pers. 2007). *D. ingens* était donc probablement doté d'une acuité visuelle exceptionnelle qui, ajoutée à la présence d'appendices préhensiles développés, en faisait un prédateur redoutable.

Des analyses microtomographiques réalisées à l'Université de Poitiers (J. Vannier 2007) et à l'Université P. & M. Curie (traitement d'images) ont aussi révélées le contenu stomacal de certains thylacocéphales de La Voulte (détail : voir paragraphe 3.4.2.2.).

- *Kilianicaris lerichei* (Figs. 74b ; 94g)

▪ *Description résumée de l'espèce* (modifiée d'après Secrétan et Riou 1983) :

La carapace est bivalve et de petite taille (longueur maximale : 5–6 cm). Elle est comprimée latéralement et renferme l'intégralité du corps exceptée les extrémités caudales. La marge dorsale est concave et se prolonge en avant par un large rostre arrondi. Elle porte une crête médio-dorsale qui s'interrompt avant d'atteindre la région postérieure. La marge ventrale est convexe et dépourvue d'épines. Une carène latérale longitudinale et sinueuse, caractéristique de l'espèce, parcourt la carapace et s'infléchit vers le haut pour rejoindre la crête médio-dorsale. Dans la région antérieure, sous le bord inférieur du rostre se trouvent des yeux volumineux en partie masqués sous la carapace. Trois robustes appendices géniculés et présumés thoraciques sont présents. Des appendices filamenteux (pléopodes ?) dépassent du bord ventral de la carapace.

▪ *Remarques* :

*Kilianicaris lerichei* (et non *Kilianocaris lerichei* sensu Secrétan et Riou 1983, Secrétan 1983) est le thylacocéphale le moins connu de La Voulte. Contrairement à *Dollocaris*, le rostre est très arrondi en vue latérale et suggère la présence d'un capuchon frontal protégeant les structures visuelles.

- *Clausocaris ribeti* (Figs 74c ; 94h)
  - *Description résumée de l'espèce* (modifiée d'après Secrétan et Riou 1983) :  
Espèce de petite taille (longueur maximale 2–3 cm) possédant une carapace arrondie. La marge dorsale est concave et possède une crête dorsale peu marquée. La marge ventrale est convexe. La région antérieure convexe laisse passer un œil ovale de très grande taille par rapport au reste du corps (environ 30 % de la longueur totale). Les appendices préhensiles sont courts et très fins avec des extrémités formant des pinceaux. La région postérieure laisse passer des appendices filamenteux (pléopodes ?).
  - *Remarques* :  
*C. ribeti* n'est préservée que sous forme d'individus aplatis (« empreintes phosphatées ») au sein des marnes du Lagerstätte de La Voulte. Sa carapace semble très fine et est probablement peu minéralisée. Un mode de vie necto-pélagique a été envisagé par Secrétan (1985), hypothèse basée sur la présence d'appendices filamenteux bien développés et sur une structure exosquelettique particulièrement légère.
  
- *Paraostenia vouldensis* (Figs 74d ; 94i, j)
  - *Description résumée de l'espèce* (modifiée d'après Secrétan et Riou 1983) :  
La carapace est de petite taille (longueur maximale : 3–4 cm) et munie d'une crête médiadorsale courte et arrondie. En vue latérale, l'échancrure antérieure de la carapace n'est pas limitée par un rostre dorsal et une épine ventrale comme chez *Dollocaris*, mais présente deux prolongements relativement pointus. Elle laisse passer un œil volumineux sub-circulaire. Une crête latérale longitudinale parcourt le tiers supérieur de la carapace. Entre cette crête latérale et la crête médiadorsale se trouve une ligne ondulée de tubercules en forme de cratères, caractéristiques de l'espèce. Les appendices préhensiles sont assez fins et leur taille augmente de l'avant vers l'arrière. Dans la région caudale, se trouvent des appendices allongés en forme de baguettes (pléopodes ?).
  - *Remarques* :  
*P. vouldensis* est reconnaissable par ses ponctuations alignées latéralement dans la région dorsale de la carapace (Fig. 94j). Ces ponctuations forment de petits cratères semblables à des pores. Ils pourraient correspondre aux emplacements d'organes lumineux comme il en existe chez plusieurs espèces de crustacés actuels (Gruner 1994). Chez certains ostracodes pélagiques, la carapace possède des tubercules dont les pores sont reliés à des glandes bioluminescentes. Les substances chimiques (luciférine et luciférase) produites par ces glandes émettent au contact de l'eau un nuage bioluminescent autour de l'organisme (Angel 1993). Un dispositif bioluminescent de même nature est peut-être présent chez *P. vouldensis*. Chez de nombreux organismes vivant dans les milieux profonds et obscurs, les signaux lumineux émis servent de moyen de communication intraspécifique, notamment au moment de la reproduction, et de leurres pour attirer des proies ou pour éloigner les prédateurs. Un tel comportement est possible chez *P. vouldensis*.

### 3.3.3.3. Affinités avec les crustacés

Les relations de parenté entre thylacocéphales et crustacés ont fait l'objet d'hypothèses diverses basées sur des comparaisons avec les crustacés cirripèdes, phyllocarides, malacostracés, branchiopodes et maxillopodes (voir Briggs et Rolfe 1983, Schram 1990, Schram *et al.* 1999). Aucune hypothèse proposée n'a apporté d'arguments convaincants. Néanmoins, plusieurs caractéristiques anatomiques des thylacocéphales suggèrent des affinités étroites avec les crustacés. Il s'agit notamment (1) de la présence de deux paires d'antennes chez *Thylacocephalus* (Santonien, Liban ; Lange *et al.* 2001), (2) de l'existence d'yeux composés globuleux avec des ommatidies, des cônes cristallins et des cellules rétinienne organisées en rosettes typiques de certains crustacés décapodes (ex : *Homarus americanus* ; Hafner et Tokarski 2001), (3) de la présence de huit paires de branchies lamellaires dont la structure évoque celles des crustacés décapodes, (4) de la segmentation du corps (partie antérieure avec des appendices préhensibles et des branchies et parties postérieures avec des séries d'appendices filamenteux ressemblant aux pléopodes des crustacés, et (5) de la morphologie et de la structure des appendices préhensiles articulés typiques des crustacés décapodes comme par exemple ceux des stomatopodes prédateurs (ex : squilles ou « mantes de mer »).

Malgré des nombreuses ressemblances anatomiques, il est difficile d'affirmer que les thylacocéphales sont bien des crustacés car l'existence de cinq paires d'appendices céphaliques, élément diagnostique essentiel pour le groupe, reste incertaine. Ce critère est essentiel pour affilier les thylacocéphales aux crustacés car tous les autres caractères précédemment cités pourraient résulter de phénomènes de convergence évolutive.

D'autre part, la préservation d'organes internes chez certains spécimens de La Voulte apporte des précisions sur l'anatomie des thylacocéphales et leur mode de vie. Les sections polies transversales examinées par Secrétan (1985) et conservées au MNHN de Paris ont été réexaminées. Elles montrent clairement un appareil digestif constitué d'une large poche stomacale et d'un conduit intestinal cylindrique (Fig. 96a). La poche stomacale est tapissée d'un réseau de crêtes longitudinales formant des cannelures en section (Fig. 97a) Ces structures stomacales sont bien connues chez les crustacés décapodes actuels (Icely et Nott 1992). Le conduit intestinal est cylindrique et de petit diamètre. A la jonction entre estomac et conduit intestinal se trouve une zone portant des papilles (Figs 96b,c ; 97b,c) et jouant probablement le rôle d'un filtre ou d'une valve empêchant les particules trop grossières de pénétrer dans le conduit intestinal. Au même niveau s'insère l'hépatopancréas (Figs 96b ; 97b) divisé en deux masses composées d'un réseau très dense de tubules (caecums). Cette structure microtubulaire est très comparable à celle observée chez les décapodes actuels (Icely et Nott 1992, Ceccaldi 1994). La région située entre la bouche et l'estomac est encore mal connue. *D. ingens* possède un cœur en position dorsale (Fig. 96d) comme chez les crustacés actuels (Mayrat 1994). La préservation de telles structures est tout à fait remarquable et permet des comparaisons avec des coupes histologiques. La structure du cœur, du péricarde et des vaisseaux hémolymphatiques associés révèle des similitudes étonnantes avec le système cardiovasculaire des crustacés (Mayrat 1994). C'est un argument supplémentaire pour rapprocher les thylacocéphales des crustacés.

### 3.3.4. Les restes végétaux

Les végétaux fossiles sont rares dans le Lagerstätte de La Voulte mais ils présentent un intérêt paléoenvironnemental certain. Ils ne sont représentés que par deux macro-échantillons de bois ligniteux. Ces échantillons ont été confiés pour étude à Marc Philippe (Université Lyon 1). Ils sont respectivement consignés dans son registre de laboratoire sous les numéros MP1606 et MP1718.

#### 3.3.4.1. Description macroscopique

Le premier échantillon (MP1606) est un fragment d'axe ligneux sans ramifications, de grande taille (longueur : 70 cm, largeur : 7 cm, épaisseur : 2,5 cm), dont la morphologie générale rappelle celle d'une « planche » (Fig. 98). Le bois est de couleur brun foncé. Ses deux faces sont localement encroûtées par des plages de pyrite et de sidérite préservant de nombreux bivalves d'affinités incertaines. Un gastéropode et des fragments de tubes appartenant vraisemblablement à des serpules sont aussi présents (Fig. 98).

Le second échantillon (MP1718) est un fragment d'axe ligneux sans ramifications de petite taille (longueur : 7 cm, largeur : 3,5 cm, épaisseur : 0,6 cm) et relativement comprimé. Le bois est oxydé et très friable. Il est de couleur brun foncé. Des encroûtements de pyrite sont présents sur l'une des faces mais aucune colonisation par des organismes n'est visible.

Les deux échantillons étant des bois ligniteux, il n'y a vraisemblablement pas eu de remaniement (sédimentation primaire).

#### 3.3.4.2. Observations microscopiques

Des prélèvements ont été effectués sur les deux échantillons pour observation au microscope électronique à balayage (M. Philippe). La préservation des deux bois fossiles est suffisante pour que certaines caractéristiques anatomiques puissent être décrites. Seuls les échantillons de MP1606 sont ici utilisés pour la description, ceux de MP1718 n'ayant pas fourni d'informations significativement différentes.

Pour une meilleure compréhension des termes techniques, la terminologie utilisée est résumée sur la Figure 99a (García Esteban *et al* 2003). La structure d'un bois, actuel ou fossile, peut être étudiée en effectuant une coupe selon le plan radial, tangentiel ou encore transversal (Fig. 99b). Le bois est constitué d'un ensemble de cellules organisées de façon complexe (Fig. 99a,b). Les trachéides sont des cellules allongées longitudinalement qui conduisent la sève montante. Chez les Conifères, les trachéides communiquent entre elles par des ponctuations aréolées qui assurent la conduction longitudinale de la sève. Elles sont complétées par des rayons constitués de cellules à paroi fine allongées radialement. Le contact des trachéides et des rayons dessine un rectangle, le champ de croisement, où se trouve un autre type de ponctuations, les oculipores qui assurent la communication entre les deux types de cellules (Fig. 99b).

MP1606 est un bois présentant une ponctuation radiale araucarienne constituée de files de ponctuations aréolées couvrant la paroi radiale de la trachéide (Fig. 99c). Des champs de croisements sont aussi présents et montrent leurs ponctuations préservées. Il s'agit de champs araucarioïdes avec au moins trois oculipores contigus (Fig. 99d).

#### 3.3.4.3. Détermination

Les caractères anatomiques microscopiques de MP1606 indiquent qu'il s'agit d'un bois de Gymnosperme, plus précisément de Conifère et probablement d'Araucariacée, famille qui ne se rencontre pratiquement plus aujourd'hui que dans l'hémisphère austral. Le genre utilisé pour ce type de bois fossile est *Agathoxylon* Hartig (1848). *Agathoxylon* est un parataxon extrêmement uniforme où des dizaines de morpho-espèces ont été distinguées. Il est difficile de préciser l'espèce mais il y a une forte affinité avec *Agathoxylon desnoyersii* (Lemoigne

1968) qui est aussi cité dans les dépôts calloviens de Côte-d'Or (Lemoigne 1968), du Jura, de la Sarthe (Philippe 1991, 1995) et de l'Orne (Philippe *et al.* 2007). Jusqu'ici *Agathoxylon desnoyersii* est la seule espèce reconnue dans le Callovien français. Enfin, il faut noter qu'au Callovien le morphogénère *Agathoxylon* domine très largement les xyloflores en Europe.

#### 3.3.4.4. Milieu de dépôt et milieu d'origine

##### 3.3.4.4.1. Morphologie et faciès

L'échantillon MP1606 (Fig. 98) est un bois long, aplati et sans ramifications présentant typiquement une morphologie de « planche ». D'après Philippe (1991 et comm. pers. 2007) ce type de bois, généralement trouvé dans des lithologies marneuses ou argileuses, est souvent un indicateur de milieu de dépôt distal de type offshore. Par ailleurs, Garcia *et al.* (1998) ont montré que les bois de type *Agathoxylon* proviennent plutôt de l'intérieur des terres et non d'îles (ex : îles basses des récifs barrières). Bien que trouvés communément dans des faciès de bassin, ils semblent être les représentants allochtones de xyloflores continentales diversifiées et pérennes (Garcia *et al.* 1998). MP1606 a donc probablement flotté longtemps pour s'éloigner des côtes et sombrer dans le secteur de La Voulte. Sachant que le Massif Central est considéré comme totalement ennoyé au Callovien inférieur (Enay *et al.* 1993a), la source de ce bois est sans doute assez lointaine : le bloc corso-sarde au Sud ou le massif Londres-Brabant au Nord.

##### 3.3.4.4.2. Colonisation du bois fossile et dépôt

De nombreux bivalves d'affinités incertaines sont associés aux encroûtements visibles sur les deux faces de MP1606. La plupart présentent des valves en connexion. Quelques uns montrent la surface externe de leurs valves, d'autres plus nombreux, uniquement visibles en section transversale, pourraient indiquer une fixation par byssus (Fig. 98).

Les modalités de colonisation (chronologie, milieu) des surfaces de ce bois sont difficiles à établir. Deux principaux modèles sont envisageables :

- modèle 1 :

Le bois flotte en surface ou entre deux eaux pendant une longue durée. Il est alors colonisé par différents organismes pseudoplanctoniques avant de tomber sur le fond et d'être enfoui. Il s'agit d'un modèle proche de celui proposé par certains auteurs (ex : Seilacher *et al.* 1968, Haude 1980, Simms 1986, Hess *et al.* 1999) pour expliquer la fossilisation d'organismes tels que les grands crinoïdes *Seirocrinus subangularis* du Lagerstätte de Holzmaden (Toarcien, Allemagne) retrouvés fixés sur des troncs fossiles. Ce premier modèle est toutefois controversé et d'autres auteurs (ex : Rasmussen 1977) lui préfèrent le modèle 2.

- modèle 2 :

Le bois, après une période de flottage relativement courte, sombre sur les fonds vaseux où il est alors colonisé par des organismes benthiques qui trouvent là un substrat favorable à leur fixation et, pour certains, à leur nutrition. Il s'agit ici du modèle des supports organiques des grands fonds où la moindre parcelle de matière organique donne lieu à une colonisation intensive (fixation et nutrition) sous forme d'îlots de vie plus ou moins pérennes. De tels phénomènes sont

régulièrement observés lors de plongées sous marines dans les grands fonds. C'est par exemple le cas sur les pentes bathyales de Nouvelle-Calédonie où il a été observé, à plus de 1 800 m de profondeur, des épaves d'arbres déracinés par des cyclones et colonisés par des galathées ou encore des ramures de palmiers échouées sur les fonds vaseux (Roux *et al.* 1991a). Dans ce cas les fragments de bois séjournent peu de temps dans la colonne d'eau et rejoignent rapidement les fonds marins où une colonisation d'organismes typiquement benthiques peut alors commencer.

D'après sa morphologie (« planche »), sa nature (*Agathoxylon*) et ses origines continentales, MP1606 a probablement flotté durant un laps de temps relativement élevé avant de sombrer dans le secteur de La Voulte. La colonisation de ce bois a donc pu commencer dès l'entrée dans le milieu marin et se poursuivre ensuite après le dépôt sur les fonds vaseux. Ces deux faces étant encroûtées, il est difficile de choisir entre les modèles 1 et 2 qui peuvent, par ailleurs, probablement coexister. Il est tout fait possible qu'un bois flotte relativement longtemps sans être colonisé et qu'il sombre ensuite dans les profondeurs. Il constitue alors non seulement un substrat potentiel mais aussi une source organique pouvant être exploitée par des organismes benthiques. Des courants de fonds peuvent ensuite retourner le bois à la surface du sédiment et permettre la colonisation de ses deux faces. Un tel scénario est probable pour MP1606.

### 3.4. Analyses paléoécologiques (crustacés, ophiures et céphalopodes)

#### 3.4.1. Crustacés préservés dans les nodules

##### 3.4.1.1. Introduction

Les résultats présentés ici ont fait l'objet d'une communication orale au *Congrès APF Paléontologie : à l'interface des Sciences de la Terre et de la Vie (Digne-les-Bains, 2007)* :

**Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., Gaillard, C., 2007.** Les crustacés de La Voulte-sur-Rhône (France, Jurassique) : la faune des nodules. Congrès APF Association Paléontologique Française, 3-5 mai 2007, Digne-les-Bains. Journal de l'APF 52, résumé p. 52. (**annexe 9**).

##### 3.4.1.2. Préservation et répartition

Les crustacés sont les organismes les plus nombreux et les plus diversifiés du Lagerstätte de La Voulte. Comme la plupart des fossiles du gisement, ils sont préservés soit dans des niveaux marneux sous forme d'individus présentant un écrasement plus ou moins prononcé (« empreintes » pyrito-phosphatées), soit en volume dans des nodules sidéritiques dispersés dans les marnes. Les crustacés préservés en empreintes et récoltés lors des fouilles paléontologiques des années 1980 n'ont pas toujours été positionnés avec précision dans la coupe stratigraphique du Lagerstätte. Pour cette raison, ils sont difficilement utilisables pour des analyses quantitatives. Par ailleurs, l'écrasement des organismes dans le plan de stratification rend souvent leur identification difficile voire impossible suite à une pyritisation secondaire qui oblitère toutes les structures anatomiques (formation de manchons de pyrite). Enfin, de nombreux spécimens sont de petite taille, probablement des juvéniles, ce qui rend

leur détermination difficile. Par exemple, il est difficile de distinguer une crevette Solenoceridae au stade juvénile (longueur : 3–4 cm) d'une forme adulte de crustacé mysidacé (ex : Eucopidae, longueur 3–4 cm) lorsque que ces fossiles sont conservés à l'état d'empreintes.

Les crustacés préservés dans des nodules sidéritiques ont l'avantage de se répartir de façon plus ou moins aléatoire tout au long de la coupe du Lagerstätte (Fig. 34). Ce n'est pas toujours le cas de ceux préservés dans les niveaux marneux où les assemblages fauniques peuvent parfois être très peu variés voire monospécifiques. La formation d'un nodule correspond à un événement taphonomique ponctuel qui peut être considéré comme relativement indépendant de tel ou tel niveau stratigraphique. Ainsi, les nodules présentent une distribution assez homogène au sein des 4–5 m de marnes du gisement et permettent d'obtenir une image globale de la faune du Lagerstätte. C'est une « faune moyennée » où les pics de diversité et d'abondance observés dans certains niveaux marneux (ex : niv. g-5, Fischer 2003) sont en quelque sorte lissés. Il s'agit d'une approche préliminaire à la question de la paléodiversité des crustacés de La Voulte. Seuls des relevés banc par banc pourraient apporter des résultats plus précis.

Du point de vue taphonomique, la préservation tridimensionnelle des crustacés des nodules est souvent excellente. De nombreux détails anatomiques sont conservés (ex : yeux, appendices en connexion, organes internes) et l'identification des différentes espèces est alors relativement aisée.

### 3.4.1.3. Contenu paléontologique général : matériel

Cette étude porte sur plus de 400 nodules provenant de récoltes personnelles et de collections (Université Lyon 1, Institut Dolomieu, MNHN de Paris, Muséum de Grenoble, Musée de La Voulte). Ces nodules ne contiennent pas tous des crustacés : ils renferment aussi des arthropodes thylacocéphales, des poissons, des céphalopodes et des sélaciens. Les arthropodes thylacocéphales qui présentent de fortes affinités avec les crustacés, mais dont la position reste incertaine, sont traités avec eux. En nombre d'échantillons, les arthropodes sont dominants et représentent 95 % (388 nodules) de la faune des nodules (Fig. 100). Les 5 % restants (20 nodules) se répartissent entre les poissons, les céphalopodes et les sélaciens. Parmi ces 20 nodules, les poissons sont majoritaires (50 % des nodules) devant les céphalopodes (35 %) et les sélaciens (15 %).

### 3.4.1.4. Crustacés et arthropodes thylacocéphales

#### 3.4.1.4.1. Diversité et abondance relative

Environ 25 espèces différentes d'arthropodes sont préservées dans les nodules. Elles se répartissent dans une douzaine de familles de crustacés (ex : Penaeidae, Eryonidae, Mysidae) ainsi que dans le groupe des thylacocéphales. Par rapport à la biodiversité générale des arthropodes (Fig. 70), seules trois espèces n'ont pas été retrouvées dans les nodules. Il s'agit de *Stenochirus vahldieki*, *Palaeocuma hessi* et *Clausocaris ribeti*. La biodiversité observée dans les nodules est donc très proche de celle obtenue à partir de l'ensemble des arthropodes tout type de préservation confondu (empreinte ou volume). Parmi les arthropodes (Fig. 70), les crustacés décapodes (17 espèces) sont très majoritaires devant les thylacocéphales (3 espèces) et les crustacés mysidacés (Lophogastrida : 2 espèces, Mysida : 2 espèces).

Du point de vue quantitatif, quatre groupes d'arthropodes présentent des abondances relatives remarquables qui se détachent nettement dans la faune des nodules (Fig. 100) : (1) les thylacocéphales (32,5 % des spécimens), (2) les crevettes Solenoceridae (22,4 % des spécimens), (3) les Coleiidae (15,5 % des spécimens) et (4) les crevettes Penaeidae (9,3 % des spécimens). Les abondances relatives des familles restantes sont beaucoup plus réduites et ne dépassent pas 5 %. Bien souvent ces familles ne sont représentées que par quelques individus (ex : Erymidae, 16 spécimens : 4,1 % ; Lophogastridae, 5 spécimens : 1,3 %). Enfin, environ 6 % des restes préservés dans les nodules correspondent à des fragments d'appendices ou de carapaces qui ne sont pas identifiables spécifiquement.

#### 3.4.1.4.2. Les groupes majeurs

##### - Thylacocéphales (Figs 101 ; 102)

Comme écrit précédemment, les thylacocéphales sont des arthropodes énigmatiques sans doute proches des crustacés. Ils possèdent une carapace bivalve, des yeux hypertrophiés très volumineux et des appendices robustes parfois munis d'épines. Dans les nodules, l'espèce la plus fréquente et la mieux conservée est *Dollocaris ingens*. Les individus de cette espèce sont de toute taille depuis des formes juvéniles de quelques centimètres (Fig. 101a,b), jusqu'à des formes adultes de plus de 30 cm de longueur (Fig. 101c). L'association de ces différents stades de croissance indique probablement la présence de populations manifestement autochtones se développant *in situ*. Enfin, parmi les thylacocéphales de La Voulte, seul *D. ingens* atteint de grandes proportions, les autres espèces présentes (ex : *Kilianicaris lerichei*, Fig. 101d) sont de tailles plus modestes. Les interprétations qui suivent sont essentiellement basées sur l'étude anatomique de *D. ingens* qui est actuellement l'espèce la mieux connue (Secrétan et Riou 1983).

##### ▪ vision

Les yeux hypertrophiés de *D. ingens* (Fig. 101a,c,d) et plus généralement des thylacocéphales ressemblent à ceux de certains crustacés pélagiques actuels tels que les Hyperiididae (Amphipoda, Figs 101g ; 102a) dont certains représentants effectuent des migrations verticales diurnes de plus de 1 000 m (Bowman et Gruner 1973). Ces yeux très volumineux sont typiques de certains crustacés actuels des grands fonds. Ils sont aussi probablement les indicateurs d'un milieu à très faible intensité lumineuse (Vannier *et al.* 2006) donc d'une tranche d'eau importante. De plus, par comparaison avec les dispositifs visuels des crustacés actuels, la présence de très nombreuses ommatidies réparties à la surface des yeux de *D. ingens* (Fig. 101f ; Fröhlich *et al.* 1992) réduirait l'angle interommatidial et améliorerait probablement les capacités de détection des petites proies (Land 1981, Rolfe 1985). En effet, l'œil d'un spécimen de *D. ingens* de taille moyenne est pourvu d'environ 100 000 ommatidies, soit beaucoup plus que chez aucun arthropode connu (Fröhlich *et al.* 1992). De tels dispositifs visuels permettraient probablement de détecter des proies en milieu quasiment obscur ou de détecter la bioluminescence émise par d'autres organismes vivant dans la colonne d'eau. Enfin, la vision des thylacocéphales semble être étroitement liée à un mode de vie prédateur.



- locomotion

En ce qui concerne le mode de déplacement, plusieurs auteurs (Secrétan et Riou 1983, Secrétan 1985, Schram 1990) suggèrent que les thylacocéphales étaient des organismes benthiques. Par exemple, Secrétan et Riou (1983) argumentent en faveur d'organismes benthiques aux capacités natatoires réduites en raison de l'absence d'abdomen flexueux propulseur et de la trop petite taille des pléopodes (Fig. 102b,c). Néanmoins, certaines caractéristiques anatomiques indiquent des capacités de nage active. Il s'agit notamment (1) de la carapace relativement fine et peu minéralisée, (2) des épines parfois très développées pouvant servir de flotteurs (Fig. 101b ; Vannier et Chen 2000), (3) les pléopodes certes petits mais très nombreux (Fig. 102b) et (4) des yeux proéminents conférant à l'animal un large champ de vision panoramique lors de la nage.

- nutrition

*D. ingens* est considéré comme un organisme prédateur carnivore (Secrétan et Riou 1983, Vannier *et al.* 2006). Plusieurs caractéristiques anatomiques confirment cette hypothèse notamment des appendices antérieurs préhensiles très robustes (Fig. 102d,e) dont une des paires, parfois munie d'épines (Fig. 102e), est extrêmement développée. Ces appendices articulés peuvent probablement se déployer très rapidement pour saisir des proies et les dilacérer comme chez les stomatopodes (ex : squilles).

L'analyse préliminaire du contenu stomacal d'un spécimen de *D. ingens* de La Voulte (Fig. 103a) montre que ce thylacocéphale ingérait de petits thylacocéphales (ex : *K. lerichei* ?, Fig. 103a,b) et des crevettes indéterminées (ex : éléments télescopiques d'abdomen, Fig. 103c-f ; appendices désarticulés). Les contenus stomacaux de thylacocéphales plus anciens (ex : *Ostenocaris*, Sinémurien, Pinna *et al.* 1985) contiennent les mêmes éléments (restes de crustacés indéterminés, petits thylacocéphales) auxquels s'ajoutent des crochets de céphalopodes et des restes de poissons. *D. ingens* est donc indubitablement un organisme prédateur mais il est difficile de savoir s'il chasse activement en poursuivant ces proies dans la colonne d'eau ou bien attend leur passage à l'affût. Le mode de locomotion déduit de la structure des appendices n'est pas encore suffisamment connu. Néanmoins, certains crustacés actuels apportent des données comparatives intéressantes. Par exemple, les appendices articulés de certains thylacocéphales peuvent être comparés à ceux des squilles actuelles (Stomatopoda). En effet, la seconde paire de thoracopodes des squilles ou mantes de mer ressemble aux puissantes paires d'appendices des thylacocéphales (Fig. 102f-h). Ces appendices antérieurs des squilles sont également munis d'épines et peuvent être projetés extrêmement rapidement afin d'assommer ou d'embrocher la proie. L'utilisation d'une stratégie comparable chez *D. ingens* en ferait un prédateur chassant à l'affût.

En ce qui concerne les espèces de petites tailles (*K. lerichei*, *C. ribeti*, *P. vouldensis*), peu d'informations sont actuellement disponibles. La série de tubercules alignés latéralement à la surface de la carapace de *P. vouldensis* (Fig. 94i,j) peut suggérer la présence d'organes lumineux (glandes ?) semblables à ceux des ostracodes bioluminescents des mers profondes actuelles (Angel 1993). Il est possible que cette espèce utilisait la bioluminescence comme leurre pour attirer les proies ou pour éloigner d'éventuels prédateurs ou bien encore comme moyen de communication lors de la reproduction (Vannier *et al.* 2006). La présence d'organes bioluminescents est un indicateur de milieu dépourvu de lumière ou d'activités nocturnes.

En résumé les thylacocéphales de La Voulte constituent un élément majeur de la faune. Ils sont essentiellement représentés par *Dollocaris ingens* dont les caractéristiques anatomiques indiqueraient une bathymétrie relativement importante et, corrélativement une intensité lumineuse très faible voire nulle. D'autre part, ils fournissent les premières informations sur la chaîne alimentaire dont certains maillons (ex : thylacocéphales juvéniles, crevettes) sont aussi fossilisés dans le Lagerstätte de La Voulte.

- Solenoceridae et Penaeidae (Figs 100 ; 104)

Les crevettes sont la deuxième composante majeure de la faune de La Voulte après les thylacocéphales. Deux familles sont présentes : celle des Solenoceridae (22,4 % des spécimens) et celles des Penaeidae (9,3 %). Solenoceridae et Penaeidae sont représentées respectivement par *Archeosolenocera straeleni* et *Aeger brevis*.

▪ *Archeosolenocera straeleni* (Figs 104a–d ; 105a,c)

Il s'agit du seul représentant fossile de l'actuelle famille des Solenoceridae (Carriol et Riou 1991). Cette espèce est aisément identifiable notamment au niveau de la partie antérieure du céphalothorax qui porte, sur chaque flanc, un sillon cervical et un sillon hépatique (Fig. 104b). Ce dernier se divise en un sillon inférieur qui rejoint le bord du céphalothorax au niveau de l'entaille antennaire et en un sillon antennaire qui se dirige vers le bord de l'entaille orbitaire en s'élargissant. Par ailleurs, dans l'angle formé par les sillons cervical et hépatique se trouve une forte épine hépatique, typique de l'espèce (Van Straelen 1925, Carriol et Riou 1991).

Des mesures biométriques (longueur du céphalothorax, longueur totale) effectuées sur 16 spécimens complets indiquent que *A. straeleni* est une espèce de taille moyenne (longueur totale moyenne : 12,8 cm ; Fig. 105a) dont les plus grands spécimens ne dépassent pas 18 cm (Fig. 104c). Comme pour les crevettes actuelles, il existe une relation linéaire entre la longueur du céphalothorax et la longueur totale (Guégen 1997). Chez *A. straeleni*, cette relation indique nettement que les spécimens juvéniles font défaut car ils sont très difficilement identifiables et n'apparaissent donc pas dans les analyses (Fig. 105c). Le nombre d'échantillons complets autorisant des mesures est également insuffisant pour permettre de distinguer plusieurs groupes et notamment de faire apparaître le dimorphisme sexuel souvent bien marqué chez les Solenoceridae (ex : *Solenocera acuminata*, Guégen 1998a).

La taille moyenne et la morphologie générale de cette espèce (Fig. 104d) la rapprochent beaucoup des crevettes actuelles Solenoceridae (ex : *Solenocera acuminata*, *S. membranacea*, Fig. 106a,b) et Aristeidae (ex : *Aristeus varidens*, *A. antillensis*, *A. antennatus*, Fig. 106a,c). Ces espèces sont des crevettes de milieux profonds qui font actuellement l'objet d'une pêche intense dans différentes régions du monde (Holthuis 1980). Malgré leur intérêt commercial, peu de données sur leur biologie et leur milieu de vie sont disponibles car elles vivent à des profondeurs où les observations directes sont rares et tributaires de submersibles (Fig. 106a). *Solenocera acuminata* encore appelée salicoque orange (nom FAO) est une crevette de taille moyenne (longueur totale : 6–16 cm) de couleur rouge orangé. Elle est par exemple exploitée en Guyane Française (Atlantique occidentale tropical) au-delà de la rupture de pente du talus continental entre 200 et 300 m de profondeur où son abondance est maximale (Guégen 1997). Cette espèce qui vit en bancs très denses sur des fonds essentiellement vaseux n'est chalutable que de nuit : elle est benthique la nuit et endobenthique le jour durant lequel elle reste enfouie dans le sédiment (Guégen 1998a).

*Aristeus varidens* (gambon rayé) et *Aristeus antillensis* (gambon mauve) sont aussi des crevettes de taille moyenne (longueur maximale : 17–19 cm) qui sont aussi activement pêchées sur les pentes du talus continental (Fig. 106a). Suivant les endroits, leurs abondances maximales se situent autour de 400–600 m de profondeur. Comme la plupart des crevettes Aristeidae, ces deux espèces sont benthiques et inféodées à des fonds meubles de nature vaseuse (Guégen 2001). Elles se nourrissent principalement de petits crustacés (ex : euphausiacés, mysidacés), de vers marins (ex : polychaetes), de petits échinodermes (ex : ophiures) ou encore de débris végétaux (Kapisiris 2004).

Il est possible de supposer que *Archeosolenocera straeleni*, très proche morphologiquement de ces espèces actuelles, était également une crevette benthique se déplaçant sur un substrat de nature vaseuse compatible avec les sédiments marneux dans lesquels elle est fossilisée. L'absence de bioturbations dans les sédiments laminés du Lagerstätte suggère que *A. straeleni* n'était probablement pas endobenthique mais plutôt épibenthique vagile. Ses proies de prédilection, également fossilisées dans le Lagerstätte de La Voulte, étaient probablement les petits crustacés mysidacés (Secrétan et Riou 1986), les juvéniles d'autres arthropodes (ex : Coleiidae) ou encore de petits céphalopodes teuthoïdes communs dans le gisement (Fischer 2003). Représentant près d'un quart des crustacés des nodules, *A. straeleni* est une crevette abondante qui était sans doute grégaire et vivant peut-être en bancs plus ou moins denses. Par ailleurs, il pourrait s'agir d'une crevette bathyale, ce qui est en accord avec les autres données fauniques.

- *Aeger brevirostris* (Figs 104e–h ; 105b,d)

Il s'agit d'une crevette affiliée aux Penaeidae et décrite pour la première fois par Van Straelen (1923). Elle est caractérisée par un rostre, qui comme son nom ne l'indique pas, est relativement bien développé (Fig. 104e,f). Cette espèce est aisément identifiable notamment au niveau des sillons du céphalothorax (Fig. 104f). Ce dernier porte, sur chaque flanc, une épine hépatique bordée dorsalement par un sillon cervical et ventralement par un sillon hépatique qui se prolonge postérieurement par un sillon ventral. Un sillon branchiocardiaque traverse également la carapace en diagonale presque depuis l'angle dorso-postérieur jusqu'au point de séparation des sillons hépatique et ventral (Van Straelen 1925, Carriol et Riou 1991). Par ailleurs, au niveau des appendices céphalothoraciques, les trois premiers péréiopodes sont munis de rangées d'épines et se terminent par de longues pinces (Van Straelen 1925, Carriol et Riou 1991).

Les mesures biométriques (longueur du céphalothorax, longueur totale) effectuées sur quelques spécimens complets indiquent que *A. brevirostris* est une espèce de grande taille (longueur totale : 25 cm ; Fig. 105b) dont les plus grands spécimens dépassent 30 cm (Fig. 104g). La relation linéaire entre la longueur du céphalothorax et la longueur totale indique encore une fois que les spécimens juvéniles font défaut car ils sont très difficilement identifiables (Fig. 105d). La taille et la morphologie générale de cette espèce (Fig. 104h) la rapprochent beaucoup des crevettes actuelles Aristeidae comme par exemple *Aristeomorpha foliacea* (gambon rouge, Fig. 106d) ou *Aristaeopsis edwardsiana* (gambon écarlat, Fig. 106e). *A. edwardsiana* (= *Plesiopenaeus edwardsianus*) et *A. foliacea* sont des espèces de grande taille qui peuvent atteindre 20–30 cm en longueur totale (Fig. 106a). Ces crevettes géantes rouges vivent en Méditerranée dans l'Atlantique, dans le Pacifique occidental dans l'océan Indien (Ragonese *et al.* 1997). Ce sont des espèces profondes qui sont activement pêchées sur les pentes du talus continental à des profondeurs situées entre 300 et 700 m où elles atteignent leurs pics d'abondance

(Ragonese *et al.* 1997, Guégen 1998b, Papaconstantinou et Kapiris 2003). Elles vivent sur des fonds vaseux et se déplacent en bancs denses le long du talus, notamment dans les zones escarpées comme les canyons sous-marins (Pérez Farfante 1988, Bianchini et Ragonese 1994). *A. foliacea* est une espèce nectobenthique (Ragonese *et al.* 1997), *A. edwardsiana* est une espèce strictement benthique (Guégen 1998b). Ces crevettes sont des prédateurs actifs. Elle se nourrissent principalement de crustacés de plus petites tailles (ex : euphausiacés, mysidacés), de petits poissons et de céphalopodes (Bello et Pipitone 2002).

*Aeger brevirostris*, qui partage de nombreux points communs avec ces espèces actuelles, était vraisemblablement une crevette benthique se déplaçant peut-être en bancs sur un fond de nature vaseuse. Ce type de substrat est compatible avec les sédiments marneux dans lesquels elle est souvent fossilisée en association avec *A. straeleni*. Il s'agit probablement d'une espèce nectobenthique (longs pléopodes suggérant une bonne capacité de nage) et d'un prédateur carnivore actif se nourrissant, comme *A. straeleni*, de petits organismes : mysidacés, annélides polychaetes, petites ophiures, céphalopodes, abondants à La Voulte.

Représentant environ 10 % de la faune de crustacés des nodules, *A. brevirostris* est une composante importante de l'écosystème. Sa morphologie et sa taille la rapprochent des espèces de crevettes profondes qui vivent actuellement préférentiellement dans la zone bathyale (400–700 m).

- Coleiidae (Figs 100 ; 107)

▪ description

Les Coleiidae (15,5 % des spécimens) forment la troisième composante majeure de la faune carcinologique de La Voulte après les Thylacocéphales et les crevettes Solenoceridae (Fig. 100). Cette famille de crustacés décapodes n'existe plus aujourd'hui. Néanmoins elle appartient à la super-famille des Eryonoidea dont de rares représentants, les Polychelidae, vivent encore dans les mers actuelles. A La Voulte, les Coleiidae sont représentés par plusieurs espèces dont la plus abondante et la mieux préservée est *Coleia gigantea* (Fig. 107a,b) espèce très bien décrite par Van Straelen (1923, 1925). D'autres espèces du genre *Coleia* sont aussi identifiées mais ne sont pas encore décrites car les spécimens sont peu nombreux ou incomplets. Certaines formes sont morphologiquement assez semblables à *C. gigantea* (*Coleia* sp. 1, Fig. 107c ; *Coleia* sp. 2, Fig. 107d), d'autres, beaucoup plus petites, sont beaucoup plus différentes (*Coleia* sp. 3, Fig. 107e) et n'appartiennent peut-être pas aux Coleiidae. Enfin, l'espèce *Hellerocaris falloti* est également présente (Fig. 107f). Il s'agit d'un crustacé Coleiidae également décrit par Van Straelen (1923, 1925) mais qui reste assez mal connu et représenté uniquement par 2–3 échantillons.

En ce qui concerne *Coleia gigantea*, il s'agit un crustacé caractérisé par une carapace aplatie dorso-ventralement et muni d'une première paire de pinces très longues (Fig. 108a,b). Le céphalothorax est subcirculaire (Fig. 107a). Il porte sur le côté deux échancrures latérales étroites et à l'avant deux entailles orbitaires circulaires. Il présente également une carène dorsale médiane épineuse bien marquée qui part du bord postérieur et s'atténue à la hauteur de la première échancrure latérale (Fig. 107b). La carène médiane est flanquée de deux carènes branchiales plus discrètes. Ces trois carènes sont interrompues par un profond sillon cervical en forme de V qui est typique de l'espèce (Fig. 108b). L'abdomen, composée de 6 segments (somites) épineux (Fig. 107a), est souvent replié en partie sous le céphalothorax. Le telson est

triangulaire et flanqué d'uropodes dont les exopodites sont traversés par une dièrèse. Tous les thoracopodes sont terminés par des pinces. La première paire de thoracopodes, très longue et armée de pinces puissantes, est une des caractéristiques des Eryonoidea (Fig. 108a,b).

*Coleia gigantea* est un crustacé de très grande taille, représenté par des individus de toutes dimensions dont les plus grands peuvent atteindre une longueur d'environ 30 cm (Van Straelen 1925). Parmi les plus petits spécimens d'Eryonoidea présents à La Voulte (ex : Fig.108c), certains correspondent probablement à des stades juvéniles de *C. gigantea* sans qu'il puisse être toutefois possible de les lui attribuer avec précision (Fig. 108d). Ces problèmes de détermination des stades juvéniles sont récurrents chez les Eryonoidea actuels (Polychelidae) où il est toujours très difficile de lier les formes juvéniles aux formes adultes (Galil 2000, Boyko 2006). Ces problèmes ont conduit à une multiplication artificielle du nombre de genres et d'espèces qui a toutefois été régulée depuis la révision de tous les Polychelidae (Galil 2000). L'association de différents stades de croissance chez *C. gigantea*, avec des individus de toutes tailles et des formes juvéniles probables, suggère l'existence d'une population complète *in situ* qui est manifestement autochtone.

- comparaisons

Dans la nature actuelle, il ne subsiste plus qu'une seule famille d'Eryonoidea, celle des Polychelidae qui est aussi connue dans le registre fossilifère (Glassener 1969). Pour cette raison, les comparaisons Coleiidae fossiles–Polychelidae actuels sont limitées même si ces derniers sont souvent considérés comme des décapodes primitifs ayant très peu évolué depuis le Jurassique (Galil 2000). Du point de vue de l'anatomie générale, les Polychelidae actuels possèdent une carapace subrectangulaire ou ovale, aplatie dorso-ventralement (Fig. 108e). Elle présente des échancrures latérales et à l'avant deux entailles orbitaires laissant passer des pédoncules oculaires dépourvus de cornée (Galil 2000). La première paire de thoracopodes, très longue et robuste, est munie de puissantes pinces (Fig. 108e). Les Polychelidae actuels sont donc morphologiquement proches des Coleiidae fossiles. D'intéressantes comparaisons peuvent être tentées entre Polychelidae actuels et Coleiidae fossiles afin de proposer des hypothèses paléoécologiques et paléoenvironnementales notamment sur *C. gigantea*.

Les Polychelidae actuels sont des membres importants mais très peu connus des communautés de crustacés des zones bathyale et abyssale. Situé à très grande profondeur, leur milieu de vie est la plupart du temps inaccessible pour des observations directes. Ils vivent dans toutes les mers du monde où ils sont relativement rares et ne présentent pas d'intérêt économique (Galil 2000). Ils apparaissent de façon sporadique comme des prises accessoires dans les chaluts de pêches crevettières ce qui suggère des concentrations faibles en nombre d'individus (Holthuis 1991). Néanmoins, de rares rapports mentionnent des cas de pêche exceptionnelle de Polychelidae au large de l'Afrique occidentale en nombre si important qu'il fallut les rejeter par-dessus bord (Holthuis 1991). Ces organismes se regroupent peut-être en banc ou en essaim au moment de la reproduction mais sont probablement relativement solitaires le reste du temps. La plupart des Polychelidae vivent sur des substrats vaseux dans la zone mésobathyale entre 500 et 1500 m de profondeur où ils sont très diversifiés et assez abondants. Quelques espèces vivent moins profondément (profondeur 150–200 m) à la limite distale des plates-formes en dessous de la rupture de pente du talus continental. Quelques espèces sont abyssales et peuvent se rencontrer jusqu'à 5000 m de profondeur (Galil 2000).

*C. gigantea* et les autres Coleiidae présents dans le Lagerstätte de La Voulte sont très proches des Polychelidae actuels (il faudrait d'ailleurs peut-être regrouper ces deux familles en une seule) et pourraient être de bons indicateurs de conditions bathymétriques profondes (zone bathyale). A la différence des Polychelidae actuels, *C. gigantea* est probablement une espèce grégaire dont les individus de tous âges forment une population relativement structurée.

▪ remarques complémentaires

La faune des nodules de La Voulte contient aussi les plus anciens représentants fossiles de Polychelidae. Il s'agit de *Willemoesiocaris ovalis* (Fig.108f ; 2–3 spécimens) et d'une espèce encore non décrite (Fig. 108g ; 1 spécimen) qu'il faut considérer comme une forme intermédiaire entre Coleiidae et Polychelidae. Les échantillons sont rares mais apportent des informations paléoécologiques complémentaires. En effet, *W. ovalis* est très proche de la plupart des Polychelidae actuels. La forme ovale de son céphalothorax confirme que les Polychelidae actuels peuvent être effectivement considérés comme de véritables « fossiles vivants » (Galil 2000). Des comparaisons plus précises ne sont pas possibles car les échantillons fossiles sont relativement mal conservés.

L'espèce non décrite est beaucoup plus complète. Son céphalothorax subrectangulaire à ovale possède des échancrures latérales relativement bien développées (Fig.108g). La forme générale de la carapace rappelle celle du céphalothorax des Polychelidae tandis que les échancrures latérales sont plutôt typiques des Coleiidae. Le caractère anatomique le plus remarquable est sans doute la présence d'une paire d'yeux volumineux sortant des encoches orbitaires (Fig. 108g). Ces yeux sont typiques des crustacés des grands fonds. Par ailleurs, ils possèdent de nombreuses ommatidies et étaient probablement fonctionnels ce qui n'est pas le cas chez les Polychelidae actuels qui sont aveugles. La description détaillée de cette espèce (Charbonnier *et al.*, en. prép.) apportera sans doute de nouvelles données paléoécologiques et surtout évolutives.

En effet, la présence d'yeux vraisemblablement fonctionnels chez les Polychelidae jurassiques pose le problème de l'origine des faunes actuelles. Il est classiquement admis que les Eryonoidea, après la période crétacée où ils vivaient principalement dans des lagons, se seraient réfugiés vers les grandes profondeurs (= paradigme de Sars 1868) où ils auraient progressivement perdu la vision. La présence de Polychelidae dotés d'yeux volumineux dans le Callovien de La Voulte et vivant dans un milieu supposé profond va à l'encontre de cette hypothèse. En accord avec B. Galil (National Institute of Oceanography, Israël), je pense que les Polychelidae ont pu constituer un groupe bathyal dès l'origine (début du Mésozoïque) et que ce groupe est resté depuis inféodé aux milieux profonds (zone bathyale). Il est tout à fait possible qu'à la faveur du développement de grandes plates-formes carbonatées à partir du Jurassique supérieur, certains représentants bathyaux des Polychelidae mais aussi des Eryonidae et des Coleiidae aient pu coloniser sporadiquement des milieux peu profonds (B. Galil. comm. pers. 2007).

#### 3.4.1.4.3. Faunes actuelles de crustacés : données comparatives

Dans la nature actuelle, les faunes carcinologiques les plus diversifiées se situent dans la zone bathyale, sur les pentes du talus continental (Abelló *et al.* 1988). La grande stabilité des conditions environnementales dans cette zone permet le développement de

communautés de crustacés qui sont diversifiés et abondants (Pérès 1985). Plusieurs études montrent que les assemblages de crustacés décapodes s'organisent selon des strates bathymétriques distinctes (Fariña *et al.* 1997). La structuration de ces assemblages est largement déterminée par la profondeur, la topographie sous-marine, le type de substrat, les variations saisonnières (Fariña *et al.* 1997, Fanelli *et al.* 2007). Généralement, quatre principaux assemblages sont distingués (Abelló *et al.* 1988) : (1) un assemblage de plate-forme superficielle (profondeur : 0–100 m) caractérisé par des communautés littorales vivant sur des substrats sableux, (2) un assemblage de plate-forme profonde (profondeur : 100–150 m) caractérisé par des crustacés vivant sur des substrats vaseux, (3) un assemblage de talus supérieur (profondeur : 200–400 m) caractérisé par des sédiments vaseux et des substrats rocheux liés à la rupture de pente du talus et (4) un assemblage de talus inférieur (profondeur : 400–800 m) caractérisé uniquement par des sédiments boueux fins. Chaque assemblage contient des espèces index dont l'abondance varie suivant la profondeur. Les assemblages du talus (inférieur et supérieur) présentent les plus fortes diversités en crustacés décapodes (Abelló *et al.* 1988). Par exemple, 32 espèces sont recensées sur le talus de Guyane française (Guégen 1995), 30–40 espèces sur les talus de la Méditerranée occidentale (Abelló *et al.* 1988, Fariña *et al.* 1997). Parmi ces espèces, les crevettes Solenoceridae (ex : *Solenocera membranacea*, Maynou *et al.* 1996 ; *Solenocera acuminata*, Guégen 1997, 1998a) vivent principalement dans la zone du talus supérieur et les crevettes Aristeidae (ex : *Aristeus antennatus*, Sardà *et al.* 2004 ; *Aristaeopsis edwardsiana*, Guégen 1997, 1998b) dans la zone du talus inférieur. C'est aussi dans cette dernière zone que les Polychelidae (ex : *Polycheles typhlops*, Galil 2000, Company *et al.* 2004) deviennent importants.

Une autre constatation importante est la proportion relative que prennent certaines espèces de crustacés décapodes dans les différents assemblages fauniques. Très souvent, dans un assemblage faunique bien diversifié seulement 3–4 espèces présentent des abondances très fortes alors que toutes les autres ne sont représentées que par quelques individus. Par exemple, au niveau du talus continental de Guyane française (Atlantique occidental central), la richesse spécifique est élevée (32 espèces) mais 80 % de la biomasse totale en décapodes sont imputables à seulement 5 espèces où les crevettes Aristeidae *A. edwardsiana* (33 %) et Solenoceridae *S. acuminata* (27 %) sont les espèces caractéristiques (Guégen 1995). De la même façon, en Méditerranée occidentale, la richesse spécifique en décapodes dans la zone du talus inférieur est élevée (30–40 espèces différentes ; Fariña *et al.* 1997, Abelló *et al.* 1988) mais bien souvent seulement deux espèces représentent la quasi-totalité de la biomasse : *Aristaeomorpha foliacea* et *Aristeus antennatus* (Abelló *et al.* 1988, Company *et al.* 2004, Sardà *et al.* 2004).

Ces relations faunes–environnements sont très précieuses pour l'interprétation de la faune de crustacés de La Voulte. Celle-ci, par la nature des espèces qui la composent (ex : Solenoceridae, Coleiidae) et leurs abondances relatives, présente de grandes similitudes avec les assemblages du talus continental. Elle est bien diversifiée (25 espèces) mais seulement quelques espèces (ex : *Dollocaris ingens*, 30 % des spécimens ; *A. straeleni*, 22,4 % des spécimens) ont des abondances numériques très fortes. Ces différentes observations suggèrent qu'au Callovien, cette faune présente certains caractères importants des communautés de crustacés actuelles vivant dans la zone du talus continental. Ces résultats préliminaires sont en accord avec les données paléoenvironnementales déduites de l'étude des crinoïdes pédonculés, des éponges siliceuses, ou encore des pycnogonides.

### 3.4.2. Autres organismes du Lagerstätte de La Voulte

Pour préciser les conditions paléoécologiques et paléoenvironnementales de l'écosystème marin du Lagerstätte de La Voulte, deux groupes supplémentaires ont été étudiés : les ophiures pour leur abondance et les céphalopodes coléoïdes en raison de leur rareté dans le registre fossilifère. L'aspect purement descriptif et systématique n'est pas abordé ici et seules des interprétations paléoécologiques sont proposées.

#### 3.4.2.1. Les ophiures

##### 3.4.2.1.1. Préservation et paléoécologie

Une seule espèce est présente : *Ophiopinna elegans* (Fig. 109a). Cette ophiure gracieuse, attribuée à la famille des Ophiacanthidae, n'est connue que dans le Lagerstätte La Voulte et n'a pas été trouvée dans d'autres gisements. Elle a fait l'objet de deux publications principales, l'une essentiellement descriptive (Hess 1960) et l'autre paléoécologique (Dietl et Mundlos 1972). Les ophiures de La Voulte sont généralement conservées les bras étalés à la surface du sédiment (Fig. 109b). Les individus sont conservés avec tous leurs ossicules (Fig. 109c) et les bras toujours en connexion et sur le disque central (Fig. 109d). Cette préservation est tout à fait remarquable compte tenu de la fragilité de ces animaux. Elle indique un enfouissement rapide car, après leur mort, les ophiures, comme la plupart des échinodermes, se dégradent très vite en quelques heures (Baumiller 2003). Cette préservation souligne clairement que ces ophiures, comme la majorité des organismes de La Voulte, sont autochtones.

*Ophiopinna elegans* est omniprésente dans tous les niveaux du Lagerstätte (Fig. 34). Elle constitue, avec le bivalve *Bositra buchi*, l'élément le plus fréquent de la faune. Elle est souvent trouvée en grande quantité à la surface de plaques sidéritiques ce qui suggère l'existence de populations complètes fossilisées *in situ* à la suite d'événements (hécatombes ?) survenus dans leur environnement (Fig. 110). Même lorsque certaines plaques épaisses semblent dépourvues d'ophiures, des radiographies aux rayons X révèlent leur présence en grande quantité (en association avec des crustacés variés) au niveau d'un feuillet sidéritique par exemple (Fig. 111). Les différents individus qui constituent ces populations sont en grande majorité tous de même taille, les spécimens de petite taille (stade juvénile) étant extrêmement rares (Hess 1960, Dietl et Mundlos 1972) ce qui incite à penser qu'*O. elegans* était une espèce opportuniste (« stratège r ») avec un fort taux de renouvellement. Cela pourrait expliquer l'absence de spécimens juvéniles et l'omniprésence d'individus de même taille, probablement tous au stade adulte. Un tel comportement est bien connu chez de nombreuses ophiures actuelles où des populations denses sont numériquement dominées par les individus adultes. C'est par exemple le cas d'*Ophiura sarsii* au niveau du talus continental du Japon (Fugita et Ohta 1990). Quand les conditions trophiques sont favorables, la prolifération de l'espèce est maximale, la croissance de la population est très rapide. Lorsque les ressources nutritives s'épuisent, la mortalité devient très élevée et ces populations disparaissent. Elles sont rapidement remplacées par de nouvelles générations dès que les conditions trophiques redeviennent favorables. Ces conditions trophiques sont essentiellement sous le contrôle des apports nutritifs et de l'hydrodynamisme. La prolifération d'importantes populations d'ophiures suppose donc une source de nourriture abondante.

A La Voulte, la matière organique (ex : déjections, déchets organiques, cadavres en décomposition) issue des populations de crustacés, des bivalves et des films bactériens pouvait constituer, comme dans la nature actuelle (Tyler 1980), la principale source de



nourriture pour les ophiures. En ce qui concerne l'hydrodynamisme, les ophiures de La Voulte présentent généralement leurs bras étalés dans toutes les directions ce qui suggère des courants modérés ou très faibles. Les « épines natatoires » (Fig. 109e,f) dont sont munis les bras d'*O. elegans* servaient probablement à créer un courant d'eau pour filtrer les particules organiques du sédiment (S. Stöhr, Muséum de Stockholm, comm. pers. 2006). Il ne s'agit sans doute pas d'organes permettant la nage comme dans l'interprétation de Dietl et Mundlos (1972). *O. elegans* n'est pas une espèce « nageuse » à proprement parler mais plus vraisemblablement benthique et suspensivore, comme la majorité des Ophiacanthidae actuelles (Tyler 1980). Elle est peut-être même légèrement enfouie dans le fin sédiment et laisse apparaître vers la surface ses « épines natatoires » et les fines extrémités de ses bras (Fig. 109g ; S. Stöhr, comm. pers. 2006).

#### 3.4.2.1.2. Paléodensités et paléobathymétrie

Certaines plaques de grande surface (Figs 110 ; 112 ; 113a) permettent d'estimer les paléodensités de ces différentes populations comprises entre 170 et 2 500 individus / m<sup>2</sup> (Fig. 109h). Compte tenu de la qualité de préservation, ces très fortes paléodensités ne sont pas obtenues par accumulation. Elles reflètent donc probablement les densités originelles et soulignent le caractère très opportuniste d'*O. elegans*. Dans la nature actuelle, de telles densités sont atteintes généralement dans les eaux peu profondes de la zone circalittorale (Tyler 1980). C'est par exemple le cas, dans les mers tempérées de l'hémisphère nord, d'*Ophiothrix fragilis* avec 340–2 196 ind. / m<sup>2</sup> (Warner 1971, Broom 1975) et d'*Amphiura filiformis* avec 680–830 ind. / m<sup>2</sup> (Bowmer et Keegan 1983). Les fortes densités d'ophiures sont beaucoup moins fréquentes à grandes profondeurs car la matière organique dont elles se nourrissent se raréfie (Tyler 1980). Wigley et Emery (1967) rapportent par exemple des densités de 4–11 ind. / m<sup>2</sup> chez *Ophiomusium lymani* qui vit sur le talus continental des côtes américaines (profondeur : 1 400–2 000 m).

Néanmoins, il existe des exceptions, et des ophiures d'eaux profondes peuvent présenter des densités très importantes. C'est notamment le cas de certains représentants de la famille des Ophiacanthidae qui regroupe des espèces bathyales vivant en dessous de la rupture de pente du talus continental (Tyler 1980, García *et al.* 2002). Par exemple, *Ophiacantha fidelis* et *Ophiacantha normani* peuvent atteindre respectivement des densités de 500 ind. / m<sup>2</sup> au niveau du talus continental de Tasmanie (profondeur : 420–580 m ; Blaber *et al.* 1987) et 700 ind. / m<sup>2</sup> au niveau du talus continental de Californie Centrale (Smith 1985, Summers et Nybakken 2000). De la même façon, *Ophiacantha abyssicola* peut atteindre des densités de 390–1 200 ind. / m<sup>2</sup> au niveau du talus continental de Nova Scotia au Canada (profondeur : 400–500 m ; Metaxas et Giffin 2004). En Nouvelle-Calédonie, des populations denses d'ophiures ophiacanthidées ont aussi été observées au sommet d'escarpements de faille à près de 600 m de profondeur (Fig. 113b). Elles y vivent en association avec des astérides brisingidées (Fig. 113c). Leur milieu de vie est très proche de celui du cyrtocrinidé *Gymnocrinus richeri* qui est trouvé dans le même secteur (Roux *et al.* 1991a,b). Enfin, certaines ophiures peuvent aussi se retrouver en populations denses près de sources hydrothermales sous-marines ou de sources froides (résurgences de méthane) comme *Ophioctenella acies* dans l'Atlantique (Desbruyères *et al.* 2001, Stöhr et Segonzac 2005).

*O. elegans* appartient vraisemblablement à la famille des Ophiacanthidae et les fortes paléodensités enregistrées à La Voulte sont en accord avec la distribution et les densités observées chez certaines ophiures bathyales actuelles de la même famille.

### 3.4.2.2. Les céphalopodes coléoïdes

Dans le Lagerstätte de La Voulte, plusieurs espèces de céphalopodes coléoïdes sont présentes et appartiennent notamment aux calmars teuthoïdes (ex : *Romaniteuthis gevreyi*, *Rhomboteuthis lehmani*) aux octopodes (*Proteroctopus ribeti*) et aux vampyromorphes (*Vampyronassa rhodanica*). Ces organismes sont préservés soit sous forme de gladius (squelettes internes ou « plumes ») isolés soit sous forme d'individus complets dont les parties molles sont pyritisées en volume. Les gladius de teuthoïdes sont relativement peu nombreux et leur attribution à telle ou telle espèce de calmar est très difficile (Fig. 114a). Néanmoins, certains atteignent des tailles remarquables pour le registre fossilifère et suggèrent des organismes dont la longueur totale pouvait dépasser le mètre (Fig 114b,c). Dans la nature actuelle, les calmars de grande taille ne se rencontrent généralement qu'aux grandes profondeurs (zones bathyale et abyssale ; Gage et Tyler 1991).

Les céphalopodes aux parties molles minéralisées sont de taille relativement modeste et ne dépassent pas 20 cm de longueur totale (Fig. 75) à l'exception d'un spécimen non décrit de très grande taille appartenant vraisemblablement aux teuthoïdes (Fig. 114d).

Parmi les teuthoïdes de taille modeste, *Romaniteuthis gevreyi* (Fig. 75a) et *Rhomboteuthis lehmani* (Fig. 75b,c) possèdent un corps fusiforme étroit et des nageoires bien développées (Fischer et Riou 1982b). Dans la nature actuelle, ces caractéristiques anatomiques sont typiques des calmars épipélagiques adaptés à une nage rapide (Mangold et Bidder 1989a). Ce mode de locomotion en fait des prédateurs très actifs se nourrissant essentiellement de poissons et de crustacés (Mangold et Bidder 1989b).

En ce qui concerne *Proteroctopus ribeti*, il s'agit d'un céphalopode dont les bras sont dépourvus de cirres et qui possède des nageoires bien développées (Figs 75<sup>e</sup> ; 114e). L'attribution de cette espèce aux octopodes ne fait aucun doute mais Fischer et Riou (1982a) hésitent quant à son affiliation au groupe des Cirrates (bras munis de cirres et nageoires latérales) ou à celui des Incirrates (bras dépourvus de cirres et nageoires absentes). Il pourrait s'agir d'un stade évolutif intermédiaire dans l'ordre des Octopoda. Néanmoins, il est admis que le groupe des Cirrates représente un stade plus ancien que celui des Incirrates (Mangold et Portmann 1989). La systématique des Cirrates actuels reste confuse et il est difficile d'argumenter l'affiliation précise de la pieuvre de La Voulte. Sachant que l'absence de cirres chez *P. ribeti* est peut-être un artéfact de fossilisation et que le fossile montre des nageoires latérales bien développées, il est plus vraisemblable que cette espèce appartient au groupe des Cirrates (R. Villanueva, comm. pers. 2006). Dans la nature actuelle, ce groupe comprend essentiellement des formes d'eau profonde (Mangold et Portmann 1989) dont l'écologie est assez mal connue car leur milieu de vie n'est accessible qu'en submersible (Vecchione et Roper 1991). *P. ribeti* est assez proche morphologiquement de ces céphalopodes actuels communément appelés « poulpes à oreilles » en raison de leur paire de nageoires latérales (R. Villanueva, comm. pers. 2006). Il s'agit par exemple d'*Opisthoteuthis*, de *Grimpoteuthis* (Fig. 114f,g,j-l) ou encore de *Cirroteuthis* (Fig. 114h,i). Ces poulpes sont typiques de la zone bathyale. Ils vivent à des profondeurs comprises entre 500 et 900 m et sont aussi trouvés jusque dans la zone hadale (Villanueva *et al.* 1997, Quetglas *et al.* 2000). Ils sont benthopélagiques et se déplacent relativement lentement en se servant de leur membrane interbranchiale comme organe locomoteur (Fig. 114h,i). Ils progressent à la manière des méduses en ouvrant la membrane et en la fermant le plus vigoureusement possible (Mangold et Bidder 1989a). Leurs nageoires latérales servent principalement de gouvernail et aident aussi à la propulsion en effectuant des mouvements complexes (Fig. 114j-l ; Villanueva *et al.* 1997). Ce sont des prédateurs

actifs qui se nourrissent principalement de petits crustacés, d'annélides polychaetes, de petits bivalves (Villanueva et Guerra 1991).

Le Lagerstätte de La Voulte a également livré plus d'une vingtaine de spécimens de céphalopodes vampyromorphes appartenant à l'espèce *Vampyronassa rhodanica* (Figs 75f,g ; 115a,b ; Fischer et Riou 2002). Il s'agit du plus ancien vampyromorphe connu dans le registre fossilifère. Il possède huit bras sessiles reliés par un velum et armés d'une rangée de ventouses encadrées de cirres, une paire de tentacules brachiaux, des yeux latéraux volumineux, un gladius interne non calcifié, une paire de nageoires latérales et deux organes lumineux dorsaux (Fig. 115c ; Fischer et Riou 2002).

*V. rhodanica* est morphologiquement très proche de la seule espèce de vampyromorphe vivant dans la nature actuelle : *Vampyroteuthis infernalis* (Figs 59g ; 115d–g) qui ressemble également à certains octopodes cirrates. *V. infernalis* est un animal cosmopolite relativement peu connu car il vit, comme de nombreux octopodes cirrates, dans la zone bathyale à des profondeurs comprises entre 600 et 800 m (Seibel *et al.* 1999). Il est bathypélagique et se déplace assez lentement par rétropropulsion et en s'aidant de ses nageoires latérales (Fig. 115d,e). En cas de danger, il est capable de gonfler sa membrane ombrellaire pour se faire passer pour plus volumineux qu'il n'est (Fig. 115h). C'est un animal de couleur pourpre qui présente plusieurs organes bioluminescents répartis sur l'épiderme (organes lumineux simples), au niveau des nageoires (grands photophores), au niveau des yeux (organes lumineux composites) ainsi que sur les bras (organes localisés, Fig. 115h) qui sont par ailleurs capables de libérer un fluide visqueux contenant des particules lumineuses (Robinson *et al.* 2003). Les implications écologiques de cette bioluminescence sont multiples et classiques chez les organismes vivant dans les eaux profondes et obscures. La lumière produite sert à attirer les proies, à faire fuir les prédateurs, à faire diversion, et aussi très probablement à communiquer (Robinson *et al.* 2003). Les prédateurs connus de *V. infernalis* (ex : poissons, baleines) sont tous de meilleurs nageurs que lui. La production de lumière lui permet de leurrer les prédateurs afin d'assurer sa fuite qui n'est jamais très rapide (Seibel *et al.* 1999). En cas de contact trop rapproché il peut même sacrifier un de ses bras lumineux qui fait alors diversion (Robinson *et al.* 2003). Il se nourrit principalement de petits crustacés et d'organismes planctoniques (Mangold et Bidder 1989b).

Les ressemblances morphologiques entre *Vampyroteuthis infernalis* et *Vampyronassa rhodanica* sont très importantes et suggèrent des liens de parenté étroits (Fischer et Riou 2002). Elles confirment l'analyse de Pickford (1940) qui, devant les nombreux caractères primitifs de *V. infernalis*, qualifiait l'espèce de véritable « fossile vivant ». Il est peu probable que les vampyromorphes vivant actuellement en zone profonde aient pu occuper une autre gamme d'environnements au cours du Mésozoïque. La présence de *V. rhodanica* à La Voulte semble confirmer cette hypothèse. Elle suggère un paléomilieu profond situé dans la zone bathyale. La présence supposée d'organes lumineux au niveau des nageoires latérales (voir Fischer et Riou 2002) constitue un argument supplémentaire en faveur de l'absence de lumière.

### 3.4.3. Bilan et conclusions paléoenvironnementales

Les groupes zoologiques examinés permettent de caractériser la signature paléoenvironnementale de la faune du Lagerstätte de La Voulte. Considérés dans leur ensemble, ils apportent des éléments indispensables à la reconstitution du milieu. Les interprétations paléoécologiques proposées et les comparaisons avec les faunes actuelles fournissent un faisceau d'arguments convergents.

Les quatre groupes majeurs d'arthropodes du Lagerstätte de La Voulte (thylacocéphales, crevettes Solenoceridae et Penaeidae, Coleiidae) suggèrent tous des conditions paléoécologiques et paléoenvironnementales relativement similaires, à savoir :

- (1) un paléomilieu situé dans la zone bathyale avec probablement une tranche d'eau supérieure à 200 m. La faune d'arthropodes de La Voulte possède donc un cachet profond très différent de la plupart des faunes de crustacés connues dans le registre fossilifère qui vivaient principalement dans des milieux de plate-forme carbonatée peu profonde (lagons, lagunes). C'est par exemple le cas des crustacés des calcaires lithographiques de Solnhofen (Allemagne, Tithonien ; Frickhinger 1994, Garassino et Schweigert 2006), du Liban (Cénomaniens ; Garassino 1994, Gayet *et al.* 2003), de Cerin (France, Kimméridgien ; Bernier *et al.* 1991, Philippe *et al.* 2004). C'est aussi le cas des faunes de crustacés de la région d'Etrochey (France, Callovien ; Crônier et Courville 2004) dont le paléomilieu est considéré comme circalittoral avec une tranche d'eau peu profonde (40–80 m, Collin 2000) ;
- (2) un paléomilieu où la pénétration de la lumière est probablement très faible. L'obscurité n'est toutefois peut-être pas totale mais certainement très prononcée comme le suggèrent les yeux très volumineux de nombreux arthropodes ;
- (3) un paléomilieu caractérisé par un substrat meuble de nature vaseuse. Cette hypothèse est compatible avec les sédiments fins essentiellement marneux du Lagerstätte de La Voulte. Elle est aussi compatible avec la paléobathymétrie proposée et la paléotopographie envisagée : en contrebas d'un talus escarpé aux pentes nappées de sédiments fins ;
- (4) un paléomilieu où les conditions écologiques et trophiques sont suffisamment stables pour permettre le développement pérenne de populations d'arthropodes. En effet, chacun des quatre groupes considérés montre une gamme d'individus de tous âges depuis les stades juvéniles, jusqu'aux stades adultes. Ces organismes, manifestement tous autochtones, vivaient donc sur place car les conditions écologiques (ex : température, apports nutritifs, salinité, obscurité ?) étaient probablement très stables au cours du temps. Une telle stabilité est caractéristique des milieux marins profonds (Gage et Tyler 1991) ;
- (5) l'existence d'une véritable chaîne alimentaire où certains arthropodes apparaissent comme des prédateurs actifs.

En ce qui concerne *O. elegans*, la nature, la structure et les densités de populations de cette ophiure suggèrent un milieu vraisemblablement bathyal situé au-delà de la rupture de pente du talus continental. Son abondance dans un contexte structural contrôlé par la faille de La Voulte pourrait également constituer un argument en faveur de l'origine hydrothermale du Lagerstätte de La Voulte.

**Les céphalopodes du Lagerstätte de La Voulte, comparés à leurs analogues actuels (Teuthoïdes, Cirrates, Vampyromorphes), apparaissent comme une association relativement homogène indiquant des conditions paléoenvironnementales identiques. Ils peuvent raisonnablement être considérés comme des céphalopodes d'eau profonde, caractéristiques de milieux obscurs, et vivant sous une tranche d'eau nettement supérieure à 200 m. Leur abondance et leur excellente préservation suggèrent des organismes autochtones vivant dans la colonne d'eau et qui font partie intégrante du paléocosystème de La Voulte. Leur association avec l'abondante faune de crustacés de La Voulte est compatible avec le type de proies qu'ils sont supposés capturer. Les céphalopodes les plus jeunes étaient aussi probablement des proies pour les arthropodes de La Voulte (ex : décapodes et thylacocéphales). Enfin, les céphalopodes coléoïdes de La Voulte constituent un ensemble unique dans le registre fossilifère par leur abondance (plus de 70 spécimens), leur qualité de préservation (en volume) et les conditions paléoenvironnementales qu'ils suggèrent (milieu profond, obscurité).**



# Synthèse et conclusions

---

## 1. Caractérisation du paléoenvironnement

### 1.1. Cadre structural et tectonique synsédimentaire

Le présent travail a précisé la physiographie du secteur de La Voulte au Callovien. Ce secteur appartient clairement à la marge passive de la bordure occidentale du bassin du Sud-Est, diverticule de l'océan téthysien. Cette marge est sous le contrôle tectonique étroit de failles bordières (ex : faille de La Voulte) et de failles transversales actives (ex : faille du Col de Viau). La réactivation de ces accidents hercyniens entraîne un effondrement de la marge en direction du bassin du Sud-Est et un compartimentage à l'origine d'un paysage sous-marin en mosaïque. Cette mosaïque structurale, constituée de blocs basculés, se traduit au Callovien par des escarpements et des abrupts rocheux sous-marins. Cette paléotopographie sous-marine très particulière peut être comparée à certains talus continentaux actuels. Elle constitue un paramètre essentiel pour comprendre la formation des gisements étudiés.

### 1.2. Cadre sédimentaire

Les sédiments calcaires ou marneux, toujours très fins, prédominent dans le secteur de Voulte y compris dans le Lagerstätte lui-même. Ils correspondent à l'origine à des vases plus ou moins carbonatées qui décantaient dans un milieu relativement calme et très vraisemblablement profond. Néanmoins, ces sédiments peuvent être affectés par des phénomènes de slumping témoignant de l'existence d'instabilités sédimentaires. Ces glissements gravitaires sont compatibles avec la nature accidentée de la paléotopographie du secteur. Par ailleurs, les importantes variations d'épaisseur constatées entre les deux sites étudiés (Ravin du Chénier, Ravin des Mines) indiquent une subsidence différentielle qui confirme l'importance du contrôle structural sur la sédimentation.

### 1.3. Les indices d'hydrothermalisme

Certains indices sédimentaires mis en évidence dans le secteur de La Voulte plaident en faveur de l'existence de phénomènes hydrothermaux localisés.

Le minerai de fer qui couronne les marnes du Lagerstätte est très probablement d'origine hydrothermale. Il est clairement en relation avec la faille de La Voulte qui, par son activité synsédimentaire, a pu drainer des fluides riches en métaux dissous. Les marnes du Lagerstätte lui-même contiennent des concentrations inhabituelles en minéraux métalliques (ex : pyrite, chalcopirite, sidérite, blende, galène) à l'origine de la préservation des fossiles de La Voulte. De telles associations minérales sont très fréquemment associées aux sources hydrothermales sous-marines actuelles. Les colonnes carbonatées et les lentilles de célestine du Ravin du Chénier pourraient aussi être les vestiges indirects de la remontée de fluides hydrothermaux. La célestine massive, assez inhabituelle en milieu sédimentaire, suggère des processus de concentration chimique qui pourraient avoir une origine hydrothermale comme c'est le cas à l'aplomb de certains suintements froids actuels (ex : amas de baryte). Les colonnes

carbonatées, quant à elles, présentent des ressemblances morphologiques remarquables avec certaines concrétions de carbonate authigène (ex : conduits, cheminées) liées à des manifestations hydrothermales (ex : remontées de fluides hydrocarbonés). Ces conclusions préliminaires sont autant de pistes pour de prochaines études détaillées qui confirmeront ou non l'hypothèse de l'hydrothermalisme à La Voulte.

## 1.4. La faune

Des comparaisons précises avec les communautés marines actuelles indiquent que la faune du secteur de La Voulte vivait probablement dans un milieu marin relativement profond. L'étude de nombreux groupes zoologiques différents apporte un faisceau d'arguments convergents en faveur de cette hypothèse. Ainsi, les éponges siliceuses (Hexactinellides, Lithistides) et les crinoïdes pédonculés (Cyrtoocrinidés) du Ravin du Chénier, par comparaison avec leurs analogues actuels et fossiles, indiquent une tranche d'eau nettement supérieure à 200 m. De façon similaire, les organismes dominants du Lagerstätte de La Voulte (arthropodes thylacocéphales, crustacés Solenoceridae, Aristeidae et Coleiidae), les céphalopodes coléoïdes (octopodes cirratis, vampyromorphes, teuthoïdes géants), les pycnogonides et les astérides ont des analogues actuels qui occupent tous, sans exception, la zone bathyale et ne sont que rarement connus dans des environnements moins profonds. Les vampyromorphes et les octopodes cirratis suggèreraient même une tranche d'eau plus importante, autour de 400–500 m voire plus.

La reconnaissance de détails anatomiques singuliers tels que des yeux hypertrophiés et de possibles organes bioluminescents chez certains organismes (ex : thylacocéphales, vampyromorphes) est un argument supplémentaire en faveur d'un milieu de vie et d'un paléoenvironnement profond au sein duquel la luminosité était probablement très faible voire nulle. L'absence totale d'organismes photophiles et d'encroûtements cyanobactériens conforte également cette interprétation.

D'autre part, les organismes fossiles du secteur de La Voulte ont de nombreux représentants actuels vivant dans la zone bathyale et qui sont souvent considérés comme des « fossiles vivants » (ex : vampyromorphes, cyrtocrinidés, pycnogonides). Cette constatation peut être interprétée comme un argument supplémentaire en faveur d'un paléomilieu profond. En effet, la zone bathyale, du fait de l'épaisseur de la tranche d'eau, est relativement peu soumise aux changements environnementaux globaux (ex : variations du niveau marin, changements climatiques). Il est tout à fait possible d'envisager que les organismes de cette zone évoluent très peu ou très lentement. Ils forment un stock bathyal pérenne dont certains éléments peuvent coloniser des niches écologiques différentes (ex : plates-formes peu profondes) au cours des temps géologiques. Les communautés fauniques de La Voulte pourraient appartenir à un tel stock.

## 1.5. Conclusion

Le paléoenvironnement du secteur de La Voulte au Callovien est maintenant bien contraint. Il correspond à un milieu bathyal où les communautés fauniques vivaient préférentiellement au pied d'un escarpement sous-marin. Il est désormais possible intégrer l'ensemble des résultats dans un bloc-diagramme synthétique qui permet de visualiser la distribution supposée des communautés marines dans leur contexte paléobathymétrique et paléotopographique (Fig. 116). Cette distribution des faunes est soumise à un fort contrôle structural. De façon plus hypothétique, des phénomènes hydrothermaux, dont l'ampleur et les caractéristiques restent à préciser, pourraient avoir également joué un rôle majeur dans l'établissement, le développement et la préservation exceptionnelle des communautés marines.



## 2. Les questions en suspens

Une question fondamentale est de comprendre pourquoi il existe tant de différences sédimentaires et paléontologiques entre le Ravin des Mines et celui du Chénier alors que ces deux localités sont extrêmement proches géographiquement et de même âge. Ainsi, il est surprenant de constater que les éponges siliceuses et les crinoïdes ne se retrouvent pas dans les niveaux du Lagerstätte et que, réciproquement, les organismes typiques du Lagerstätte (ex : crustacés, ophiures) ne se retrouvent pas dans les assemblages fossiles du Ravin du Chénier. Ces différences de faunes sont étonnantes dans un contexte paléotopographique et paléobathymétrique quasiment identique (Figs 116 ; 117).

### 2.1. Est-ce pour des raisons écologiques ?

La faune du Lagerstätte de La Voulte est remarquable par sa composition et sa concentration très élevée en organismes fossiles dans des dépôts peu épais et peu étendus. Ce type de communauté préservée *in situ*, à forte concentration en individus et dominée par des crustacés, est finalement assez rare dans la nature actuelle. Il peut évoquer certaines communautés fauniques actuelles inféodées à des sites hydrothermaux sous-marins comme par exemple les événements hydrothermaux chauds (ex : fumeurs noirs) ou les suintements froids (ex : sources froides, résurgences de fluides hydrocarbonés) (Gage et Tyler 1991, Shank *et al.* 1998, Sibuet et Olu 1998, Desbruyères *et al.* 2000, 2001). Ils abritent typiquement des communautés benthiques originales fréquemment riches en bivalves de grande taille (ex : Vesicomidae, Mytilidae ; Desbruyères *et al.* 2001, Cravo *et al.* 2007), en vers marins (ex : Vestimentifères ; Cordes *et al.* 2007) et en crustacés divers (ex : Alvinocaridae ; Segonzac *et al.* 1993). Ces faunes constituent de véritables oasis de vie dans un environnement où la biodiversité est peu élevée. Elles dépendent de l'activité hydrothermale qui fournit l'énergie nécessaire (ex : remontées de fluides riches en hydrogène sulfuré) au démarrage et au maintien d'une chaîne trophique complexe dont le premier maillon est souvent constitué de microorganismes chimiosynthétiques (Minic *et al.* 2006). Ces oasis disparaissent rapidement dès lors que l'hydrothermalisme se tarit.

Par comparaison avec ces faunes actuelles, le site de La Voulte pourrait-il correspondre à une oasis de vie ou à un « hotspot » de biodiversité lié à une possible activité hydrothermale ? Dans l'état actuel des connaissances, il est difficile de conclure mais cette hypothèse, particulièrement intéressante, est soutenue par plusieurs arguments :

- (1) la concentration des organismes de la faune du Lagerstätte de La Voulte évoque certaines faunes hydrothermales actuelles (Fig. 117b). Les très abondants crustacés sont, par exemple, relativement proches de certaines concentrations remarquables de crustacés observées aux abords des sources hydrothermales actuelles (Rona *et al.* 1986, Segonzac 1992, Segonzac *et al.* 1993, Desbruyères *et al.* 2001) ;
- (2) comme pour les faunes des sites hydrothermaux actuels, la grande majorité des organismes décrits à La Voulte n'a pas été retrouvée ailleurs dans le registre fossilifère et suggère qu'ils sont inféodés à des conditions paléoenvironnementales particulières. Ces organismes ne semblent pas avoir colonisé le secteur du Ravin du Chénier peut-être en raison d'un confinement de l'activité hydrothermale principale au bloc supportant l'actuel Ravin des Mines.

Toutefois, l'absence au sein de la faune de La Voulte de gros bivalves et d'organismes vermiformes, qui sont les éléments typiques et récurrents des communautés hydrothermales actuelles, est un argument en défaveur de l'hypothèse proposée. Il en est de même pour la pauvreté générale du benthos sessile beaucoup mieux représenté dans le Ravin du Chénier (Fig. 117a).

En conclusion, il est possible qu'une activité hydrothermale, dont la nature précise est encore à déterminer, ait pu créer les conditions favorables à l'installation d'une communauté faunique originale et diversifiée dans le secteur du Ravin des Mines de La Voulte. Mais cela reste à démontrer car certaines données ne vont pas dans ce sens.

## 2.2. Est-ce pour des raisons taphonomiques ?

Les organismes de la faune du Lagerstätte de La Voulte ont manifestement bénéficié de conditions exceptionnelles de préservation. Les études taphonomiques de Wilby *et al.* (1996) et Wilby et Briggs (1997) sur la minéralisation des parties molles de certains crustacés décapodes et thylacocéphales de La Voulte ont clairement mis en évidence l'intervention de bactéries dans la minéralisation des parties molles. La question est de savoir si cette faune, extrêmement bien préservée par des conditions taphonomiques exceptionnelles, reflète la vie existant sur les fonds bathyaux de la Téthys au Callovien ou si c'est une faune très originale inféodée à un paléoenvironnement très particulier. Plusieurs scénarios peuvent être envisagés :

- (1) La concentration et l'excellente qualité de préservation de la faune pourraient-elles être liées au développement d'une forte anoxie au sein de la colonne d'eau ?

Cette hypothèse est souvent proposée pour expliquer la préservation des fossiles dans de nombreux Lagerstätten (Martin 1999, Bottjer *et al.* 2002). Une chute de la concentration d'oxygène dissous dans l'eau peut provoquer une mortalité en masse, créer les conditions d'une préservation optimale des cadavres (ralentissement de la décomposition, conditions impropres à l'intervention de nécrophages), et favoriser la précipitation microbienne de certains minéraux, notamment la pyrite, constituant principal des fossiles de La Voulte (Allison 1988, Martin 1999). En faveur de cette hypothèse, les marnes du Lagerstätte de La Voulte sont très riches en *Bositra buchi*, bivalve considéré comme un bon paléo-indicateur de faible oxygénation (Oschmann 1993, 1994, Wignall 1993). Néanmoins, le développement d'une strate anoxique est un phénomène relativement lent et les organismes nectoniques auraient probablement eu le temps de s'échapper. Pour expliquer leur présence dans l'assemblage fossile, Wilby (2001) suggère l'intervention de courants de turbidité qui auraient amené une partie de la faune dans une zone anoxique. Compte tenu de la paléotopographie escarpée du secteur de La Voulte, la présence de courants de turbidité n'est pas impossible. Néanmoins, la qualité de fossilisation des organismes et leur préservation à plat au sein de sédiments fins, laminés et dépourvus de figures sédimentaires indicatrices de courants ne sont pas compatibles avec un transport brutal ;

- (2) L'hydrothermalisme envisagé précédemment pourrait-il avoir non seulement généré le développement d'une oasis de vie mais également créé les conditions de sa destruction notamment par l'émission de produits toxiques dans le milieu rompant l'équilibre de l'écosystème ?

L'apparition de conditions défavorables au niveau du chimisme des eaux ou des paramètres physiques aurait eu un impact quasi-immédiat sur la vie benthique et également pélagique, provoquant la mort en masse des organismes vivant dans la colonne d'eau quel que soit leur degré de mobilité et leurs capacités à fuir. La qualité de préservation des organismes benthiques vagiles (ex : pycnogonides, ophiures, crustacés) ou nectoniques (ex : calmars) et leur concentration suggèrent des hécatombes dont l'origine pourrait être un empoisonnement hydrothermal soudain des eaux marines (Fig. 117b). Un autre effet d'une possible activité hydrothermale aurait été de créer des conditions post-mortem favorables à la préservation

exceptionnelle comme l'introduction dans le milieu d'une série d'éléments chimiques inhabituels (ex : Ba, Pb, Zn, Cu, Mn ; Wilby *et al.* 1996) à l'origine de la minéralisation précoce de tissus variés (ex : muscles, yeux, appareils digestifs). Compte tenu du fait que le Lagerstätte de La Voulte est constitué de plusieurs niveaux distincts, cet empoisonnement hydrothermal des eaux a pu se répéter à plusieurs reprises au cours de la mise en place des dépôts. Ces derniers s'achèvent d'ailleurs avec le début de la formation du gîte métallifère dont l'importante masse de fer pourrait correspondre à une accélération soudaine du débit hydrothermal métallogénique. Cette accélération, néfaste à la communauté faunique de La Voulte, a pu avoir aussi des répercussions sur celle du Ravin du Chénier où les marnes à spongiaires et crinoïdes sont remplacées rapidement par des dépôts phosphatés puis ferreux.

Quel que soit le scénario envisagé pour expliquer la concentration et la préservation de la faune du Lagerstätte de La Voulte, l'aspect taphonomique est essentiel. Le secteur du Ravin des Mines doit être considéré comme un piège taphonomique extrêmement efficace et où des processus de minéralisation bactérienne précoce permettent la préservation intégrale et tridimensionnelle des organismes (y compris leurs organes internes et tissus mous). Les raisons de ces conditions exceptionnelles de préservation peuvent être multiples : hydrothermalisme, chimisme des eaux, anoxie des eaux. Une combinaison de ces différents processus ne doit pas non plus être écartée. Les futures recherches doivent aborder prioritairement ces questions.

### 3. Perspectives

Au terme de cette étude, la recherche de nouvelles données *in situ* devient une nécessité absolue. Pour mieux comprendre l'écosystème fossilisé dans le Lagerstätte de La Voulte, il faut analyser de façon plus poussée les liaisons entre fossiles et sédiments encaissants. Certains aspects ignorés jusqu'à présents doivent maintenant être pris en compte comme par exemple l'étude de la microfaune, les associations d'organismes ou la mise en évidence de possibles renouvellements fauniques au sein des dépôts. Seules des fouilles paléoécologiques menées selon des techniques scientifiques (dégagement strate par strate, relevés biométriques : orientation, densité) sont susceptibles de fournir ces nouvelles informations. Le développement de certaines techniques d'investigations (ex : géochimie isotopique, microtomographie) permettra également, à partir d'un matériel bien repéré dans les sédiments, de valider ou non certaines hypothèses émises au terme de cette étude (hydrothermalisme, mortalité en masse).

Le présent travail est donc une étape préalable et indispensable à la mise en œuvre d'une nouvelle phase d'exploitation du gisement. Le récent classement du site de La Voulte en Espace Naturel Sensible institutionnalise sa protection et fournit un cadre pérenne pour de futures recherches. La prochaine signature d'une convention tripartite (Département de l'Ardèche–Université Lyon 1–Muséum de Lyon) constituera une base de départ pour l'étude scientifique globale du Lagerstätte de La Voulte. Les principales étapes envisagées pour les années à venir sont (1) des fouilles paléontologiques dont l'organisation sera confiée à l'Université Lyon 1, (2) la protection physique et légale du site et (3) la valorisation du patrimoine (aspects muséologique et pédagogique). Ce projet n'est donc pas uniquement scientifique, il vise à valoriser l'un des plus importants gisements à conservation exceptionnelle du Jurassique et à lui donner un statut international.



## Liste bibliographique

---

- Abelló, P., Valladares, F.J., Castellón, A., 1988. Analysis of the structure of decapod crustacean assemblages off the Catalan coast (North-West Mediterranean). *Marine Biology* 98, 39-49.
- Aiello, I.W., 2005. Fossil seep structures of the Monterey Bay region and tectonic/structural controls on fluid flow in an active transform margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 227, 124-142.
- Alessandrello, A., Bracchi, G., Riou, B., 2004. Polychaete, sipunculan and enteropneust worms from the Lower Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 32 (1), 1-17.
- Allison, P.A., 1988. Phosphatized soft-bodied squids from the Jurassic Oxford Clay. *Lethaia* 21 (4), 403-410.
- Almérás, Y., Elmi, S., 1982. Fluctuations des peuplements d'Ammonites et de Brachiopodes en liaison avec les variations bathymétriques pendant le Jurassique inférieur et moyen en Méditerranée occidentale. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 21 (2-3), 169-188.
- Almérás, Y., Elmi, S., 1983. Influence de la production primaire organique et de la circulation océanique profonde sur la distribution des Brachiopodes (Jurassique, Actuel). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 297 (2), 779-782.
- Almérás, Y., Elmi, S., 1985. Le contrôle des peuplements de brachiopodes : comparaison des données du Jurassique et de l'Actuel. *Annales de la Société géologique du Nord* 104, 127-140.
- Almérás, Y., Elmi, S., 1996. Le genre *Cymatorhynchia* Buckman (Brachiopoda, Rhynchonellacea) dans le Bajocien-Bathonien de la bordure vivaro-cévenole (Bassin du Sud-Est). *Cadre stratigraphique et paléogéographique. Beringeria* 18, 201-245.
- Aloisi, G., Wallmann, K., Bollwerk, S.M., Derkachev, A., Bohrmann, G., Suess, E., 2004. The effect of dissolved barium on biogeochemical processes at cold seeps. *Geochimica et Cosmochimica* 68 (8), 1735-1748.
- Améziane, N., Roux, M., 1997. Biodiversity and historical biogeography of stalked crinoids (Echinodermata) in the deep sea. *Biodiversity and Conservation* 6, 1557-1570.
- Améziane-Cominardi, N., Roux, M., 1987. Biocorrosion et micritisation des ossicules d'Echinodermes en milieu bathyal au large de la Nouvelle-Calédonie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 305 (2), 701-705.
- Améziane-Cominardi, N., Bourseau, J.-P., Roux, M., 1987. Les crinoïdes pédonculés de Nouvelle-Calédonie (S.W. Pacifique) : une faune bathyale ancestrale issue de la Mésogée mésozoïque. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 304 (3), 15-18.
- Angel, M.V., 1993. Marine planktonic ostracodes. *Synopses of the British Fauna (New Series)* 48, 1-240.
- Arango, C.P., 2002. Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Organisms Diversity and Evolution* 2, 107-125.
- Arango, C.P., 2003. Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28, 588-600.
- Arango, C.P., Wheeler, W.C., 2007. Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics* 23, 255-293.
- Arendt, Y.A., 1974. The Sea Lilies Cyrtocrinids. *Transactions of the Palaeontological Institute, Academy of Sciences of the U.S.S.R.* 144, 1-251 [en russe].
- Arnaud, F., Bamber, R.N., 1987. The biology of Pycnogonida. *Advances in marine biology* 24, 1-96.
- Ausich, W.I., Simms, M.J., 1999. Ecology and ecological interactions. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 55-59.
- Ausich, W.I., Brett, C.E., Hess, H., Simms, M.J., 1999a. Crinoid form and function. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 3-30.

- Ausich, W.I., Donovan, S.K., Hess, H., Simms, M.J., 1999b. Fossil occurrence. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 41-49.
- Bachmayer, F., 1960. Eine fossile Cumaceenart (Crustacea, Malacostraca) aus dem Callovien von La Voultre-sur-Rhône (Ardèche). *Eclogae geologicae Helvetiae* 53 (1), 421-429.
- Balazuc, J., 1956. Spéléologie du département de l'Ardèche. *Rassegna speleologica italiana e società speleologica italiana* 2, 1-211.
- Balazuc, J., De Miré, P., Sigwalt, J., 1954. Sixième, septième et huitième campagnes biospéléologiques dans le Vivarais. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 5, 138-143.
- Balazuc, J., De Miré, P., Sigwalt, J., Théodoridès, J., 1951. Trois campagnes biospéléologiques dans le Bas-Vivarais. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 8, 187-192.
- Bamber, R.N., Thurston, M.H., 1995. The deep-water pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) of the northeastern Atlantic Ocean. *Zoological Journal of the Linnean Society* 115, 117-162.
- Banks, D.A., 1985. A fossil hydrothermal worm assemblage from the Tynagh lead-zinc deposit in Ireland. *Nature* 313, 128-131.
- Bartels, C., Briggs, D.E.G., Brassel, G., 1998. *The fossils of the Hunsrück Slate, Marine life in the Devonian*. Cambridge University Press.
- Barthel, K.W., 1978. *Solnhofen: Ein Blick in die Erdgeschichte*. Ott-Verlag, Thun.
- Bartolini, A., Baumgartner, P.O., Hunziker, J., 1996. Middle and Late Jurassic carbon stable-isotope stratigraphy and radiolarite sedimentation of the Umbria-Marche Basin (Central Italy). *Eclogae geologicae Helvetiae* 89 (2), 811-844.
- Baumiller, T.K., 2003. Experimental and biostratigraphic disarticulation of crinoids: taphonomic implications. In: Feral, J.P.F., David, B. (Eds.), *Echinoderm Research*. Balkema, Rotterdam, pp. 243-248.
- Lecointre, G., Le Guyader, H., 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris.
- Bello, G., Pipitone, C., 2002. Predation on cephalopods by the giant red shrimp *Aristaeomorpha foliacea*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82 (2), 213-218.
- Beresi, M.S., 2003. Oxfordian sponge association from the Neuquén basin, Mendoza, west central Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 16, 105-112.
- Bergström, J., Stürmer, W., Winter, G., 1980. *Palaeoisopus, Palaeopantopus, Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläontologische Zeitschrift* 54 (1/2), 7-54.
- Bernier, P., Barale, G., Bourseau, J.P., Buffetaut, E., Gall, J.C., Wenz, S., 1991. The palaeoecological excavations at Cerin (Southern French Jura Mountains): results and interpretation. International round-table "Lithographic Limestones" (Lyon, France, July 7-14, 1991).
- Bianchini, M.L., Ragonese, S., 1994. Life cycles and fisheries of the deep water shrimps *Aristaeomorpha foliacea* and *Aristeus antennatus*. Proc. International Workshop held in the Istituto Tecnologia Pesca e Pescato, Mazara (Italy), 28-30 April 1994. N.T.R.-I.T.P.P. Special Publ. 3, 1-88.
- Blaber, S.J.M., May, J.L., Young, J.W., Bulman, C.M., 1987. Population density and predators of *Ophiacantha fidelis* (Koehler, 1930) (Echinodermata: Ophiuroidea) on the continental slope of Tasmania. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 38, 243-247.
- Blake, D.B., 1984. The Benthoplectinidae (Asteroidea, Echinodermata) of the Jurassic of Switzerland. *Eclogae geologicae Helvetiae* 77 (3), 631-674.
- Blake, D.B., 1987. A classification and phylogeny of the post-Paleozoic sea stars. *Journal of Natural History* 21, 481-528.
- Blake, D.B., 1990. Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science* 46, 701-718.
- Blake, D.B., Aronson, R.B., 1998. Stelleroidea of the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Journal of Paleontology* 72, 339-353.
- Blake, D.B., Hagdorn, H., 2003. The Asteroidea (Echinodermata) of the Muschelkalk (Middle Triassic of Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 77 (1), 23-58.
- Blakey, R., RCB home page (Department of Geology, Northern Arizona University): "Global Plate Tectonics and Paleogeography, Detailed Global Paleogeography, Mollweide Plate Tectonic Maps" [en ligne sur le WEB]. Disponible sur <URL: <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/170moll.jpg>> (consulté en mai 2007).

- Blavier, M., 1798. Statistique minéralogique du département de l'Ardèche. *Journal des Mines* 45, 647-664.
- Bonijoly, D., 1997. Projet de recherche GeoFrance 3D, modélisation 3D de la bordure ardéchoise : une démonstration méthodologique et pluridisciplinaire des solutions disponibles et des problèmes à résoudre (Rapport de fin de projet). In: BRGM (Ed.) *GéoFrance 3D, Programme de Recherche Scientifique*. BRGM, Orléans, pp. 1-68.
- Bonijoly, D., Perrin, J., Roure, F., Bergerat, F., Courel, L., Elmi, S., Mignot, A., 1996. The Ardèche palaeomargin of the South-East Basin of France: Mesozoic evolution of a part of the Tethyan continental margin (*Géologie Profonde de la France programme*). *Marine and Petroleum Geology* 13 (6), 607-623.
- Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J.W., Tang, C.M., 2002. Exceptional fossil preservation, a unique view on the evolution of marine life. Columbia University Press, New York.
- Bourquin, J., 1968. Les Reineckéidés. *Annales scientifiques de l'Université de Besançon, Série Géologie* 3 (4), texte (1-169), figures (1967: 1-30), atlas (1967: 1-51).
- Bourseau, J.P., 1977. L'Oxfordien moyen à nodules des "Terres Noires" de Beauvoisin (Drôme). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle* 15, 1-116.
- Bourseau, J.-P., Elmi, S., 1980. Le passage des faciès de bordure ("Calcaires grumeleux") aux faciès de bassin dans l'Oxfordien de la bordure vivaro-cévenole du Massif Central français (Ardèche-Gard). *Bulletin de la Société Géologique de France* 22 (4), 607-611.
- Bourseau, J.-P., Roux, M., 1989. Echinodermes : Crinoïdes Pentacrinidae (MUSORSTOM 2 et CORINDON 2). In: Forest, J. (Ed.) *Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 4. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 143 (A), Paris, pp. 113-201.
- Bourseau, J.-P., Améziane-Cominardi, N., Roux, M., 1987. Un Crinoïde pédonculé nouveau (Echinodermes), représentant actuel de la famille jurassique des Hemicrinidae : *Gymnocrinus richeri* nov. sp. des fonds bathyaux de Nouvelle-Calédonie (S.W. Pacifique). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 305 (3), 595-599.
- Bourseau, J.-P., Cominardi, N., Roux, M., 1988. La zonation bathymétrique des Crinoïdes pédonculés actuels : un modèle de référence pour les reconstitutions paléobathymétriques. *Géologie méditerranéenne* 15 (1), 83-89.
- Bourseau, J.-P., Améziane-Cominardi, N., Avocat, R., Roux, M., 1991. Echinodermata : Les Crinoïdes pédonculés de Nouvelle-Calédonie. In: A, C. (Ed.) *Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 8. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 151 (A), Paris, pp. 229-333.
- Bourseau, J.-P., David, J., Roux, M., Bertrand, D., Clochard, V., 1998. *Balanocrinus maritimus* nov. sp., crinoïde pédonculé nouveau du Kimméridgien inférieur de La Rochelle (Charente-Maritime, France). *Géobios* 31 (2), 215-227.
- Bowman, T.E., Gruner, H.-E., 1973. The families and genera of Hyperiidea (Crustacea: Amphipoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 146, 1-64.
- Bowmer, T., Keegan, B.F., 1983. Field survey of the occurrence and significance of regeneration in *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Galway Bay, west coast of Ireland. *Marine Biology* 74, 650-671.
- Boyko, C.B., 2006. New and historical records of Polychelid lobsters (Crustacea: Decapoda: Polichelidae) from the Yale Peabody Museum Collections. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 47 (1-2), 37-48.
- Breton, G., 1992. Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) jurassiques et crétacés de France: taphonomie, systématique, biostratigraphie, paléobiogéographie, évolution. *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre, fascicule hors série*, 78 (4) (supplément), 1-590.
- Brett, C.E., 1985. *Tremichnus*: a new ichnogenus of circular-parabolic pits in fossil echinoderms. *Journal of Paleontology* 59 (3), 625-635.
- Briggs, D.E.G., Rolfe, W.D.I., 1983. New Concavicularida (new Order: ?Crustacea) from the Upper Devonian of Gogo, Western Australia, and the palaeoecology and affinities of the group. *Special Papers in Palaeontology* 30, 249-276.
- Broom, D.M., 1975. Aggregation behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55, 191-197.

- Brunet, M.F., 1984. Subsidence de la bordure ardéchoise du bassin du Sud-Est. Programme Géologie Profonde de la France GPF2. Documents du Bureau de Recherches Géologiques et Minières 81-11, 91-100.
- Brunet, M.F., 1985. Evolution de la subsidence du Trias à l'Oxfordien le long d'une coupe La Voulte - St-Ambroix (marge cévenole). Programme Géologie Profonde de la France GPF2. Documents du Bureau de Recherches Géologiques et Minières 95-11, 121-131.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2002. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Campbell, K.A., 2006. Hydrocarbon seep and hydrothermal vent paleoenvironments and paleontology: Past developments and future research directions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232 (2-4), 362-407.
- Canet, C., Prol-Ledesma, R.M., Melgarejo, J.-C., Reyes, A., 2003. Methane-related carbonates formed at submarine hydrothermal springs: a new setting for microbially-derived carbonates? *Marine Geology* 199, 245-261.
- Cariou, E., 1984. Les Reineckeidae (Ammonitina, Callovien) de la Téthys occidentale. Dimorphisme et évolution. Etude à partir des gisements du Centre-Ouest de la France. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon H.S. 8 (1), 1-460.
- Cariou, E., Contini, D., Dommergues, J.-L., Enay, R., Geyssant, J.R., Mangold, C., Thierry, J., 1985. Biogéographie des ammonites et évolution structurale de la Téthys au cours du Jurassique. *Bulletin de la Société Géologique de France* 1 (5), 679-697.
- Carriol, R.P., Riou, B., 1991. Les Dendrobranchiata (Crustacea, Decapoda) du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie* 77 (3), 143-160.
- Cayeux, L., 1922. Les minerais de fer oolithique de France, Minerais de fer secondaires. 2. Etudes des gîtes minéraux de la France. Imprimerie Nationale, Paris.
- Ceccaldi, H.J., 1994. Appareil digestif : anatomie et physiologie. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Tome 7, Crustacés, fascicule 1 morphologie, physiologie, reproduction, embryologie. Masson, Paris, pp. 487-527.
- Chantre, E., 1870. Notice historique sur la vie et les travaux de J.-J. Fournet. Imprimerie Storck, Lyon.
- Charbonnier, S., Vannier, J., Riou, B., 2007a. New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274, 2685-2691.
- Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J.-P., Hantzpergue, P., 2007b. The La Voulte Lagerstätte (Callovian): Evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 250 (4-5), 216-236.
- Charrel, V., 1994. L'occupation du sol sur le rivage rhôdanien et dans son arrière-pays entre l'Eyrieux et la Payre du 1<sup>er</sup> siècle avant J.-C. au Moyen-Age (Communes de La Voulte, Rompon, St-Julien-en-St-Alban, Le Pouzin, St-Symphorien-sur-Chomérac et Baix). Mémoire de Maîtrise, Université de Grenoble.
- Child, C.A., 1994. Antarctic and Subantarctic Pycnogonida 1, the family Ammotheidae. *Antarctic Research Series* 63, 1-48.
- Clark, A.M., Downey, M.E., 1992. Starfishes of the Atlantic. Chapman & Hall, London, New-York, Tokyo, Melbourne, Madras.
- Collin, P.-Y., 2000. Environnements, géochimie et processus de formation des séries condensées : du Bassin de Paris à des considérations générales. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université de Bourgogne.
- Company, J.B., Maiorano, P., Tselepides, A., Politou, C.-Y., Plaity, W., Rotllant, G., Sardà, F., 2004. Deep-sea decapod crustaceans in the western and central Mediterranean Sea: preliminary aspects of species distribution, biomass and population structure. *Scientia Marina* 68 (suppl. 3), 73-86.
- Conway, K.W., Krautter, M., Barrie, J.V., Neuweiler, M., 2001. Hexactinellid sponge reefs on the Canadian continental shelf a unique "living fossil". *Geoscience Canada* 28 (2), 71-78.
- Cordes, E.E., Carney, S.L., Hourdez, S., Carney, R.S., Brooks, J.M., Fisher, C.R., 2007. Cold seeps of the deep Gulf of Mexico: Community structure and biogeographic comparisons to Atlantic equatorial belt seep communities. *Deep-Sea Research I* 54, 637-653.
- Courville, P., Villier, L., 2003. L'Oxfordien moyen et supérieur de l'est du Bassin parisien (France). L'exemple de Latrency (Haute-Marne): aspects fauniques, paléoenvironnementaux et stratigraphiques. *Revue de Paléobiologie* 22 (1), 175-196.



- Cravo, A., Foster, P., Almeida, C., Company, R., Cosson, R.P., Bebianno, M.J., 2007. Metals in the shell of *Bathymodiolus azoricus* from a hydrothermal vent site on the Mid-Atlantic Ridge. *Environment International* 33, 609-615.
- Crônier, C., Courville, P., 2004. A rich and highly endemic decapod crustacean fauna from the Middle Jurassic of North-East France. *Palaeontology* 47 (4), 999-1014.
- Dalmas, J.B., 1859. Carte géologique de l'Ardèche à 1/160 000.
- David, J., Roux, M., Messing, C.G., Améziane, N., 2006. Revision of the pentacrinid stalked crinoids of the genus *Endoxocrinus* (Echinodermata, Crinoidea), with a study of environmental control of characters and its consequences for taxonomy. *Zootaxa* 1156, 1-50.
- Debrand-Passard, S., Courbouleix, S. (Eds.), 1984. Synthèse géologique du Sud-Est de la France, Atlas. *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 126 (2), Orléans.
- Debrand-Passard, S., Courbouleix, S., Lienhardt, M.-J. (Eds.), 1984. Synthèse géologique du Sud-Est de la France, Stratigraphie et Paléogéographie. *Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 125 (1), Orléans.
- Desbruyères, D., Almeida, A., Biscoito, M., Comtet, T., Khripounoff, A., Le Bris, N., Sarradin, P.M., Segonzac, M., 2000. A review of the distribution of hydrothermal vent communities along the Northern Mid Atlantic Ridge: Dispersal vs environmental controls. *Hydrobiologia* 440, 201-216.
- Desbruyères, D., Biscoito, M., Caprais, J.C., Colaço, A., Comtet, T., Crassous, P., Fouquet, Y., Khripounoff, A., Le Bris, N., Olu, K., Riso, R., Sarradin, P.M., Segonzac, M., Vangriesheim, A., 2001. Variations in deep-sea hydrothermal vent communities on the Mid-Atlantic ridge near the Azores plateau. *Deep-Sea Research I* 48, 1325-1346.
- Dietl, G., Mundlos, R., 1972. Ökologie und Biostratonomie von *Ophiopinna elegans* (Ophiuroidea) aus dem Unterjuras von La Voulte (Südfrankreich). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 8, 449-464.
- Dromart, G., Garcia, J.-P., Picard, S., Atrops, F., Lécuyer, C., Sheppard, S.M.F., 2003. Ice age at the Middle-Late Jurassic transition? *Earth and Planetary Science Letters* 213, 205-220.
- Dufrénoy, A., Elie de Beaumont, L., 1848. Explication de la carte géologique de la France, 2. Imprimerie nationale, Paris.
- Dumas, E., 1846. Notice sur la constitution géologique de la région supérieure ou cévennique du département du Gard. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3 (2), 566-625.
- Dumortier, E., 1871. Sur quelques gisements de l'Oxfordien inférieur de l'Ardèche. Savy, Paris.
- Dunlop, J.A., Arango, C.P., 2005. Pycnogonid affinities: a review. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43 (1), 8-21.
- Ebray, T., 1864. Stratigraphie des terrains jurassiques du département de l'Ardèche et en particulier des minerais de fer de La Voulte et Privas. *Bulletin de la Société Géologique de France* 21 (2), 363-382.
- Eldridge, J., Walsh, D., Scotese, C.R., 1996. Plate Tracker version 1.0, PALEOMAP Project. Department of Geology, University of Texas, Arlington, Texas.
- Elmi, S., 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 19 (1,2,3).
- Elmi, S., 1984. Marge occidentale du Bassin subalpin, bordure vivaro-cévenole. In: Debrand-Passard, S., Courbouleix, S. (Eds.), *Synthèse géologique du Sud-Est de la France, Stratigraphie et Paléogéographie. Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 125 (1), Orléans, pp. 166-170.
- Elmi, S., 1987. Cartes paléogéographiques, Trias supérieur (Formation bariolée d'Ucel) à Callovien moyen. In: BRGM (Ed.) *Subsidence et diagenèse de la marge ardéchoise du bassin du Sud-Est. Programme Géologie Profonde de la France*. 123. Orléans, pp. 25-55.
- Elmi, S., 1990a. Stages in the evolution of late Triassic and Jurassic carbonate platforms: the western margin of the Subalpine Basin (Ardèche, France). In: Tucker, M.E., Wilson, J.L., Crevello, P.D., Sarg, J.R., Read, J.F. (Eds.), *Carbonate Platforms, Facies, Sequences and Evolution*. 9. Blackwell Scientific Publications, pp. 109-144.
- Elmi, S., 1990b. Les applications géodynamiques de la stratigraphie : l'histoire triasico-jurassique de la marge vivaro-cévenole (France, Sud-Est). *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Journée Louis David (16 novembre 1988) (hors-série 9)*, 93-123.

- Elmi, S., Cassel, Y., Marchand, D., Dromart, G., 1993. Le Jurassique de la bordure vivaro-cévenole entre St-Ambroix et La Voulte-sur-Rhône. Excursion 1993 du Groupe Français d'Etude du Jurassique (GFEJ), Présentation générale. Université Lyon 1, 1-67.
- Elmi, S., Busnardo, R., Clavel, B., Camus, G., Kieffer, G., Bérard, P., Michaëly, B., 1996. Notice explicative, Carte géologique de la France (1/50 000), feuille Aubenas (865). Bureau de Recherches Géologiques et Minières, 1-170.
- Emsen, R.H., Young, C.M., 1994. Feeding mechanism of the brisingid starfish *Novodinia antillensis*. *Marine Biology* 118, 433-442.
- Enay, R., 1980. Paléobiogéographie et ammonites jurassiques : "rythmes fauniques" et variations du niveau marin ; voies d'échanges, migrations et domaines biogéographiques. Livre Jubilaire de la Société géologique de France, 1830-1980. Mémoire hors-série de la Société géologique de France 10, 261-281.
- Enay, R., Guiraud, R., Ricou, L.E., Mangold, C., Thierry, J., Cariou, E., Bellion, Y., Dercourt, J., 1993a. Callovian (162 to 158 Ma). In: Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (Eds.), Atlas Tethys palaeoenvironmental maps. Explanatory notes. Gauthier-Villars, Paris, pp. 81-95.
- Enay, R., Guiraud, R., Ricou, L.E., Mangold, C., Thierry, J., Cariou, E., Bellion, Y., Dercourt, J., 1993b. Callovian palaeoenvironments (162 to 158 Ma). In: Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (Eds.), Atlas Tethys palaeoenvironmental maps. Maps. BEICIP-FRANLAB, Rueil-Malmaison.
- Etter, W., 2002. La Voulte-sur-Rhône: exquisite cephalopod preservation. In: Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J.W., Tang, C.M. (Eds.), Exceptional fossil preservation, a unique view on the evolution of marine life. pp. 293-305.
- Eudes-Deslongchamps, E., 1859. Note sur les Brachiopodes du Callovien de La Voulte et autres localités du département de l'Ardèche. *Bulletin de la Société linnéenne de Normandie* 4, 1-10.
- Fanelli, E., Colloca, F., Ardizzone, G., 2007. Decapod crustacean assemblages off the West coast of central Italy (western Mediterranean). *Scientia Marina* 71 (1), 19-28.
- Fariña, A.C., Freire, J., E, G.-G., 1997. Megabenthic decapod crustacean assemblages on the Galician continental shelf and upper slope (north-west Spain). *Marine Biology* 127, 419-434.
- Feldman, H.R., Brett, C.E., 1998. Epi- and endobiotic organisms on Late Jurassic crinoid columns from the Negev Desert, Israel: implications for co-evolution. *Lethaia* 31 (1), 57-71.
- Finks, R., M., 2003. Functional morphology and adaptation. In: Kaesler, R.L. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera*. The Geological Society of America and the University of Kansas, pp. 211-222.
- Fischer, J.C., 2003. Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 89, 223-252.
- Fischer, J.C., Riou, B., 1982a. Le plus ancien Octopode connu (Cephalopoda, Dibranchiata) : *Proteroctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 295 (2), 277-280.
- Fischer, J.C., Riou, B., 1982b. Les Teuthoïdes (Cephalopoda, Dibranchiata) du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 68 (4), 295-325.
- Fischer, J.C., Riou, B., 2002. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp., vampyromorphe (Cephalopoda, Coleoidea) du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 88, 1-17.
- Forey, P.L., 1998. *History of the coelacanth fishes*. Chapman & Hall, London.
- Fournet, J., 1842-1865. Cours manuscrits de géologie et comptes-rendus d'excursions. 9 carnets non reliés.
- Fournet, J., 1843. Etudes sur le terrain jurassique et les minerais de fer de l'Ardèche. *Annales de la Société d'Agriculture, des Sciences de Lyon* 6 (1), 1-35.
- Fournet, J., 1861. Note sur les minerais de fer Jurassique. In: Fournet, J. (Ed.) *Géologie lyonnaise*. Imprimerie de Barret, Lyon, pp. 159-166.
- Frickhinger, K.A., 1994. *Die Fossilien von Solnhofen (The Fossils of Solnhofen)*. Goldschneck-Verlag, Korb.
- Fröhlich, F., Mayrat, A., Riou, B., Secrétan, S., 1992. Structures rétinienne phosphatisées dans l'oeil géant de *Dollocaris*, un crustacé fossile. *Annales de Paléontologie* 78 (4), 193-204.

- Fry, W.G., Hedgpeth, J.W., 1969. Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. Fauna of the Ross Sea, 7. Memoirs of the New Zealand Oceanographic Institute 79, 1-139.
- Fujita, T., Ohta, S., 1990. Size structure of dense populations of the brittle-star *Ophiura sarsii* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the bathyal zone around Japan. Marine Ecology Progress Series 64, 113-122.
- Gage, J.D., Tyler, P.A., 1991. Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gaillard, C., 1983. Les biohermes à Spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura méridional. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 90.
- Gaillard, C., Rolin, Y., 1986. Paléobiocénoses susceptibles d'être liées à des sources sous-marines en milieu sédimentaire. L'exemple des pseudobiohermes des Terres Noires et des tepee buttes de la Pierre Shale Formation (Colorado-U.S.A.). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 303 (16), 1503-1508.
- Gaillard, C., Rolin, Y., 1988. Relation entre tectonique synsédimentaire et pseudobiohermes (Oxfordien de Beauvoisin-Drôme-France). Un argument supplémentaire pour interpréter les pseudobiohermes comme formés au droit de sources sous-marines. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 307 (2), 1265-1270.
- Gaillard, C., Rio, M., Rolin, Y., Roux, M., 1992. Fossil chemosynthetic communities related to vents or seeps in sedimentary basins: the pseudobioherms of southeastern France compared to other world examples. Palaios 7 (4), 451-465.
- Gaillard, C., Bourseau, J.P., Boudeulle, M., Pailleret, P., Rio, M., Roux, M., 1985. Les pseudobiohermes de Beauvoisin (Drôme) : un site hydrothermal sur la marge téthysienne à l'Oxfordien ? Bulletin de la Société Géologique de France 1 (1), 69-78.
- Gaillard, C., Atrops, F., Marchand, D., Hanzo, M., Lathuilière, B., Bodeur, Y., Ruget, C., Nicollin, J.P., Werner, W., 1996. Description stratigraphique préliminaire des faisceaux alternants de l'Oxfordien moyen dans le bassin dauphinois (Sud-Est de la France). Géologie de la France 1, 17-24.
- Gaillard, C., Emmanuel, L., Hanzo, M., Lathuilière, B., Atrops, F., Bodeur, Y., Bouhamdi, A., Marchand, D., Enay, R., Ruget, C., Werner, W., 2004. Une séquence disséquée du bassin à la plateforme : l'épisode carbonaté de l'Oxfordien moyen dans le Sud-Est de la France. Bulletin de la Société Géologique de France 175 (2), 107-119.
- Gale, A.S., 1987. Phylogeny and classification of the Asteroidea (Echinodermata). Zoological Journal of the Linnean Society 89, 107-132.
- Galil, B.S., 2000. Crustacea Decapoda: review of the genera and species of the family Polychelidae Wood-Mason, 1874. In: Crosnier, A. (Ed.) Résultats des campagnes MUSORSTOM, volume 21. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 184, pp. 285-387.
- Gall, J.-C., Blot, J., 1980. Remarquables gisements fossilifères d'Europe occidentale (excursion 141 C). Géobios (Mémoire spécial 4), 113-175.
- Garassino, A., 1994. The macruran decapod crustaceans of the Upper Cretaceous of Lebanon. Paleologia Lombarda Nuova serie, Società Italiana di Scienze Naturali Museo Civico di Storia Naturale di Milano 3, 1-27.
- Garassino, A., Donovan, D.T., 2000. A new family of coleoids from the Lower Jurassic of Osteno, northern Italy. Palaeontology 43 (6), 1019-1038.
- Garassino, A., Schweigert, G., 2006. The Upper Jurassic Solnhofen decapod crustacean fauna: review of the types from old descriptions, Part 1. Infraorders Astacidea, Thalassinidea and Palinura. Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano 34 (1), 1-64.
- García, J.-P., Philippe, M., Gaumet, F., 1998. Fossil-wood in Middle-Upper Jurassic marine sedimentary cycles of France: relations with climate, sea-level dynamics, and carbonate-platform environments. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 141, 199-214.
- García, J., Hsin-ming, Y., Ohta, S., 2002. Distribution and bathymetric zonation of deep-sea brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) off the Japanese Pacific coast. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 82, 345-346.

- García Esteban, L., Guindeo Casasús, A., Peraza Oramas, C., de Palacios de Palacios, P., 2003. La madera y su anatomía, anomalías y defectos, estructura microscópica de coníferas y frondosas, identificación de maderas, descripción de especies y pared celular. Fundación Conde del Valle Salazar, Ediciones Mundi-Prensa, AiTiM, Madrid.
- Gayet, M., Belouze, A., Abi Saad, P., 2003. Les poissons fossiles (Liban, Mémoire du temps). Editions DésIris, Barcelone.
- de Gensanne, E., 1777. Histoire Naturelle de la Province de Languedoc, partie minéralogique et géoponique. Tome 3 (Diocèse du Vivarais). Rigaud, Pons et Campagne, Montpellier, pp. 175-227.
- Giot, P., Barféty, J.C., Contini, D., Dardeau, G., Elmi, S., P, L.S., Mangold, C., Mouterde, R., Thierry, J., 1984. Jurassique moyen, planche JM 4. In: Debrand-Passard, S., Courbouleix, S. (Eds.), Synthèse géologique du Sud-Est de la France. 126. Mémoire du Bureau de Recherches Géologiques et Minières.
- Giribet, G., Richter, S., Edgecombe, G.D., Wheeler, W.C., 2005. The position of crustaceans within Arthropoda—evidence from nine molecular loci and morphology. In: Koeneman, S., Jenner, R.A. (Eds.), Crustacea and Arthropod Relationships. Taylor & Francis, Boca Raton, FL, pp. 307–352.
- Glaessner, M.F., 1969. Decapoda. In: Moore, R.C. (Ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4 (2). The Geological Society of America and the University of Kansas, pp. 399-651.
- Glasby, G.P., Notsu, K., 2003. Submarine hydrothermal mineralization in the Okinawa Trough, SW of Japan: an overview. *Ore Geology Reviews* 23, 299-339.
- Goffredia, S.K., Paull, C.K., Fulton-Bennett, K., Hurtado, L.A., Vrijenhoek, R.C., 2004. Unusual benthic fauna associated with a whale fall in Monterey Canyon, California. *Deep Sea Research I* 51, 1295-1306.
- Goldfuss, A., 1826-1833. *Petrefacta Germaniae*. 1. Düsseldorf.
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Smith, A.G., 2004. A Geologic Time Scale 2004. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grassle, J.F., Sanders, H.L., Hessler, R.R., Rowe, G.T., McLellan, T., 1975. Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible "Alvin". *Deep-Sea Research* 22, 457-481.
- Greinert, J., Bollwerk, S.M., Derkachev, A., Bohrmann, G., Suess, E., 2002. Massive barite deposits and carbonate mineralization in the Derugin Basin, Sea of Okhotsk: precipitation processes at cold seep sites. *Earth and Planetary Science Letters* 203, 165-180.
- Gruner, H.E., 1994. Organes lumineux et luminescence. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Tome 7, Crustacés, fascicule 1 morphologie, physiologie, reproduction, embryologie. Masson, Paris, pp. 411-434.
- Gruner, L., 1845. Mémoire sur le gisement et la nature de quelques minerais de fer des environs de Privas et de La Voulte. *Annales des Mines* 7 (4), 347-378.
- Guégen, F., 1995. Sur les crustacés décapodes profonds de Guyane française (Atlantique centrale de l'Ouest). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (Sciences de La Vie)* 318, 1155-1165.
- Guégen, F., 1997. Etude biométrique de deux espèces de crevettes profondes exploitées en Guyane française. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (Sciences de La Vie)* 320, 899-908.
- Guégen, F., 1998a. Biologie de la crevette profonde *Solenocera acuminata* en Guyane française. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (Sciences de La Vie)* 321, 385-394.
- Guégen, F., 1998b. Biologie de la crevette profonde *Plesiopenaeus edwardsianus* en Guyane française. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (Sciences de La Vie)* 321, 757-770.
- Guégen, F., 2001. Notes sur la biologie de la crevette de profondeur *Aristeus antillensis* en Guyane française. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris (Sciences de La Vie)* 324, 689-700.
- Gwinner, M.P., 1976. Origin of the Upper Jurassic Limestones of the Swabian Alb (Southwest Germany). *Contributions to Sedimentology* 5, 1-75.
- Hafner, G.S., R.Tokarski, T., 2001. Retinal development in the lobster *Homarus americanus*. Comparison with compound eyes of insects and other crustaceans. *Cell and Tissue Research* 305 (1), 147-158.
- Hallam, A., 1993. Jurassic climates as inferred from the sedimentary and fossil record. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* 341, 287-293.

- Hallam, A., 2001. A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 167, 23-37.
- Hartig, T., 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Botanisch Zeitung* 6 (122-128).
- Hassanin, A., 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: Strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38, 100-116.
- Haude, R., 1980. Constructional morphology of the stems of Pentacrinidae, and mode of life of *Seirocrinus*. In: Jangoux, M. (Ed.) Proceedings of the European Colloquium on Echinoderms, Brussels, 3-8 September 1979. Balkema, pp. 17-23.
- Hauff, B., 1960. Das Holzmadenbuch. Ohringen, 136 p.
- Haug, E., 1906. Sur les dislocations de la bordure du Plateau Central, entre La Voulte et Les Vans (Ardèche). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 143 (19), 705-708.
- Haymon, R.M., Koski, R.A., Sinclair, C., 1984. Fossils of hydrothermal vent worms from Cretaceous sulfide ores of the Samail Ophiolite, Oman. *Science* 223, 1407-1409.
- Hedgpeth, J.W., 1978. A reappraisal of the Palaeopantopoda with description of a species from the Jurassic. *Zoological Journal of the Linnean Society* 63, 23-34.
- Heller, C., 1858. Über neue fossile Stelleriden. *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe* 28 (2), 155-170.
- Hess, H., 1960. Neubeschreibung von *Geocoma elegans* (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Eclogae geologicae Helvetiae* 53 (1), 335-385.
- Hess, H., 1972. Eine Echinodermen-Fauna aus dem mittleren Dogger des Aargauer Juras. *Schweizerische Paläontologische Abhandlung* 92, 1-87.
- Hess, H., 1974. Neue Funde des Seesterns *Terminaster cancriformis* (Quenstedt) aus Callovien und Oxford von England, Frankreich und Schweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae* 67 (3), 647-659.
- Hess, H., 1975. Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. *Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel* 8, 1-130.
- Hess, H., 1999. Recent. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 237-244.
- Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J., 1999. *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press.
- Holthuis, L.B., 1980. FAO species catalogue, Vol.1 - Shrimps and prawns of the world: an annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis* 125, 1-271.
- Holthuis, L.B., 1991. FAO species catalogue, Vol. 13 - Marine lobsters of the world: an annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. *FAO Fisheries Synopsis* 125, 1-292.
- Hugot, A., 2000. Modélisation des écoulements gravitaires catastrophiques par une approche objet dynamique : érosion-transport-dépôt. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université Paris 6.
- Hrischeva, E., Scott, S.D., 2007. Geochemistry and morphology of metalliferous sediments and oxyhydroxides from the Endeavour segment, Juan de Fuca Ridge. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 71, 3476-3497.
- Icely, J.D., Nott, J.A., 1992. Digestion and absorption: digestive system and associated organs. In: Harrison, F.W., Humes, A.G. (Eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Decapod Crustacea*. 10. Wiley-Liss, Inc, New York, pp. 147-201.
- Jacquin, T., de Graciansky, P.-C., 1998. Major transgressive/regressive cycles: the stratigraphic signature of European basin development. In: de Graciansky, P.-C., Hardenbol, J., Jacquin, T., Vail, P.R. (Eds.), *Mesozoic and Cenozoic sequence stratigraphy of European basins*. Special publication, 60. Society of Economic Paleontology and Mineralogy (Society for Sedimentary Geology), pp. 15-29.
- Jaekel, O., 1891. Ueber Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 43 (3), 553-670.
- Jaekel, O., 1907. Ueber die Körperform der Holopocriniden. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Festband*, 272-309.

- Jager, M., Muriene, J., Clabaut, C., Deutsch, J., Le Guyader, H., Manuel, M., 2006. Homology of arthropod anterior appendages revealed by Hox gene expression in a sea spider. *Nature* 441, 506-508.
- Janussen, D., Tabachnick, K.R., Tendal, O.S., 2004. Deep-sea Hexactinellida (Porifera) of the Weddell Sea. *Deep-Sea Research Part 2: Topical Studies in Oceanography* 51 (14-16), 1857-1882.
- Jianbin, Z., Zhimin, C., Wei, A., 2007. Mineral Components, Texture, and Forming Conditions of Hydrothermal Chimney on the East Pacific Rise at 9°-10°N. *Journal of China University of Geosciences* 18 (2), 128-134.
- Kapiris, K., 2004. Feeding ecology of *Parapenaeus longirostris* (Lucas, 1846) (Decapoda: Penaeidae) from the Ionian Sea (Central and eastern Mediterranean Sea). *Scientia Marina* 68 (2), 247-256.
- Kluessendorf, J., Doyle, P., 2000. *Pohlsepia mazonensis*, an early "Octopus" from the Carboniferous of Illinois, USA. *Palaeontology* 43 (5), 919-926.
- Krautter, M., Conway, K.W., Barrie, J.V., Neuweiler, M., 2001. Discovery of a "living dinosaur": globally unique modern hexactinellid sponge reefs off British Columbia, Canada. *Facies* 24, 265-282.
- Kuhn-Schnyder, E., 1960. Ein Schädelfragment von *Metriorhynchus* aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Eclogae geologicae Helvetiae* 53 (2), 793-807.
- Kump, L.R., Seyfried Jr, W.E., 2005. Hydrothermal Fe fluxes during the Precambrian: Effect of low oceanic sulfate concentrations and low hydrostatic pressure on the composition of black smokers. *Earth and Planetary Science Letters* 235, 654-662.
- Lagneau-Hérenger, L., 1951. Sur les gisements à spongiaires siliceux du Jurassique supérieur français. *Bulletin de la Société Géologique de France* 1 (1, 2, 3), 67-74.
- Lambert, B., Roux, M. (coord.), 1991. L'environnement carbonaté bathyal en Nouvelle-Calédonie (Programme Envimarges). *Documents et Travaux de l'Institut Albert-de-Lapparent* 15, 1-213.
- Land, M.F., 1981. Optics of the eyes of *Phronima* and other deep-sea amphipods. *Journal of Comparative Physiology* 145, 209-226.
- Lange, S., Hof, C.H.J., Schram, F.R., Steeman, F.A., 2001. New genus and species from the Cretaceous of Lebanon links the Thylacocephala to the Crustacea. *Palaeontology* 44 (5), 905-912.
- Ledoux, C., 1868a. Etude sur les terrains triasique et jurassique et les gisements de minerai de fer du département de l'Ardèche. Savy, Paris.
- Ledoux, C., 1868b. Carte géologique pour servir à l'étude des gisements de minerai de fer du département de l'Ardèche à 1/40 000.
- Lemoigne, Y., 1968. Caractères histologiques du bois secondaire du *Brachyphyllum desnoyersii* (Brongniart) de Saporta. *Annales de la Société géologique du Nord* 88 (4), 159-161.
- Leys, S.P., Lauzon, N.R.J., 1998. Hexactinellid sponge ecology: growth rates and seasonality in deep water sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 230, 111-129.
- Lissajous, M., 1920. A propos du niveau à Spongiaires de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Bulletin de la Société Géologique de France* 20 (4), 9-12.
- Lorenson, T.D., Kvenvolden, K.A., Hostettler, F.D., Rosenbauer, R.J., Orange, D.L., Martin, J.B., 2002. Hydrocarbon geochemistry of cold seeps in the Monterey Bay National Marine Sanctuary. *Marine Geology* 181 (1-3), 285-304.
- de Loriol, P., 1877-1879. Monographie des crinoïdes fossiles de la Suisse. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* 4-6, 1-300.
- de Loriol, P., 1882-1884. Crinoïdes. *Paléontologie française ou description des fossiles de la France, animaux invertébrés, terrain jurassique* 11 (1).
- de Loriol, P., 1884-1889. Crinoïdes. *Paléontologie française ou description des fossiles de la France, animaux invertébrés, terrain jurassique* 11 (2).
- Lory, C., 1854. Compte rendu de l'excursion de La Voulte. Réunion extraordinaire de la Société géologique de France à Valence, Séance du 6 septembre 1854. *Bulletin de la Société Géologique de France* 11 (2), 736-746.
- Ludwig, H., 1910. Notomyota, eine neue Ordnung des seesterne. *Sitzungsberichte der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften* 23, 435-466.
- Macurda Jr., D.B., Meyer, D.L., 1974. Feeding posture of modern stalked crinoids. *Nature* 247, 394-396.

- Macurda Jr., D.B., Meyer, D.L., 1976. The identification and interpretation of stalked crinoids (Echinodermata) from deep-water photographs. *Bulletin of Marine Science* 26 (2), 205-215.
- Mah, C.L., 2003. *Astrosarkus idipi*, a new Indo-Pacific genus and species of Oreasteridae (Valvatida: Asteroidea) displaying extreme endoskeletal reduction. *Bulletin of Marine Science* 73 (3), 685-698.
- Mah, C.L., 2007. Phylogeny of the Zoroasteridae (Zorocallina; Forcipulatida): evolutionary events in deep-sea Asteroidea displaying Palaeozoic features. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150, 177-210.
- de Malbos, J., 1846. Observations sur les formations géologiques du Vivarais. *Bulletin de la Société Géologique de France* 3 (2), 631-643.
- Mangold, C., Elmi, S., 1966. *Flabellisphinctes* et *Choffatia* (Ammonitina) du Callovien moyen de l'Ardèche. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon N.S.* 13, 183-204.
- Mangold, K., Bidder, A.M., 1989a. Flottabilité et locomotion. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie, Tome 5, Céphalopodes. 4.* Masson, Paris, pp. 71-120.
- Mangold, K., Bidder, A.M., 1989b. L'appareil digestif et la digestion. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie, Tome 5, Céphalopodes. 4.* Masson, Paris, pp. 321-373.
- Mangold, K., Portmann, A., 1989. Systématique. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie, Tome 5, Céphalopodes. 4.* Masson, Paris, pp. 643-713.
- Manni, R., Nicosia, U., 1996. A history of cyrtocrinid evolution. *Palaeopelagos* 6, 3-17.
- Manni, R., Nicosia, U., Riou, B., 1985. *Rhodanometra lorioli* n. gen n. sp and the other Callovian crinoids from La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Geologica Romana* 24, 87-100.
- Manuel, M., Jager, M., Murienne, J., Clabaut, C., Le Guyader, H., 2006. Hox genes in sea spiders (Pycnogonida) and the homology of arthropod head segments. *Developmental Genes Evolution* 216 (7-8), 481-491.
- Martin, R.E., 1999. *Taphonomy, a process approach* (Cambridge Paleobiology Series 4). Cambridge University Press, Cambridge.
- Maxmen, A., Browne, W.E., Martindale, M.Q., Giribet, G., 2006. Neuroanatomy of sea spiders implies an appendicular origin of the protocerebral segment. *Nature* 437, 1144-1148.
- Maynou, F., Conan, G.Y., Cartes, J.E., Company, J.B., Sardà, F., 1996. Spatial structure and seasonality of decapod crustacean populations on the northwestern Mediterranean slope. *Limnology Oceanography* 41 (1), 113-125.
- Mayrat, A., 1994. Appareil circulatoire. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, Tome 7, Crustacés, fascicule 1 morphologie, physiologie, reproduction, embryologie.* Masson, Paris, pp. 435-485.
- Melch, D., 1992. Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum, Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen E2*, 1-164.
- Messing, C.G., 1985. Submersible observations of deep-water crinoid assemblages in the tropical western Atlantic Ocean. In: Keegan, B.F., O'Connor, B.D.S. (Eds.), *Echinodermata-Proceedings of the 5th international echinoderm conference, Galway, 24-29 September 1984.* Balkema, Rotterdam, pp. 185-193.
- Metaxas, A., Giffin, B., 2004. Dense beds of the ophiuroid *Ophiacantha abyssicola* on the continental slope off Nova Scotia, Canada. *Deep-Sea Research* 51 (1), 1307-1317.
- Mikulic, D.G., Briggs, D.E.G., Kluessendorf, J., 1985. A new exceptionally preserved biota from the Lower Silurian of Wisconsin, U.S.A. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London B* 311, 75-85.
- Minic, Z., Serre, V., Hervé, G., 2006. Adaptation des organismes aux conditions extrêmes des sources hydrothermales marines profondes. *Comptes Rendus Biologies* 329, 527-540.
- Mock, S.E., Palmer, T.J., 1991. Preservation of siliceous sponges in the Jurassic of southern England and northern France. *Journal of the Geological Society* 148, 681-689.
- Moret, L., 1926. Note préliminaire sur les Spongiaires jurassiques de La Voulte (Ardèche) et de Trept (Isère). *Bulletin mensuel de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences, Lyon*, 291-293.

- Moret, L., 1928. Les Spongiaires siliceux du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. 11 (13). pp. 123-140.
- Munier-Chalmas, M., 1894. Etude sur les terrains jurassiques : les environs de Valence et de La Voulte. Bulletin des services de la carte géologique de la France et des topographies souterraines 6 (38), 85-88.
- Munilla, T., 1999. Evolucion y filogenia de los picnogonidos. In: Melic, A., De Haro, J.J., Méndez, M., Ribera, I. (Eds.), Evolucion y filogenia de Arthropoda. Sociedad Entomologica Aragonesa (SEA), Zaragoza, pp. 273-279.
- Munilla, T., 2001. A new species of *Ammothea* (Pycnogonida) and others pycnogonids from Livingston Island and surrounding waters (South Shetland Islands, Antarctica). Antarctic Science 13, 144-149.
- Naehr, T.H., Eichhubl, P., Orphan, V.J., Hovland, M., Paull, C.K., III, W.U., Lorenson, T.D., Greene, H.G., 2007. Authigenic carbonate formation at hydrocarbon seeps in continental margin sediments: A comparative study. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography 54 (11-13), 1268-1291.
- Odin, G.S., Odin, C., 1990. Echelle numérique des temps géologiques. Géochronique 35, 12-21.
- Olivier, N., 2004. Microbialites dans les bioconstructions du Jurassique : morphologies, rôles édificateurs et significations paléoenvironnementales. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université Lyon 1.
- Olivier, N., Pittet, B., Mattioli, E., 2004. Palaeoenvironmental control on sponge-microbialite reefs and contemporaneous deep-shelf marl-limestone deposition (Late Oxfordian, southern Germany). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 212 (3-4), 233-263.
- Oppel, A., 1865. Geognostische in dem Ardèche Département. In: Oppel, A. (Ed.) Palaeontologische Mittheilungen (1863-1865), 2. pp. 305-322.
- Oppel, A., 1872. Etudes géognostiques sur le département de l'Ardèche (traduction par A. Parran de Oppel, A., 1865. Geognostische Studien in dem Ardèche Département. Palaeontologische Mittheilungen 1 (5), 305-322.). Bulletin de la Société géologique d'Alais, 1-23.
- d'Orbigny, A., 1850. Paléontologie française (1842-1851), Description des Mollusques et Rayonnés fossiles, Terrains Jurassiques (Céphalopodes). 1. Masson, Paris, pp. 608.
- Oschmann, W., 1993. Environmental oxygen fluctuations and the adaptive response of marine organisms. Journal of the Geological Society, London 150, 187-191.
- Oschmann, W., 1994. Adaptative pathways of benthic organisms in marine oxygen-controlled environments. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen 191 (3), 393-444.
- Page, K., Doyle, P., 1991. Other cephalopods. In: Martill, D.M., Hudson, J.D. (Eds.), Fossils of the Oxford Clay. The Palaeontological Association, London, pp. 144-162.
- Papaconstantinou, C., Kapiris, K., 2003. The biology of the giant red shrimp (*Aristaeomorpha foliacea*) at an unexploited fishing ground in the Greek Ionian Sea. Fisheries Research 62, 37-51.
- Peckmann, J., Thiel, V., Michaelis, W., Clari, P., Gaillard, C., Martire, L., Reitner, J., 1999. Cold seep deposits of Beauvoisin (Oxfordian; southeastern France) and Marmorito (Miocene; northern Italy): microbially authigenic carbonates. International Journal of Earth Sciences 88, 60-75.
- Pérès, J.M., 1972. Observations effectuées dans les parages de Madère au cours de deux plongées au bathyscaphe "Archimède". Centre National pour l'Exploration des Océans 3, 27-41.
- Pérès, J.M., 1985. History of the Mediterranean biota and the colonization of the depths. In: Margalef, R. (Ed.) Western Mediterranean. Pergamon Press, Oxford, pp. 198-232.
- Pérez Farfante, I., 1988. Illustrated key to Penaeoid shrimps of commerce in the Americas. NOAA, Technical Report NMFS 64, 1-32.
- Perrier, E., 1884. Mémoire sur les étoiles de mer recueillies dans la mer des Antilles et du Golf du Mexique. Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle 6, 127-276.
- Perrier, V., Vannier, J., Racheboeuf, P.R., Charbonnier, S., Chabard, D., Sotty, D., 2006. Syncarid crustaceans from the Montceau Lagerstätte (Upper Carboniferous; France). Palaeontology 49 (3), 647-672.
- Petitclerc, P., 1926. Note sur la présence du *Nautilus julii* BAUGIER, dans le Bathonien des environs de Belfort ; suivie de la description d'espèces nouvelles ou intéressantes du Callovien des Deux-



- Sèvres, de Maine-et-Loire, de l'Ardèche, etc ; et enfin de l'énumération de certaines Ammonites rares ou peu connues du Crétacé des Basses-Alpes. Imprimerie Marcel Bon, Vesoul.
- Philippe, M., 1991. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université Claude Bernard Lyon 1.
- Philippe, M., 1995. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (NE-France). *Palaeontographica (Abteilung B)* 236 (1-3), 45-103.
- Philippe, M., Boudier, P., Delpech, R., 2007. Bois fossiles du Callovien de l'Orne. *Symbioses* 18.
- Pickford, G.E., 1940. The Vampyromorpha, living-fossil Cephalopoda. *Transactions of the New York Academy of Sciences* 2 (7), 169-181.
- Pinna, G., Arduini, P., Pesarini, C., Teruzzi, G., 1982. Thylacocephala : una nuova classe di crostacei fossili. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 123, 469-482.
- Pinna, G., Arduini, P., Pesarini, C., Teruzzi, G., 1985. Some controversial aspects of the morphology and anatomy of *Ostenocaris cypriformis* (Crustacea, Thylacocephala). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76, 373-379.
- Pisera, A., 1997. Upper Jurassic siliceous sponges from the Swabian Alb: taxonomy and paleoecology. *Palaeontologia Polonica* 57, 1-216.
- Pisera, A., Dzik, J., 1979. Tithonian crinoids from Rogoznik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. *Eclogae geologicae Helvetiae* 72 (3), 805-849.
- Polz, H., 1992. Zur Lebensweise der Thylacocephala (?Crustacea), Eine Darstellung von Rekonstruktionsversuchen. *Archaeopteryx* 10, 1-12.
- Poschmann, M., Dunlop, J.A., 2006. A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology* 49 (5), 983-989.
- Quenstedt, F.A., 1874-1876. *Petrefactenkunde Deutschlands, Echinodermen (Asteriden und Encriniden)*. Fues's Verlag, Leipzig.
- Quetglas, A., Carbonell, A., Sánchez, P., 2000. Demersal continental shelf and upper slope cephalopod assemblages from the Balearic sea (North-Western Mediterranean). *Biological aspects of some deep-sea species. Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50, 739-749.
- Ragonese, S., Bertolino, F., Bianchini, M.L., 1997. Biometric relationships of the red shrimp, *Aristaeomorpha foliacea* Risso 1827, in the Strait of Sicily (Mediterranean Sea). *Scientia Marina* 61 (3), 367-377.
- Rasmussen, H.W., 1961. A monograph on the Cretaceous crinoida. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab* 12 (1), 1-428.
- Rasmussen, H.W., 1977. Function and attachment of the stem in Isocrinidae and Pentacrinidae: review and interpretation. *Lethaia* 10, 51-57.
- Rasmussen, H.W., 1978. Articulata. In: Moore, R.C., Teichert, C. (Eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T Echinodermata* 2 (3). The Geological Society of America and the University of Kansas, pp. 813-1027.
- Razin, P., Bonijoly, D., Le Strat, P., Courel, L., Poli, E., Dromart, G., Elmi, S., 1996. Stratigraphic record of the structural evolution of the western extensional margin of the Subalpine Basin during the Triassic and Jurassic, Ardèche, France. *Marine and Petroleum Geology* 13 (6), 625-652.
- Rees, P.M., Ziegler, A.M., Valdes, P.J., 2000. Jurassic phytogeography and climates: New data and model comparisons. In: Huber, B.T., Macleod, K.G., Wing, S.L. (Eds.), *Warm Climates in Earth History*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 297-318.
- Reid, R.E.H., 2004a. Mesozoic and Cenozoic hexactinellid sponges: Lyssacinosa and Hexactinosa. In: Kaesler, R.L. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera. 3. The Geological Society of America and the University of Kansas*, pp. 449-511.
- Reid, R.E.H., 2004b. Mesozoic and Cenozoic hexactinellid sponges: Lychniscosa and order uncertain. In: Kaesler, R.L. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera. 3. The Geological Society of America and the University of Kansas*, pp. 513-556.
- Reid, R.E.H., 2004c. Mesozoic and Cenozoic desmosponges: Rhizomorina and suborder uncertain. In: Kaesler, R.L. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera. The Geological Society of America and the University of Kansas*, pp. 275-317.

- Richer de Forges, B., Laboute, P., 1989. La campagne MUSORSTOM 6 sur la ride des Iles Loyauté (N.O. "Alis" du 12 au 26 février 1989). Rapports scientifiques et techniques ORSTOM Nouméa, Sciences de la Mer, Biologie marine 51, 1-38.
- Richer de Forges, B., Grandperrin, R., Laboute, P., 1986. La campagne Chacal II sur les guyots de la ride de Norfolk (N.O. "Coriolis", 26 octobre-1er novembre 1986). Rapports scientifiques et techniques ORSTOM Nouméa, Sciences de la Mer, Biologie marine 42, 1-41.
- Ricou, L.E., 1996. The plate tectonic history of the past Tethys ocean. In: M, N.A.E., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Dercourt, J. (Eds.), The ocean basins and margins. 8. Plenum Press, New York, pp. 3-70.
- Robinson, B.H., Reisenbichler, K.R., Hunt, J.C., Haddock, S.D., 2003. Light Production by the Arm Tips of the Deep-Sea Cephalopod *Vampyroteuthis infernalis*. Biology Bulletin (Marine Biological Laboratory) 205, 102-109.
- Rolfe, W.D.I., 1985. Form and function in Thylacocephala, Conchyliocarida and Concavicularia (?Crustacea): a problem of interpretation. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 76, 391-399.
- Rolin, Y., 1987. Gisements fossilifères liés à des sources sous-marines dans le bassin des Terres Noires - Le site oxfordien de Beauvoisin (Drôme, Chaînes subalpines méridionales), comparaisons avec les sites océaniques actuels. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université Claude Bernard Lyon 1.
- Rolin, Y., Gaillard, C., Roux, M., 1990. Ecologie des pseudobiohermes des Terres Noires jurassiques liés à des paléo-sources sous-marines. Le site oxfordien de Beauvoisin (Drôme, Bassin du Sud-Est, France). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 80, 79-105.
- Roman, F., 1928. Callovien inférieur, 1- Horizon à nodules de crustacés et poissons. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. 11 (13). pp. 105-115.
- Roman, F., 1929a. Livret-guide des excursions de la Société géologique et minéralogique de Bretagne dans la vallée du Rhône et l'Ardèche. Imprimerie Bosc Frères et Riou, Lyon.
- Roman, F., 1929b. Etude des terrains jurassiques et crétacés de l'Ardèche et des terrains quaternaires des environs de Valence. Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne 10, 13-42.
- Roman, F., 1930. Faune du minerai de fer, zone à *Reineckeia anceps* supérieure et *Peltoceras athleta* et base de la zone à *Quenstedticeras lamberti*. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. 11 (14). Lyon, pp. 167-197.
- Roman, F., 1934. Gustave Sayn (1862-1933). Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon (Hors série), (Extrait du Bulletin de la Société d'Archéologie et de Statistique de la Drôme).
- Roman, F., 1935. Itinéraire suivi par l'excursion de la "Geologist Association" à Lyon et dans la vallée du Rhône. Imprimerie Bosc Frères et Riou, Lyon.
- Roman, F., 1936a. Easter field meeting, 1936. The Rhône valley. Proceedings of the Geologists' Association 47 (3), 183-196.
- Roman, F., 1936b. Geology of the Rhône valley (Lyons-Crussol). Proceedings of the Geologists' Association 47 (2), 153-183.
- Roman, F., 1950. Le Bas-Vivarais. Actualités scientifiques et industrielles 1090 (6).
- Roman, F., Longchambon, H., Viret, J., 1937. Excursion géologique interuniversitaire à Lyon, dans la Drôme et dans l'Ardèche. Imprimerie Bosc Frères et Riou, Lyon.
- Rona, P.A., Klinkhammer, G., Nelsen, T.A., Trefry, J.H., Elderfield, H., 1986. Black smokers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic Ridge. Nature 321, 33-37.
- Roux, M., 1978. Ontogénèse et évolution des Crinoïdes pédonculés depuis le Trias, implications océanographiques. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Université de Paris.
- Roux, M., 1994. The CALSUB cruise on the bathyal slopes of New Caledonia. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 161, 9-47.
- Roux, M., Cahuzac, B., Sztrákos, K., 2006. Les paléoenvironnements éocènes à crinoïdes pédonculés des marnes de Miretrain (Angoumé, SW France) : interprétations paléobathymétriques. Comptes Rendus Géosciences, Paris 338 (1), 262-271.

- Roux, M., Bourseau, J.-P., Bas, T., Dumont, T., de Graciansky, P.-C., Lemoine, M., Rudkiewicz, J.-L., 1988. Bathymetric evolution of the Tethyan margin in the western Alps (data from stalked crinoids): a reappraisal of eustatism problems during the Jurassic. *Bulletin de la Société Géologique de France* 4 (4), 633-641.
- Roux, M., Bouchet, P., Bourseau, J.P., Gaillard, C., Grandperrin, R., Guille, A., Laurin, B., Monniot, C., Richer de Forges, B., Rio, M., Segonzac, M., Vacelet, J., Zibrowius, H., 1991a. L'étage du benthos bathyal observé à l'aide de la soucoupe Cyana. In: Lambert, B., Roux, M. (Eds.), *L'environnement carbonaré bathyal en Nouvelle-Calédonie (Programme Envimarges)*. Documents et Travaux, vol. 15. IGAL. Paris, pp. 151-165.
- Roux, M., Bouchet, P., Bourseau, J.P., Gaillard, C., Grandperrin, R., Guille, A., Laurin, B., Monniot, C., Richer de Forges, B., Rio, M., Segonzac, M., Vacelet, J., Zibrowius, H., 1991b. L'environnement bathyal au large de la Nouvelle-Calédonie : résultats préliminaires de la campagne CALSUB et conséquences paléocéologiques. *Bulletin de la Société Géologique de France* 162 (4), 675-685.
- Sahling, H., Galkin, S.V., Salyuk, A., Greinert, J., Foerstel, H., Piepenburg, D., Suess, E., 2003. Depth-related structure and ecological significance of cold-seep communities - a case study from the Sea of Okhotsk. *Deep-Sea Research* 1 50, 1391-1409.
- de Saint-Fond, F., 1778. Recherche sur les volcans éteints du Vivarais et du Velay. Grenoble et Paris.
- Sara, M., Vacelet, J., 1973. Ecologie des Démosponges. In: Grassé, P.P. (Ed.) *Traité de Zoologie*. 3. Masson, Paris, pp. 462-576.
- Sardà, F., D'Onghia, G., Politou, C.-Y., Company, J.B., Maiorano, P., Kaporis, K., 2004. Deep-sea distribution and ecological aspects of *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) in the western and central Mediterranean Sea. *Scientia Marina* 68 (suppl. 3), 117-127.
- Sars, M., 1868. Mémoire pour servir à la Connaissance des Crinoïdes vivants. Christiania, Brögger et Christie.
- Savoie, B., 2005. Des avalanches sous la mer. *Pour la Science* 333, 36-43.
- Sayn, G., 1928. Stratigraphie. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône*. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. 11 (13). pp. 17-49.
- Sayn, G., Roman, F., 1928. *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône*. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 11 (13).
- Sayn, G., Roman, F., 1930. *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône*. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 11 (14).
- Schram, F.R., 1990. On Mazon Creek Thylacocephala. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 3, 1-16.
- Schram, F.R., Hedgpeth, J.W., 1978. Locomotory mechanisms in Antarctic pycnogonids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 63, 145-170.
- Schram, F.R., Hof, C.H.J., 1998. Fossils and the interrelationships of major crustacean groups. In: Edgecombe, G.D. (Ed.) *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York, pp. 233-302.
- Schram, F.R., Hof, C.H.J., Steeman, F.A., 1999. Thylacocephala (Arthropoda: Crustacea?) from the Cretaceous of Lebanon and implications for thylacocephalan systematics. *Palaeontology* 42, 769-797.
- Schweigert, G., Garassino, A., Riou, B., 2006. First record of *Stenochirus* Oppel, 1861 (Crustacea: Decapoda: Stenochiridae) from the Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhône. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2, 65-77.
- Scotese, C.R., 2001a. Atlas of Earth History, volume 1. Arlington, Texas.
- Scotese, C.R., 2001b. Computer animation "Breakup of Pangea, Seafloor spreading in the Atlantic, Indian and Pacific Oceans". Digital Paleogeographic Map Archive on CD-ROM, PALEOMAP Project, Arlington, Texas.
- Secrétan, S., 1983. Une nouvelle classe fossile dans la super-classe des Crustacés : Conchyliocarida. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 296 (2), 741-743.

- Secrétan, S., 1985. Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationship to Malacostraca and postulated behaviour. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76, 381-389.
- Secrétan, S., Riou, B., 1983. Un groupe énigmatique de crustacés, ses représentants du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie* 69 (2), 59-97.
- Secrétan, S., Riou, B., 1986. Les Mysidacés (Crustacea, Peracarida) du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie* 72 (4), 295-323.
- Segonzac, M., 1992. Les peuplements associés à l'hydrothermalisme océanique du Snake Pit (dorsale médio-Atlantique, 23°N. 3480 m) : composition et microdistribution de la mégafaune. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 314, 593-600.
- Segonzac, M., de Saint-Laurent, M., Casanova, B., 1993. L'énigme du comportement trophique des crevettes alvinocaridae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-Atlantique. *Cahiers de Biologie Marine* 34, 535-571.
- Seibel, B.A., Chausson, F., Lallier, F.H., Zal, F., Childress, J.J., 1999. Vampire blood: respiratory physiology of the vampire squid (Cephalopoda: Vampyromorpha) in relation to the oxygen minimum layer. *Experimental Biology Online (EBO)* 4 (1), 1-10.
- Seilacher, A., Drozdowski, G., Haude, R., 1968. Form and function of the stem in a pseudoplanktonic crinoid (*Seirocrinus*). *Palaeontology* 11, 275-282.
- Shank, T.M., Fornari, D.J., Damm, K.L.V., Lilley, M.D., Haymon, R.M., Lutz, R.A., 1998. Temporal and spatial patterns of biological community development at nascent deep-sea hydrothermal vents (9°50'N, East Pacific Rise). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 45 (1-3), 465-515.
- Sibuet, M., Olu, K., 1998. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 45 (1-3), 517-567.
- Simms, M.J., 1986. Contrasting lifestyles in Lower Jurassic crinoids: a comparison of benthic and pseudopelagic Isocrinida. *Palaeontology* 29, 475-493.
- Siveter, D.J., Sutton, M.D., Briggs, D.E.G., Siveter, D.J., 2004. A Silurian sea spider. *Nature* 431, 978-980.
- Smith, C.R., 1985. Food for the deep sea: utilization, dispersal, and flux of nekton falls at the Santa Catalina Basin floor. *Deep-Sea Research* 32, 417-442.
- Stöhr, S., Segonzac, M., 2005. Deep-sea ophiuroids (Echinodermata) from reducing and non-reducing environments in the North Atlantic Ocean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 85, 383-402.
- Suess, E., Carson, B., Ritger, S.D., Moore, J.C., Jones, M.L., Kulm, L.D., Cochrane, G.R., 1985. Biological communities at vent sites along the subduction zone off Oregon. *Bulletin of the Biological Society of Washington* 6, 475-484.
- Summers, A.C., Nybakken, J., 2000. Brittle star distribution patterns and population densities on the continental slope off central California (Echinodermata: Ophiuroidea). *Deep-Sea Research* 47 (2), 1107-1137.
- Sutton, M.D., Briggs, D.E.G., Siveter, D.J., Siveter, D.J., Orr, P.J., 2002. The arthropod *Offacolus kingi* (Chelicerata) from the Silurian of Herefordshire, England: computer based morphological reconstructions and phylogenetic affinities. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269, 1195-1203.
- Swofford, D. L. 1998 PAUP\* Phylogenetic analysis using parsimony and Other Methods. Version 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates.
- Tabachnick, K.R., 1991. Adaptation of the Hexactinellid sponges to deep-sea life. In: Reitner, J., Keupp, H. (Eds.), *Fossil and recent sponges*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Berlin, pp. 378-386.
- Tabachnick, K.R., Reiswig, H., 2002. Dictionary of Hexactinellida. In: Hooper, J.N.A., Van Soest, R.W.M. (Eds.), *Systema Porifera: a guide to classification of Sponges*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 1224-1229.
- Thierry, J., 2000. Middle Callovian (157-155 Ma). In: Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, E., Biju-Duval, B., Brunet, M.F., Cadet, J.P., Crasquin, S., Sandulescu, M. (Eds.), *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical maps, Explanatory notes* (Crasquin, S. coord.). Commission for the Geological Map of the World, Paris, pp. 71-83.

- Thierry, J., Cariou, E., Elmi, S., Mangold, C., Marchand, D., Rioult, M., 1997. Callovien. In: Cariou, E., Hantzpergue, P. (Eds.), Groupe Français d'Etude du Jurassique, Biostratigraphie du Jurassique ouest-européen et méditerranéen : zonations parallèles et distribution des invertébrés et microfossiles. Bulletin du Centre de Recherche Elf Exploration Production, Mémoire 17, pp. 63-78.
- Thiéry, P., 1919. Sur les écailles ou nappes de charriages de la région d'Alais (Gard). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris 169, 143-144.
- Thiéry, P., Lambert, J., Collignon, M., 1928. Note sur quelques Echinides de la région de La Voulte. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. 11 (13). pp. 81-103.
- Thiollière, V., 1847. Note sur les terrains jurassiques de la partie méridionale du bassin du Rhône. Bulletin de la Société Géologique de France 5 (2), 31-39.
- Thoral, M., 1944. Albert-Frédéric Roman (1871-1943), Professeur honoraire de la Faculté des Sciences de Lyon. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon (Hors-série), (Extrait des Annales de l'Université de Lyon).
- Toucas, A., 1888. Note sur le Jurassique supérieur et le Crétacé inférieur de la vallée du Rhône. Bulletin de la Société Géologique de France 16 (3), 903-927.
- Trammer, J., 1983. The relation of the morphological type of a sponge to water turbulence. Speculation in Science and Technology 6, 143-146.
- Tyler, P.A., 1980. Deep-sea ophiuroids. Oceanography and Marine Biology Annual Review 18, 125-153.
- Vacelet, J., 1969. Eponges de la Roche du Large et de l'étage bathyal de Méditerranée (récoltes de la soucoupe plongeante Cousteau et dragages). Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 59 (A), 145-219.
- Vacelet, J., 1979. La place des Spongiaires dans les systèmes trophiques marins. In: Lévi, C., Boury-Esnault, N. (Eds.), Biologie des Spongiaires (Sponge Biology). Colloques internationaux du CNRS, 291. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, pp. 259-270.
- Valette, A., 1928. Note sur les Ophiurides du Callovien inférieur de La Voulte (Ardèche). In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. 11 (13). pp. 67-79.
- Valette, A., 1929. Note sur quelques stellérides jurassiques du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 13 (16), 1-49.
- Vannier, J., Chen, J.-Y., 2000. The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda). Lethaia 33, 295-311.
- Vannier, J., Chen, J.-Y., Huang, D.-Y., Charbonnier, S., Wang, X.-Q., 2006. The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods. Acta Palaeontologica Polonica 51 (2), 201-214.
- Van Soest, R.W.M., Stentoft, N., 1988. Barbados deep-water sponges. Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands 70, 1-75.
- Van Straelen, V., 1922. Les crustacés décapodes du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris 175, 982-983.
- Van Straelen, V., 1923a. Les Mysidacés du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Bulletin de la Société Géologique de France 23 (4), 431-439.
- Van Straelen, V., 1923b. Description de crustacés décapodes macroures nouveaux des terrains secondaires. Annales de la Société royale zoologique de Belgique 53, 84-93.
- Van Straelen, V., 1925. Contribution à l'étude des Crustacés décapodes de la période jurassique. Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique 7 (2).
- Vecchione, M., Roper, C.F.E., 1991. Cephalopods observed from submersibles in the western North Atlantic. Bulletin of Marine Science 49 (1-2), 433-445.
- Vera, J.A., 2001. Evolution of the South Iberian Continental Margin. In: Ziegler, P.A., Cavazza, W., Robertson, A.H.F., Crasquin-Soleau, S. (Eds.), Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins. 186. Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 109-143.
- Vialle, A., 1948. Révision des Crustacés décapodes jurassiques du Laboratoire de Géologie. Diplôme d'Etudes Supérieures de Géologie (inédit).

- Vigot, M., 1965. Etude des formations cristallophylliennes et des gîtes métallifères du socle et de la couverture dans la région de St-Cierge-La-Serre - Privas (Ardèche). Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Faculté des Sciences de l'Université de Paris.
- Villanueva, R., Guerra, A., 1991. Food and prey detection in two deep-sea cephalopods: *Opisthoteuthis agassizi* and *O. vossi* (Octopoda: Cirrata). Bulletin of Marine Science 49 (1-2), 288-299.
- Villanueva, R., Segonzac, M., Guerra, A., 1997. Locomotion modes of deep-sea cirrate octopods (Cephalopoda) based on observations from video recordings on the Mid-Atlantic Ridge. Marine Biology 129, 113-122.
- Villier, L., Kutscher, M., Mah, C.L., 2004. Systematics, palaeoecology, and evolutionary significance of Middle Toarcian Asteroidea (Echinodermata) from the "Seuil du Poitou", Western France. Geobios 37 (6), 807-825.
- Vilpoux, K., Waloszek, D., 2003. Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum litorale* (Ström, 1762) and tagmosis of the body of Pantopoda. Arthropod Structure and Development 32, 349-383.
- Waloszek, D., Dunlop, J.A., 2002. A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian "Orsten" of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. Palaeontology 45 (3), 421-446.
- Warner, G.F., 1971. On the ecology of a dense bed of the brittlestar *Ophiothrix fragilis*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 51, 267-282.
- Wigley, R.L., Emery, K.O., 1971. Benthic animals, particularly *Hyalinoecia* (Annelida) and *Ophiomusium* (Echinodermata), in sea-bottom photographs from the continental slope. In: Hersey, J.B. (Ed.) Deep-sea Photography. Johns Hopkins Press, Baltimore, pp. 235-249.
- Wignall, P.B., 1993. Distinguishing between oxygen and substrate control in fossil benthic assemblages. Journal of the Geological Society, London 150, 193-196.
- Wilby, P.R., 2001. La Voulte-sur-Rhône. In: Briggs, D.E.G., Peter R, C. (Eds.), Palaeobiology 2. Blackwell Science, Oxford, pp. 349-351.
- Wilby, P.R., Briggs, D.E.G., 1997. Taxonomic trends in the resolution of detail preserved in fossil phosphotized soft tissues. In: Racheboeuf, P.R., Gayet, M. (Eds.), Actualités paléontologiques en l'honneur de Claude Babin. Mémoire spécial 20. Géobios, pp. 493-502.
- Wilby, P.R., Briggs, D.E.G., Riou, B., 1996. Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. Geology 24 (9), 847-850.
- Wilby, P.R., Hudson, J.D., Clements, R.G., J, H.N.T., 2004. Taphonomy and origin of an accumulate of soft-bodied cephalopods in the Oxford Clay Formation (Jurassic, England). Palaeontology 47 (5), 1159-1180.
- Zaton, M., Villier, L., Salamon, M., 2007. Predator-prey interaction in the Middle Jurassic of south-central Poland: evidence from echinoderm taphonomy. Lethaia 40, 139-151.
- Ziegler, B., 1964. Bewuchs auf Spongien. Paläontologische Zeitschrift 38 (1/2), 88-95.
- Ziegler, P.A., Cloetingh, S., Guiraud, R., Stampfli, G.M., 2001. Peri-Tethyan platforms: constraints on dynamics of rifting and basin inversion. In: Ziegler, P.A., Cavazza, W., Robertson, A.H.F., Crasquin-Soleau, S. (Eds.), Peri-Tethys Memoir 6: Peri-Tethyan Rift/Wrench Basins and Passive Margins. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle 186, Paris, pp. 9-49.
- Zítt, J., 1983. Spoon-like crinoids from Stramberk (Lower Cretaceous, CSSR). Acta Musei Nationalis Pragae 39B (2), 69-114.

# Annexes

---

**Annexe 1** : Communication orale – 7<sup>ème</sup> Congrès International sur le Système Jurassique.

**Annexe 2** : Article publié – Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.

**Annexe 3** : Article publié – Proceedings of the Royal Society of London B.

**Annexe 4** : Article de presse – BBC News Website (16 août 2007).

**Annexe 5** : Article de presse – Frankfurter Allgemeine Sonntagzeitung (19 août 2007).

**Annexe 6** : Communication orale – 21<sup>ème</sup> Réunion des Sciences de la Terre, Dijon 2006.

**Annexe 7** : Article soumis – Journal of Paleontology.

**Annexe 8** : Article publié – Acta Palaeontologica Polonica.

**Annexe 9** : Communication orale – Congrès APF (Digne-les-Bains, 2007).





# ANNEXE 1

7<sup>ème</sup> Congrès International sur le Système Jurassique,  
Cracovie, Pologne  
*Communication orale*

**Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., Gaillard, C., 2006.** The environmental setting of the La Voulte Lagerstätte (Calloviaian, France): new data. 7th International Congress on the Jurassic System, Poland, Krakow, September 6-18, 2006, (abstract). *Volumina Jurassica* 4, 112–113.

## **The environmental setting of the La Voulte Konservat-Lagerstätte (Callovian, France): new data**

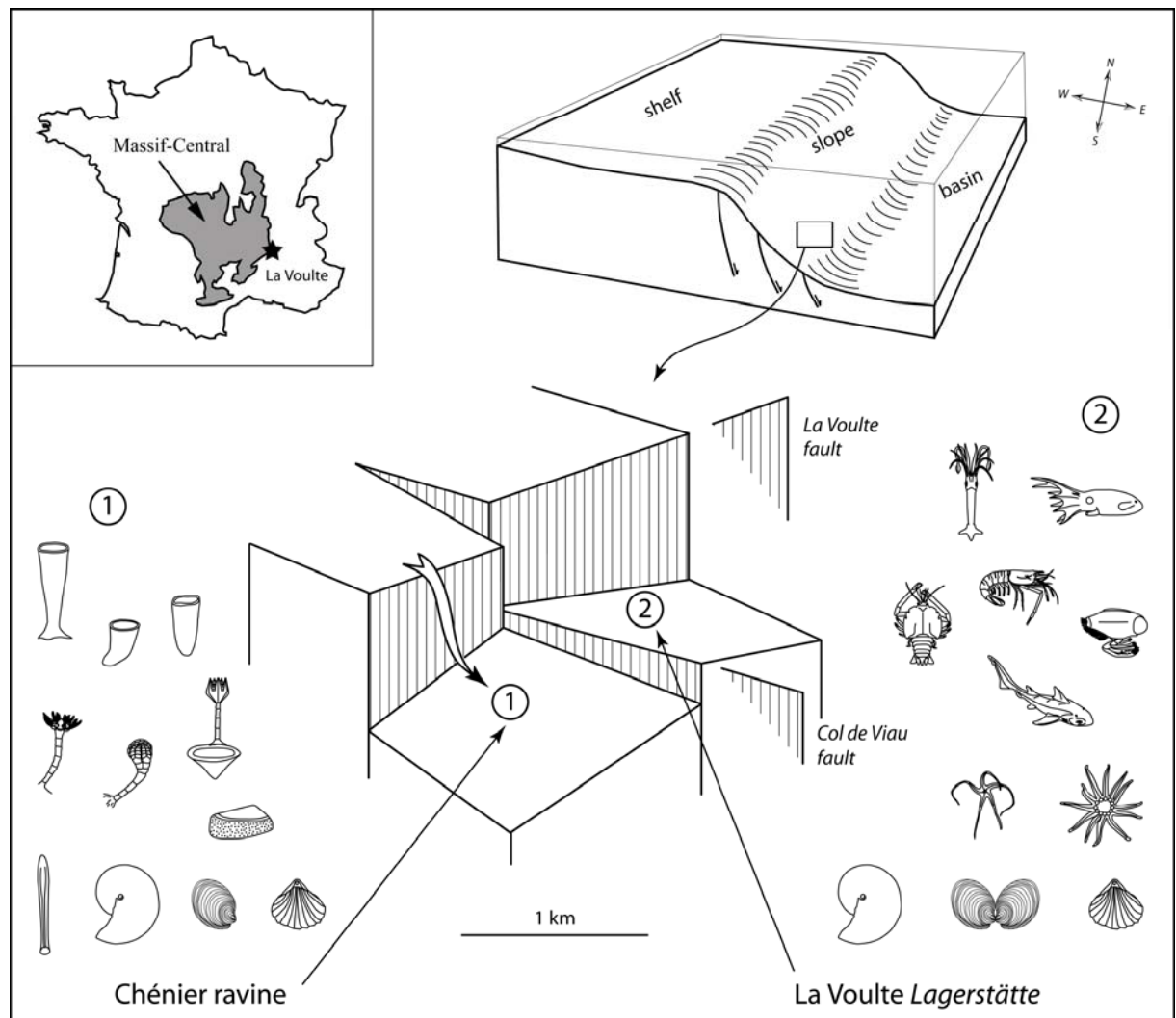
Sylvain CHARBONNIER, Jean VANNIER, Pierre HANTZPERGUE and Christian GAILLARD

Université Claude Bernard Lyon 1, UMR 5125 PEPS Paléoenvironnements & Paléobiosphère,  
Bâtiment Géode, 2 rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne, France, sylvain.charbonnier@univ-lyon1.fr

**Key-words:** Siliceous sponges, stalked crinoids, bathyal environment, Lagerstätte, Callovian, France.

The interest of the Callovian La Voulte Lagerstätte dates back to the 19th century. Although several spectacular cases of soft-bodied preservation have been succinctly described over the years (e.g. squids, octopuses, worms), no comprehensive analysis of the organisms and communities present in this exceptional biota has been made so far. Similarly, the palaeoenvironmental setting and taphonomic processes involved in the preservation of the fauna have received scant attention from scientists. Especially, the palaeobathymetry still remains an open issue. The Lagerstätte consists of a ca. 10m thick layer dominated by dark platy marls with exceptional fossils that are commonly 3D-preserved in concretions (e.g. crustaceans) During the Callovian, the La Voulte area was situated along the western margin of the Subalpine Basin in a supposed relatively deep-water environment characterized by a complex submarine palaeotopography of tilted blocks. Our study concentrated on the adjacent (although separated by a fault) Chénier ravine where the succession is better exposed (ca. 30m of marls and limestones) than in the Lagerstätte. This locality yielded abundant well-preserved siliceous sponges and small stalked crinoids that bring new information concerning the palaeoenvironment setting of the LaVoulte area as a whole. **Siliceous sponges** are dominated by hexactinellids (78%; Lithistids, 22%) which are reliable indicators of deeper water settings in the Recent. Although they are not preserved in-situ and are scattered in sediments, their excellent preservation suggests limited post-mortem transportation and rapid burial. As typically observed in deep-sea sponges, conical shapes and erect morphologies are most frequent. The attachment on soft substrate is frequent but some specimens show a basal attachment on hard substrate. The absence of encrusting organisms (e.g. serpulids, bryozoans) and overgrowing microbialite suggest dim-light conditions. These sponges show marked differences with the circalittoral Oxfordian sponge bioherms. **The stalked crinoids** are robust and dissymmetric and belong to Cyrtocrinina. The modern representatives of the group live

on hard substrates in bathyal environments (e.g. in New-Caledonia on the top of steep seamounts at nearly 500 m depth). This set of fossil data from both sponges and crinoids strongly supports the idea that the palaeoenvironment of La Voulte area was deep, possibly bathyal, and situated near the slope-basin transition (e.g. external part of the slope with steep topography and heterogeneous substrates favourable to the development of sponges and crinoids). If our interpretation is correct, then The La Voulte Lagerstätte may be one of the rare Lagerstätten, if not the unique, to have fossilized a deep marine environment.





## ANNEXE 2

### Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology *Article publié*

**Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J.-P., Hantzpergue, P., 2007.** The La Voulte Lagerstätte (Callovian): Evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 250 (4-5), 216–236.

# The La Voulte Lagerstätte (Callovian): Evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities

Sylvain Charbonnier\*, Jean Vannier, Christian Gaillard,  
Jean-Paul Bourseau, Pierre Hantzpergue

UMR 5125 PEPS, CNRS, France; Université Lyon 1, Campus de la DOUA, Bâtiment Géode, 69622 Villeurbanne Cedex, France

Received 27 November 2006; received in revised form 13 March 2007; accepted 19 March 2007

## Abstract

The siliceous sponges and crinoids from the Chénier Ravine (France, Lower Callovian) are used here as biological markers to characterize the palaeoenvironment of the adjacent and contemporaneous La Voulte Lagerstätte that is remarkable for its unique soft-bodied fauna (e.g. worms, cirrate octopods, vampire squids). Sponges are abundant with dominant hexactinellids (80%) and lithistids (20%). Four lines of fossil evidence, supported by Recent analogues, indicate that this sponge community inhabited deep-water setting under dysphotic or aphotic conditions: (1) the dominance of hexactinellids; (2) the prevalence of cone-shaped and erect morphologies that usually characterize Recent bathyal sponges; (3) the close similarities with Recent hexactinellids from the continental slope and; (4) the lack of encrustation by photophilic organisms. Attachments of sponges on hard substrate (e.g. crystalline basement) and their preservation in soft sediments (e.g. muds) indicate heterogeneous bottom conditions. The Chénier fauna also contains small stalked, asymmetric cyrtocrinid crinoids that are known to live on hard substrates in bathyal environments such as the SW Pacific steep seamounts. Convergent palaeoenvironmental clues obtained from both crinoids and siliceous sponges support the notion that the La Voulte area, including the La Voulte Lagerstätte, was situated in the upper part of the bathyal zone near the slope-basin transition with a water depth most probably exceeding 200 m. Supporting evidence from heterogeneous substrates and complex fault systems indicate a depositional environment along the external part of the slope where steep topographies and blocks usually favour the settlement of cyrtocrinid crinoids and hexactinellid sponges. La Voulte may therefore be one of the rare and extremely precious Mesozoic Lagerstätten to have fossilized a deep marine environment.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

*Keywords:* Siliceous sponges; Stalked crinoids; Bathyal; Lagerstätte; Jurassic; Callovian; France

## 1. Introduction

Interest in the Middle Jurassic (Callovian) La Voulte Lagerstätte dates back to the nineteenth century and the pioneer works of Fournet (1843) and Lory (1854) who

first mentioned the presence of articulated ophiuroids in this locality. Indeed, this Lagerstätte contains a diverse and remarkably preserved fauna dominated by ophiuroids and crustaceans, with also numerous soft-bodied organisms. By far, the most frequent animals of the La Voulte biota are the delicate endemic ophiuroid *Ophiopinna elegans* (Hess, 1960) and small thin-shelled bivalves (*Bositra buchi*), both found in large numbers on bedding planes. Crustaceans are represented by

\* Corresponding author. Fax: +33 4 724 483 82.

E-mail address: [sylvain.charbonnier@univ-lyon1.fr](mailto:sylvain.charbonnier@univ-lyon1.fr)  
(S. Charbonnier).

abundant decapods, mysids and, cumaceans, that are most frequently three-dimensionally preserved in sideritic nodules (van Straelen, 1922, 1923, 1925; Secrétan, 1983; Secrétan and Riou, 1983, 1986; Carriol and Riou, 1991; Schweigert et al., 2006). More enigmatic and also very abundant at La Voulte are the so-called thylacocephalans (see Secrétan, 1985; Vannier et al., 2006 for complete references) that were unusually large bivalved arthropods armed with prehensile appendages and bearing huge visual organs. Both in terms of diversity and abundance, the arthropod fauna from La Voulte rivals that of the celebrated Solnhofen Lagerstätte (van Straelen, 1922, 1925; Etter, 2002a). Soft-bodied organisms are represented by exceptional specimens of cirrate octopods (Fischer and Riou, 1982a) and other coleoid cephalopods (Fischer and Riou, 1982b), vampire squids (Fischer and Riou, 2002), worms (possibly sipunculans; Alessandrello et al., 2004) and sea spiders (Pycnogonida; S. Charbonnier and collaborators, in progress).

Although several spectacular cases of soft-bodied preservation have been succinctly described over the years (e.g. cephalopods, worms; Fischer and Riou, 1982b; Alessandrello et al., 2004), no comprehensive analysis of the organisms and communities present in this exceptional biota has been made so far by using modern techniques and detailed comparisons with modern ecosystems. Equally surprising is the lack of knowledge concerning the palaeoenvironmental setting of the La Voulte Lagerstätte and the taphonomic processes involved in the exceptional preservation of the fauna. Elmi (1990), and Alméras and Elmi (1996) proposed a complex submarine topography consisting of tilted blocks possibly lying at the transition between slope and basin in the bathyal zone. According to Etter (2002b) the La Voulte area, during the Early Callovian, was situated slightly below the storm wave base. The interpretation of Fischer (2003), partly derived from the Sargasso Sea model, is that of a bathyal environment with most organisms supposedly attached to algae floating in the uppermost levels of the water column. Alessandrello et al. (2004) interpreted the palaeoenvironment of La Voulte as a restricted coastal lagoon with stagnant waters.

At the beginning of the 1980s, successive field campaigns conducted by the Natural History Museum Paris (Fischer, 2003), yielded a substantial amount of new fossil material and confirmed the exceptional richness of the La Voulte biota but, unfortunately, failed to provide precise information on the palaeoenvironmental parameters and ecological organization of the biota. Several factors have obviously hindered accurate palaeoenvironmental studies at La Voulte. These are the

small size of exposures, a homogenous facies with very few sedimentological features, fossils concentrated within less than 5–6 m of marls and, above all, a tectonic configuration with steeply dipping (dip ca. 60°). Considering that previous studies were unsuccessful and that the La Voulte Lagerstätte itself had low potential to provide a precise palaeobathymetry, we focussed our research on the adjacent and contemporaneous outcrop of the Chénier Ravine (ca. 150 m from the La Voulte Lagerstätte) that offered better conditions of exposure (relatively thick deposits and larger outcrops). This locality yielded abundant and well-preserved siliceous sponges and small stalked crinoids that, *via* comparisons with their Recent analogues, turned out to be important biological indicators of environmental conditions such as the water depth. The ecological significance of these two groups is analysed in the present paper and leads to the first accurate interpretation of the palaeoenvironment of the La Voulte Lagerstätte.

## 2. Geological setting and fossil localities

The La Voulte Lagerstätte and the nearby Chénier Ravine are both located in south-eastern France (Ardèche) along the right bank of the Rhône River (ca. 150 km south of Lyon; Fig. 1) and belong to the eastern sediment cover of the Massif Central (Elmi, 1967; Fig. 1). The Massif Central is an Hercynian crystalline complex whose eastern margin was faulted and tilted during the Middle Jurassic. A major sub-vertical normal fault, the so-called La Voulte fault (N 54°, inherited Hercynian direction) was very active during the Callovian and cuts through the whole area (Fig. 1). The two studied localities (La Voulte Lagerstätte and Chénier Ravine) are also separated by a transverse normal fault (the Col de Viau fault, N 120°) with very limited horizontal displacement (ca. 25–50 m). The fact that the La Voulte Lagerstätte and the Chénier Ravine belong to two separate blocks explains part of the differences observed in the sedimentological features and faunal composition of these two localities (Fig. 1).

The most recent palaeogeographic reconstructions for the Callovian place the La Voulte area along the western margin of the Tethys Ocean and adjacent to the Massif Central which was probably submerged at that time (Enay et al., 1993a) (Fig. 2). The Tethyan margin running east of La Voulte was characterized by a complex submarine palaeotopography of tilted blocks generated by a series of inherited Hercynian and transverse faults (Elmi, 1967, 1990). Platforms lying on the submerged Massif Central were the principal source of

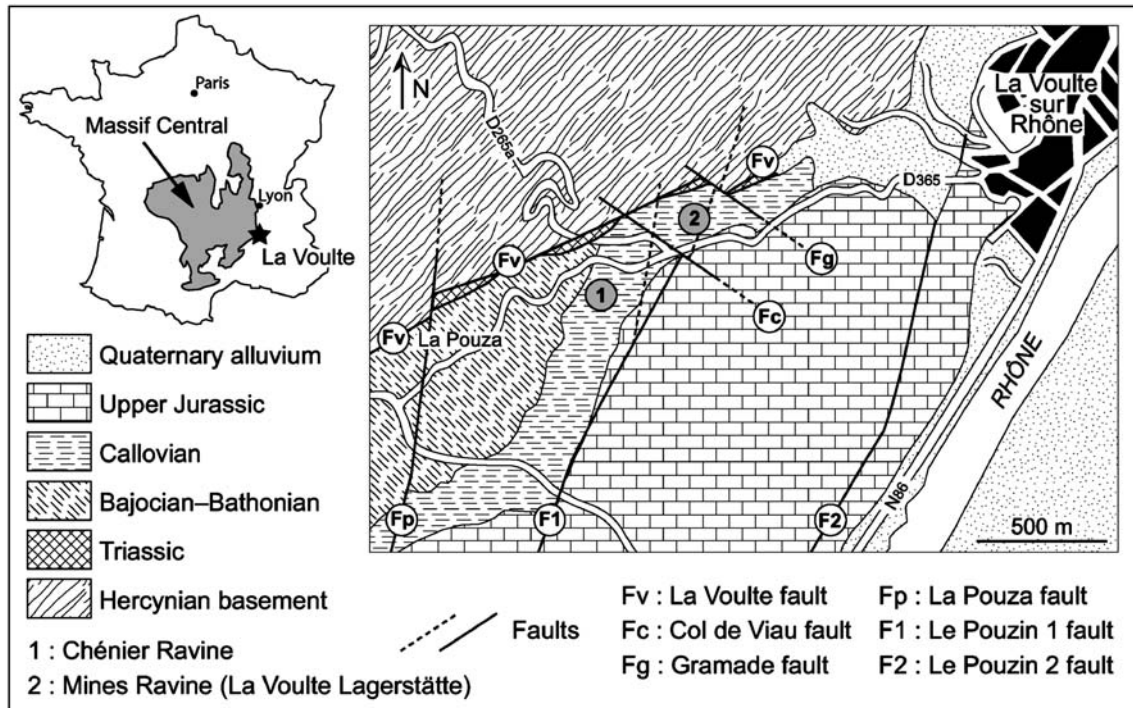


Fig. 1. Locality map (modified from Elmi, 1967).

carbonate sediments whereas terrigenous inputs originated partially from the sub-marine erosion of the Hercynian basement and its Early Mesozoic (e.g. Triassic) sediment cover (Elmi, 1967, 1990).

The biostratigraphy of the La Voulte area (both Lagerstätte and Chénier Ravine) was established by Elmi (1967) and is based on ammonite biozonation. The fossiliferous layers of the two localities belong to the Lower Callovian *Gracilis* Biozone (Elmi, 1967).

The fossiliferous layers of the La Voulte Lagerstätte crop out in the Mines Ravine (Fig. 1) SW of the town of La Voulte-sur-Rhône (Fig. 1) and occur within a relatively thin interval (ca. 5–6 m; Fig. 3). Their lithology consists of marls topped with ca. 15 m thick iron deposits that were exploited in the 19th century. The basal marls contain numerous sideritic nodules which frequently preserve uncompact crustaceans and more or less undeformed soft-bodied cephalopods. Some marly horizons are also locally rich in soft-bodied fossils (e.g. cephalopods, worms) that occur more flattened. Thin iron carbonate layers with abundant ophiuroids occur throughout the succession (Fig. 3). Although an updated faunal inventory of the La Voulte Lagerstätte is beyond the scope of the present paper, preliminary field observations (SC) confirm that the most typical elements of the biota are: (1) decapod and mysid crustaceans, (2) thylacocephalan arthropods, (3) ophiuroids, (4) cepha-

lopods, and more occasional occurrences of sea stars, worms, pycnogonids, marine crocodiles, and sharks.

The deposits of the Chénier Ravine crop out in badlands 150 m SW of the La Voulte Lagerstätte and are separated from it by the Col de Viau transverse fault (Fig. 1). They consist of ca. 20 m of marls and marly limestones (Fig. 3). The first 15 m of the section are characterized by alternations of marls and limestones yielding siliceous sponges and stalked crinoids. Abundant sponges occur in the uppermost 5 m of the section forming the so-called *Lentille à Hexactinellides* (Sayn and Roman, 1928; Fig. 3). This conspicuous fossiliferous horizon is overlain by very limited black layers rich in phosphatized ammonites, followed by thin iron carbonate layers and slumped calcareous beds possibly generated by synsedimentary slides (Elmi, 1990) (Fig. 3).

The small number and poor preservation of ammonites (*Gracilis* Zone) do not allow high-resolution biostratigraphical correlations between the two sections. Lithological correlations are also limited because of the lack of well-defined marker-beds both in the monotonous facies of the Chénier Ravine (marls and marly limestones) and the Lagerstätte (marls with nodules and sideritic horizons).

The siliceous sponges from the Chénier Ravine were first described by Dumortier (1871; ca. 12 species) and revised by Moret (1926, 1928; 16 species) that



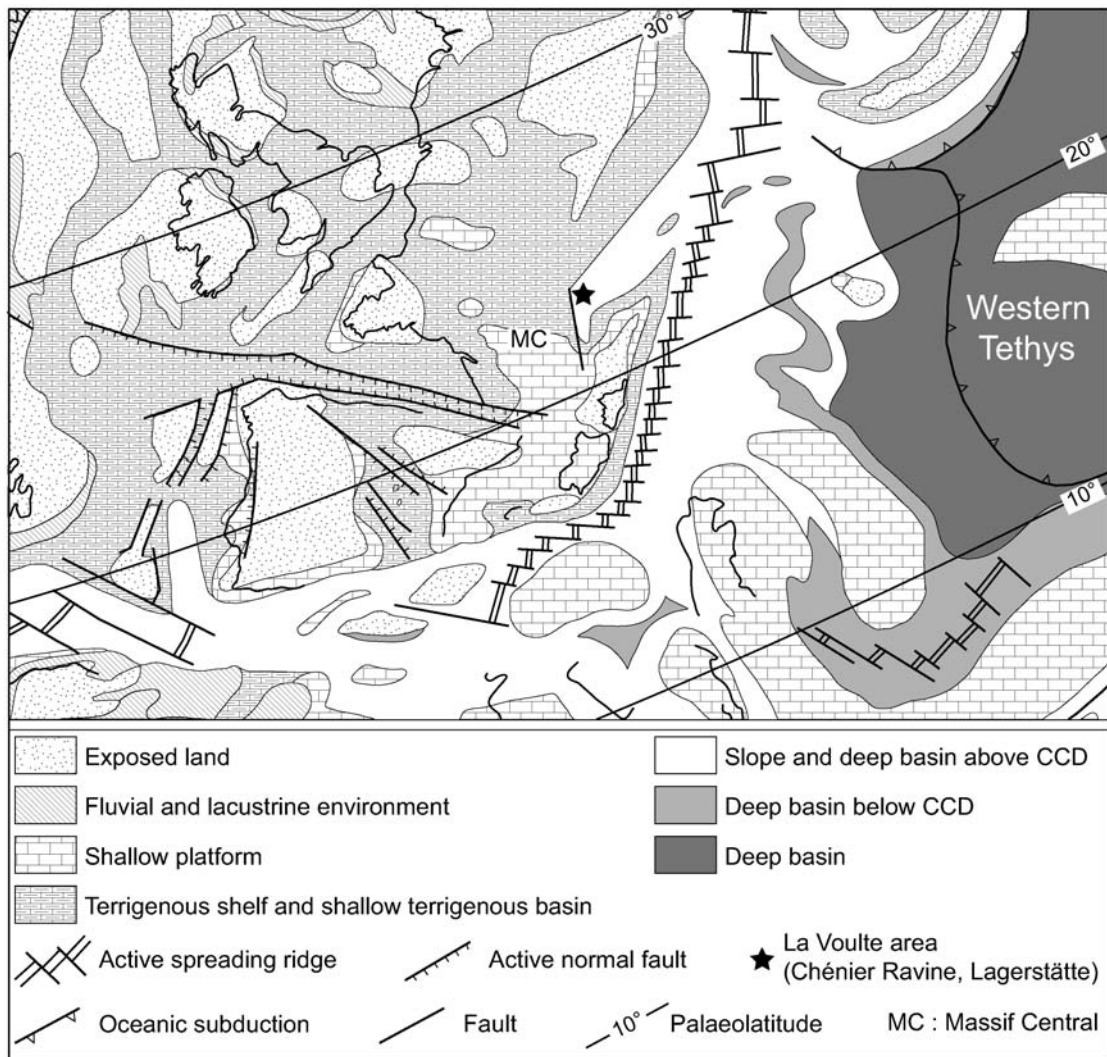


Fig. 2. Palaeogeography of the Western Tethys during the Callovian (162 to 158 Ma) showing the La Voulte area (redrawn from Enay et al., 1993b).

both established systematic inventories. A new taxon (*Trochobolus perfectus*) was also described by Lagneau-Hérenger (1951). The stalked crinoids were reported to occur in this locality by Sayn and Roman (1928, faunal list) but, so far, have neither been described nor illustrated in detail.

### 3. Materials and methods

Our study is based on fossils collected during successive field excursions in 2003 and 2004 (SC) from several sections of the Chénier Ravine. This new material adds to siliceous sponges and stalked crinoids deposited in the collections of the Université Lyon 1 (72 specimens) and the Institut Dolomieu, Université de Grenoble (44 specimens). Eight specimens published by

Dumortier (1871) and 48 by Moret (1928) were also examined. The whole fossil material consists of approximately 240 specimens of siliceous sponges (both hexactinellids and lithistids) and very abundant remains of stalked crinoids: several hundreds of isolated columnals (stem elements) and brachials (arm elements) of cyrtocrinids and isocrinids, and cyrtocrinid aboral cups (=calices, 125 specimens).

We revised and updated the previous inventories of the sponge fauna made by Dumortier (1871), Moret (1926, 1928) and Lagneau-Hérenger (1951) in the light of personal observations (CG, SC) and recent works dealing with the systematics of the group (Melh, 1992; Pisera, 1997; Tabachnick and Reisinger, 2002). We are using here the terminology and updated classification proposed by Reid (2004a,b,c). The diversity and relative

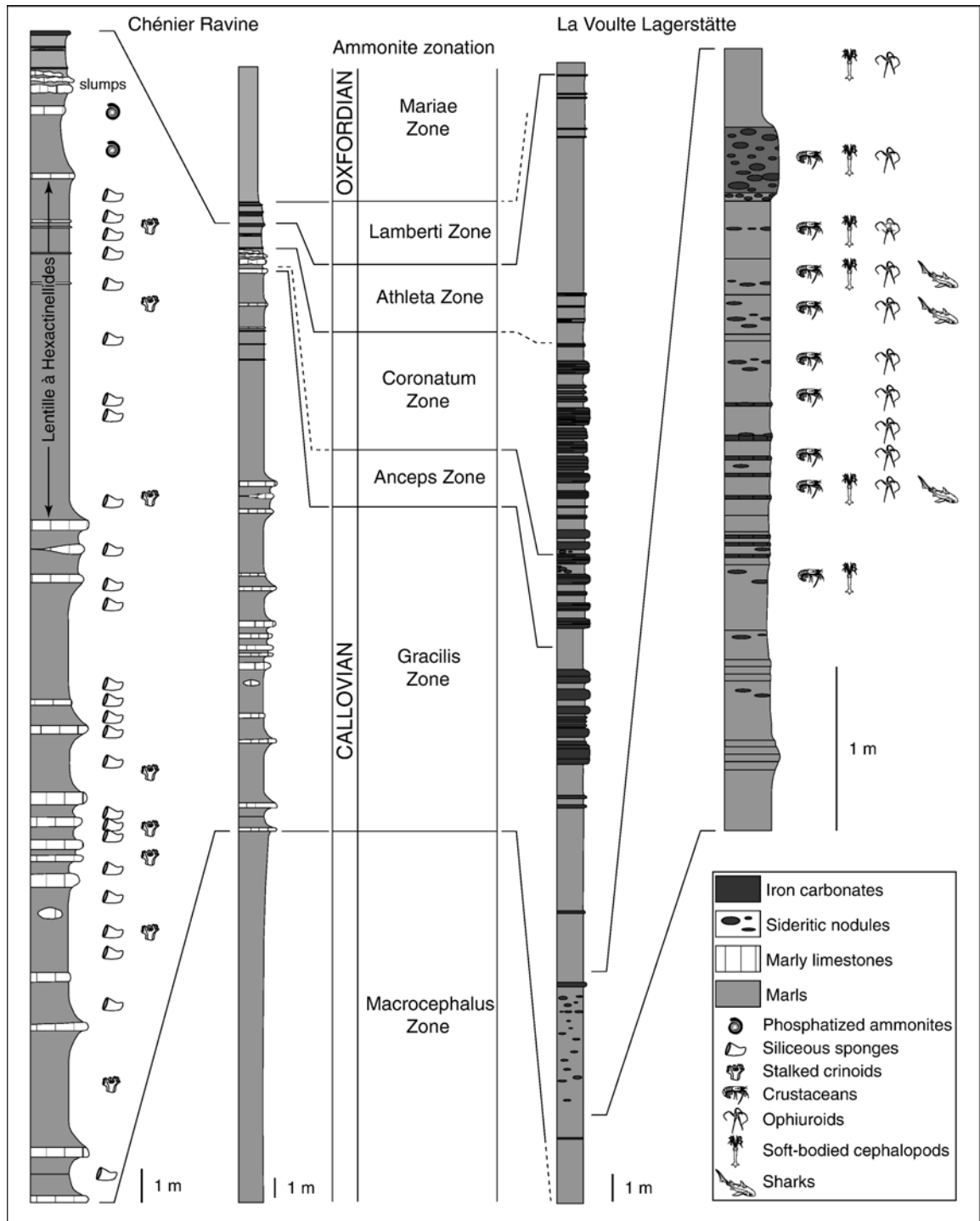


Fig. 3. Lithological logs of the Chénier Ravine and the La Voulte Lagerstätte with fossil distribution and biostratigraphic correlations.

abundance of hexactinellid and lithistid species were calculated in order to establish comparisons with the composition of Recent sponge communities. We were able to distinguish ten different morphotypes from the

observation of the external shape of the fossil sponges (Fig. 4). The relative percentage of these morphotypes was calculated from ca. 240 specimens from the Chénier Ravine.

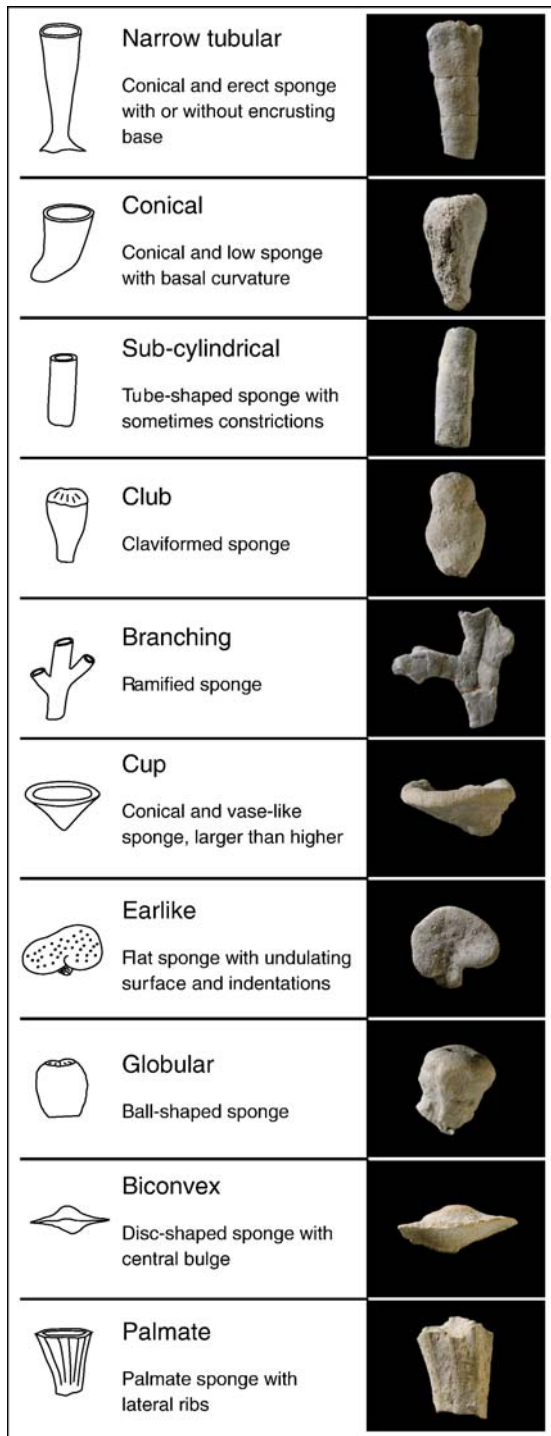


Fig. 4. Sponge morphotypes present at the Chénier Ravine.

Previous monographs on stalked crinoids (de Loriol, 1882–1884; Jaekel, 1907; Rasmussen, 1961; Arendt, 1974; Hess, 1975; Rasmussen, 1978; Pisera and Dzik,

1979; Žítt, 1983) were used for the identification of the specimens from the Chénier Ravine. Counts of crinoid cups were used to evaluate the relative abundance of crinoid species.

The fact that most crinoids from the Chénier Ravine belong to extant groups enabled precise morphological and ecological comparisons with Recent crinoids both from the Order Cyrtocrinida (Suborder Cyrtocrinina) and the Family Isocrinidae *sensu* Rasmussen, 1978 (=Pentacrinidae *sensu* David et al., 2006).

## 4. Results

### 4.1. Siliceous sponges

#### 4.1.1. Diversity and relative abundance

The sponge fauna from the Chénier Ravine consists of 17 different species (Table 1). Eleven of them are hexactinellids, the rest being assigned to the lithistids. The hexactinellids are represented by 4 hexactinosoan and 2 lychniscosan families, the lithistids only by the

Table 1  
List of siliceous sponges from the Chénier Ravine (Lower Callovian)

Hexactinellids	Lithistids
HEXACTINOSA	RHIZOMORINA
Craticulariidae	Azoricae
<i>Craticularia dichotomans</i> (Dumortier, 1871)	<i>Azorica calloviensis</i> Moret (1928)
<i>Craticularia parallela</i> (Goldfuss, 1826)	<i>Cytoracia cylindrica</i> (Dumortier, 1871)
<i>Craticularia rhizoconus</i> (Quenstedt, 1878)	Cnemidiastridae
Cribrospongiidae	<i>Cnemidiastrum stellatum</i> (Goldfuss, 1826)
<i>Gevreya synthetica</i> Moret (1926)	Scleritodermatidae
Staurodermatidae	<i>Verruculina gevreyi</i> Moret (1926)
<i>Rhodanospongia robusta</i> Moret (1926)	<i>Verruculina multiforis</i> (Dumortier, 1871)
<i>Saynospongia palmicea</i> (Dumortier, 1871)	Jereicidae
<i>Stauroderma inversa</i> (Dumortier, 1871)	<i>Moretispongia praegnans</i> (Dumortier, 1871)
Family uncertain	
<i>Porospongia fungiformis</i> (Goldfuss, 1826)	
LYCHNISCOSA	
Sporadopylidae	
<i>Sporadopyle micropora</i> Moret (1926)	
<i>Sporadopyle obliqua</i> (Goldfuss, 1826)	
Pachyteichismatidae	
<i>Trochobolus perfectus</i> Lagneau-Héranger (1951)	





Fig. 5. Siliceous sponges from the Chénier Ravine, Lower Callovian. (a) *Gevrea synthetica* (ID), general view and lateral view, note the encrusting base; (b) *Saynospongia palmicea* (FSL 710001), general view and lateral view, palmate shape; (c) *Azorica calloviensis* (FSL 710002), lateral view and upper face view, cup shape; (d) *Verruculina gevreyi* (FSL 710003), fragmentary specimen, lower and upper face view, flabellate shape, note the numerous pustular pores on both surfaces; (e) *Verruculina multiforis* (FSL 710004), upper face view, earlike shape, note the pustular pores on the upper surface; (f) *Verruculina multiforis* (FSL 710005), holotype, lower and upper face view, earlike shape; (g, h, i) *Moretispongia praegnans* (ID), lateral view, club-like shape with pustular pores; (j) *Stauroderma inversa* (FSL 710006), internal face view showing the siliceous skeleton, sub-cylindrical shape; (k) *Stauroderma inversa* (FSL 710007), general view, vase shape, note the encrusting base; (l) *Stauroderma inversa* (FSL 710008), general view, conical shape; (m) undetermined species (FSL 710034), lateral view and upper or lower face view, biconvex shape. Collections: ID=Institut Dolomieu, Université de Grenoble (Moret Collection); FSL=Université Lyon 1.



Fig. 6. Siliceous sponges from the Chénier Ravine, Lower Callovian. (a) *Stauroderma inversa* (FSL 710009), fragmentary specimen, general view, narrow tubular shape; (b) *Craticularia parallela* (FSL 710010), general view, narrow tubular shape; (c) *Craticularia parallela* (FSL 710011), general views, sub-cylindrical shape; (d) *Craticularia parallela* (FSL 710012), general view, tubular shape with regular constrictions; (e) *Craticularia parallela* (FSL 710013), lateral view, branching shape; (f, g) *Craticularia dichotomans* (FSL 710014, 710015), fragmentary specimens, surface views, cup shape; (h) Attachment by encrusting base (FSL 710017), lateral view and top side view; (i) Attachment by encrusting base (FSL 710016), lateral view, note the bivalve shell as substrate; (j) Attachment by encrusting base (FSL 710018), lateral view and under side view, note the mica-schist fragment as substrate (white arrows); (k) *Craticularia* sp. (FSL 710019), general view of the base; (l) Serpulids on outer surface of *Craticularia parallela* (ID), general view, note the two worm tubes; (m) Small oyster valve (FSL 710005) fixed on the upper edge of *V. multiforis* holotype (see Fig. 5f); (n) Cyrtocrinid holdfast (n1) and small encrusting sponge (n2) (white arrows) (FSL 710020) attached to sponge fragment, upper surface view. Collections: ID=Institut Dolomieu, Université de Grenoble (Moret Collection); FSL=Université Lyon 1.



rhizomorine group (4 families). Most species such as *Gevreya synthetica* (Fig. 5a), *Rhodanospongia robusta*, *Saynospongia palmicea* (Fig. 5b), *Azorica calloviensis* (Fig. 5c), *Verruculina geveyi* (Fig. 5d), *Verruculina multiforis* (Fig. 5e, f), *Moretispongia praegnans* (Fig. 5g–i), and most probably also *Stauroderma inversa* (Figs. 5j–l and 6a) are known only from the La Voulte area. In this locality, the three sponges with the most remarkable morphologies are: (1) the upright hexactinellid *G. synthetica* (Fig. 5a) with its broad basal attachment, (2) the small club-like lithistid *M. praegnans* (Fig. 5g) and, (3) the palmate hexactinellid *S. palmicea* (Fig. 5b). Several sponges exhibit very uncommon external morphologies, for example small biconvex forms (Fig. 5m) that may represent a new taxon. However, the small number of available specimens does not allow formal descriptions.

Hexactinellids account for 80.1% of the sponge biodiversity, lithistids representing only 19.9% of the total number of sponge species (Table 2). The most abundant hexactinellid species are *Craticularia parallela* (34.0%; Fig. 6b–e), *S. inversa* (19.9%) and, *Craticularia dichotomans* (10.8%; Fig. 6f, g), followed by *G. synthetica* (5.8%). All the other hexactinellids are minor elements of the sponge fauna with relative abundances lower than 3.0%. Compared with hexactinellids, the diversity and numerical abundance of lithistids is low. *M. praegnans* (6.6%) and *V. geveyi*

(4.6%) dominate the lithistid fauna, other species being below 3% (Table 2).

#### 4.1.2. Preservation, morphotypes, mode of attachment and epizoans

The siliceous sponges from the Chénier Ravine are not preserved in life position and are found scattered in sediments. However, many delicate specimens such as branching and narrow tubular like ones are complete (Fig. 6b, e) and a number of them have their basal attachment preserved (Fig. 5a). Rare basal attachments on fragments of crystalline rocks (Fig. 6j) provide evidence that these sponges grew on the submarine exposed areas of the crystalline basement. Their original habitat was obviously situated at some distance from their depositional area which is overwhelmingly dominated by marls. However, their excellent preservation is not consistent with a post-mortem transportation driven by high-energy currents. The siliceous sponge fauna of the Chénier Ravine is interpreted here as being parautochthonous.

Recent sponges display a great plasticity of body form which may be linked to environmental parameters, such as water flow dynamics, sedimentation rate and substrate (Tabachnick, 1991; Finks, 2003). Changes in body form can arise during the life span of individual organisms in response to environmental pressures. Sponge morphotypes therefore appear as promising

Table 2

Siliceous sponges from the Chénier Ravine (Lower Callovian): results of quantitative analysis (number of samples and percentages)

Taxa	This work	Collections FSL	Collections ID	Samples Moret (1928)	Samples Dumortier (1871)	Total samples	Percentages (%)
<i>Craticularia parallela</i>	44	29	4	5		82	34.0
<i>Stauroderma inversa</i>	8	20	14	5	1	48	19.9
<i>Craticularia dichotomans</i>	9	12	1	3	1	26	10.8
<i>Gevreya synthetica</i>	5	4	1	4		14	5.8
<i>Sporadopyle micropora</i>			4	3		7	2.9
<i>Sporadopyle obliqua</i>			1	5		6	2.5
<i>Saynospongia palmicea</i>	1			1	2	4	1.7
<i>Rhodanospongia robusta</i>				3		3	1.2
<i>Craticularia rhizoconus</i>				1		1	0.4
<i>Porospongia fungiformis</i>		1				1	0.4
<i>Trochobolus perfectus</i>			1			1	0.4
Total hexactinellids							80.1
<i>Moretispongia praegnans</i>			10	5	1	16	6.6
<i>Verruculina geveyi</i>	1		6	4		11	4.6
<i>Cnemidiastrum stellatum</i>		2	2	2	2	8	3.3
<i>Cytoracia cylindrica</i>		1		5		6	2.5
<i>Verruculina multiforis</i>		3		1	1	5	2.1
<i>Azorica calloviensis</i>	1			1		2	0.8
Total lithistids							19.9
Total	69	72	44	48	8	241	100.0

Collections: ID=Institut Dolomieu, Université de Grenoble (Moret Collection); FSL=Université Lyon 1.

and reliable palaeoenvironmental indicators. We were able to distinguish 10 different morphotypes among the sponge fauna from the Chénier Ravine (Figs. 4 and 7). The narrow tubular (28.8% of specimens) and conical (16.3%) morphologies are dominant, followed by sub-cylindrical (10.8%), club-like (10.8%) and, branching (10.0%) morphotypes. Much less frequent are cup-like (7.9%), earlike (7.1%), globular (4.2%), biconvex (2.5%) and palmate (1.7%) sponges (Fig. 7).

Today, the type of substrate (e.g. mud, hard rock) largely determines the mode of attachment of sponges and the success of their settlement. Some attach to a hard substrate by encrusting, others anchor in soft sediments by a basal spicule tuft. Numerous sponges from the Chénier Ravine have no basal part preserved making their mode of attachment uncertain. All are embedded in marly sediments but with no evidence of anchoring into the soft sediment. Nevertheless, several specimens have clearly an encrusting base which confirm their attachment on a hard substrate (Figs. 5a, k and 6h–k). Their encrusting bases are substantially enlarged and may incorporate either fragments of crystalline rock (micaschist; Fig. 6j) or shell fragment (bivalve; Fig. 6i).

Commensalism is extremely common in sponges (Brusca and Brusca, 2002) and the body of numerous species is utilized as a temporary refuge or a more permanent settlement by a number of small invertebrates (crustaceans, ophiuroids, worms). Dead sponges, or

Table 3

List of crinoid species from the Chénier Ravine (Lower Callovian)

Stalked crinoids	
CYRTOCRINIDA	
Eugeniocrinitidae	
	<i>Eugeniocrinites dumortieri</i> de Loriol (1882)
	<i>Lonchocrinus</i> sp. Jaeckel (1907)
Sclerocrinidae	
	<i>Cyrtocrinus nutans</i> (Goldfuss, 1829)
	<i>Cyrtocrinus nutans</i> var. <i>voultensis</i> (Sayn and Roman, 1928)
	<i>Gammarocrinites compressus</i> (Goldfuss, 1829)
Phyllocrinidae	
	<i>Phyllocrinus colloti</i> de Loriol (1882)
Uncertain family	
	<i>Dolichocrinus aberrans</i> (de Loriol, 1882)
ISOCRINIDA	
Isocrinidae	
	<i>Balanocrinus dumortieri</i> de Loriol (1887) (in de Loriol 1884–1889)

even the dead parts of living sponges, are also frequently encrusted by various small sessile invertebrates and microbial organisms. This phenomenon is very common in the Recent and was also recognized in the fossil record, especially among the Upper Jurassic siliceous sponge communities from the Tethys Ocean, that are typically associated with sponge/microbialite circalittoral bioherms (Gwinner, 1976; Gaillard, 1983; Pisera, 1997; Olivier et al., 2004). The circalittoral Upper Jurassic sponges show a selective distribution of their

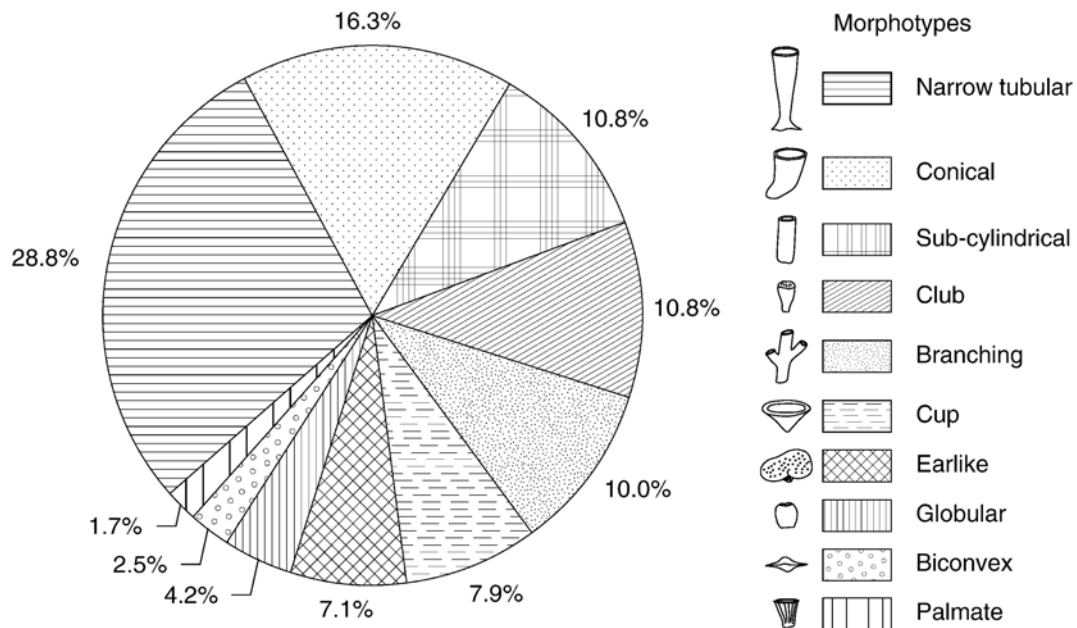


Fig. 7. Pie-diagram showing the sponge morphotype frequency from the Chénier Ravine (ca. 240 specimens; results expressed in percentages of specimens).

encrusters. Stromatolitic microbial crusts develop in the upper parts of the body exposed to the light, whereas encrusters such as serpulids, bryozoans and thecideid brachiopods concentrate in the sheltered parts facing downwards. This polarity is a valuable indicator for light penetration (euphotic zone) and sedimentation rate in ancient marine environments. By contrast with these Upper Jurassic circalittoral sponges, those from the Chénier Ravine are devoid of photophilic microbial crusts and animal encrusters are extremely rare. When present, these encrusters are invariably found in the upper parts of the external surfaces of the sponges. Four

different types of encrusters were recognized: (1) serpulids (ten isolated tubes on different sponge fragments; Fig. 6l), (2) small oysters (Fig. 6m), (3) small stalked crinoids (one cyrtocrinid holdfast; Fig. 6n1) and, (4) encrusting sponges (Fig. 6n2).

#### 4.2. Stalked crinoids

##### 4.2.1. Diversity and relative abundance

The crinoid fauna from the Chénier Ravine consists of cyrtocrinids with a lesser proportion of isocrinids (=pentacrinitids) (Table 3). Both groups have Recent

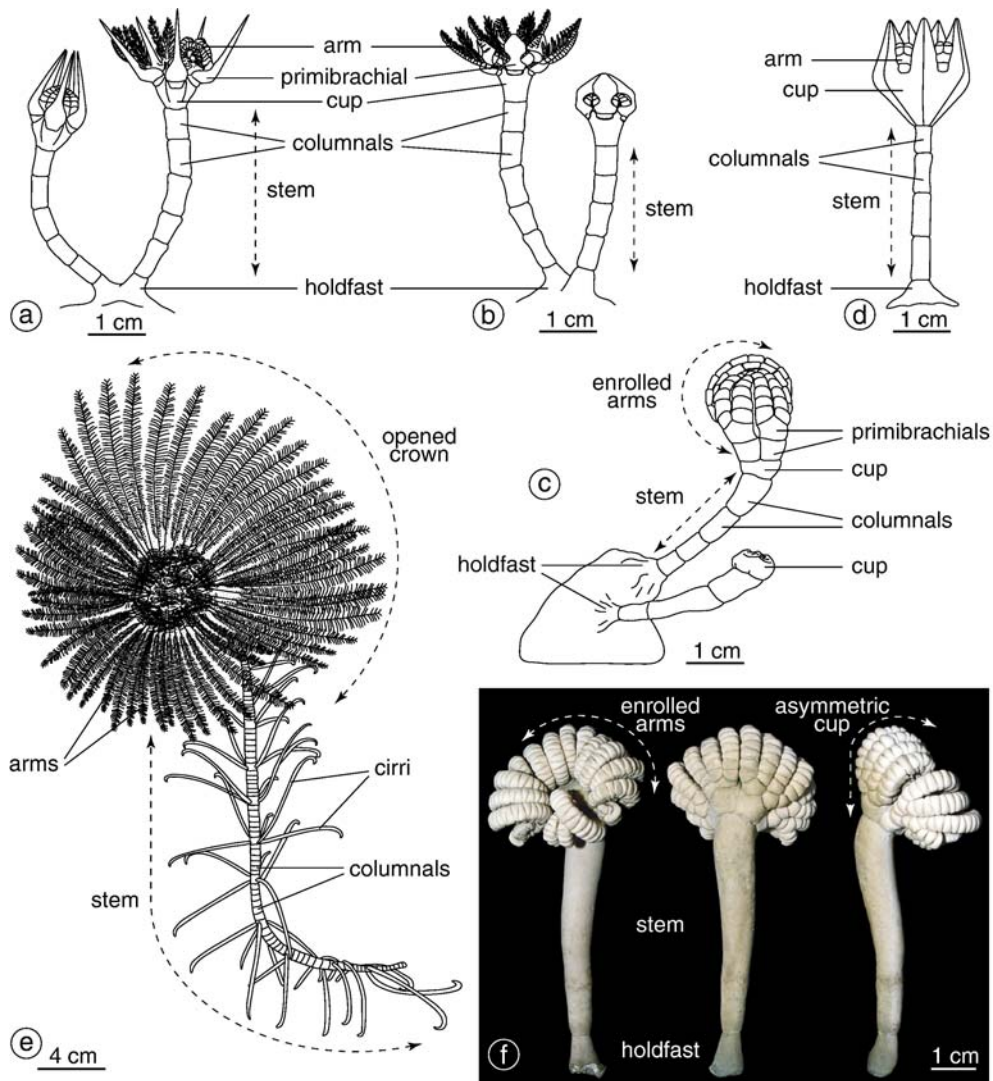


Fig. 8. General morphology of stalked crinoids. (a) Cyrtocrinid, reconstruction of *Lonchocrinus* (composite drawing from Jaekel (1907) and Pisera and Dzik (1979)); (b) Cyrtocrinid, reconstruction of *Eugeniocrinites* (redrawn from Jaekel (1907) and Hess (1975)); (c) Cyrtocrinid, reconstruction of *Cyrtocrinus* (redrawn from Jaekel (1907) and Hess (1975)); (d) Cyrtocrinid, reconstruction of *Phyllocrinus* (redrawn from Arendt (1974)); (e) Isocrinid, living specimen from Bahamas (depth: 692 m) (redrawn from Messing (1985)); (f) Cyrtocrinid, recent specimen of *Gymnocrinus richeri* (FSL 710035) from New Caledonia (MUSORSTOM 6 cruise, Loyalty Rise, Station DW 471, depth: 470 m, courtesy N. Améziène and M. Roux).



representatives (e.g. Améziane and Roux, 1997). Numerous recent oceanographic expeditions and *in situ* observations conducted with submersibles or camera sledges have provided new data on their morphology and ecology (see David et al., 2006). Cyrtocrinids are small, stalked and sturdy crinoids (length ca. 4 to 5 cm) with short arms that can be enrolled for protection (see Fig. 8 for typical morphologies). The aboral cup (or calyx) may be asymmetric. The stem is short with few columnals (<10) and its distal end cemented to the substrate. By contrast, Isoc-

rinids (Fig. 8e) display a long heteromorphic (nodals with prominent cirri) stem surmounted by a rather small and low cup with a long multi-armed crown. Brachial crown works in currents like a parachute (Macurda and Meyer, 1974, 1976). Their length generally exceeds 10 cm.

The cyrtocrinid crinoids from the Chénier Ravine are represented by isolated remains (cups, brachials, columnals and holdfasts) that fall within three different families: (1) the Eugeniocrinitidae with *Eugeniocrinus dumortieri* (Figs. 8b and 9a) and *Lonchocrinus* sp. (Figs. 8a and

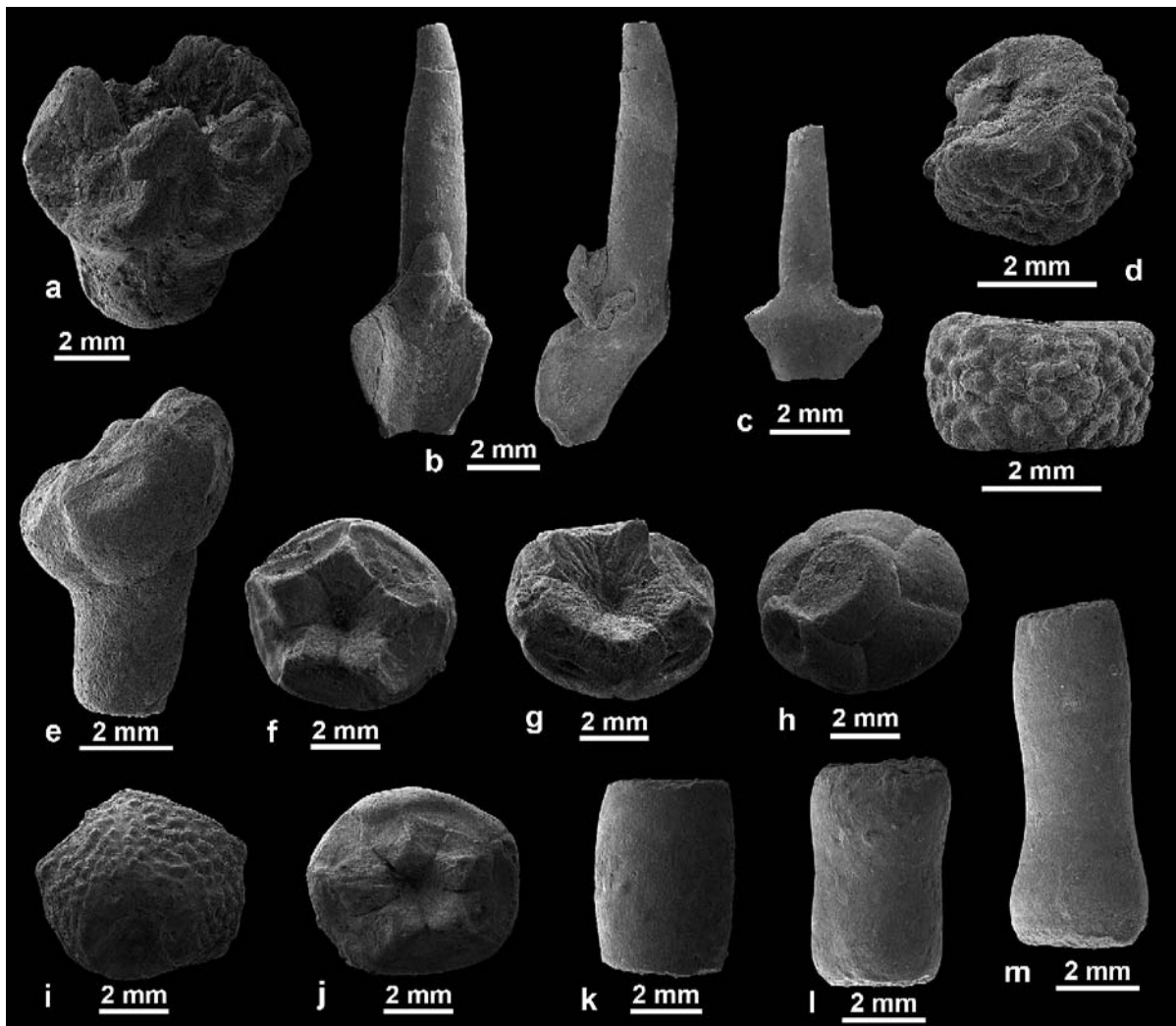


Fig. 9. Cyrtocrinids from the Chénier Ravine, Lower Callovian. (a) *Eugeniocrinus dumortieri* (FSL 710036), cup, general view; (b) *Lonchocrinus* sp. (FSL 710037), primibrachial, ventral view and lateral view; (c) *Lonchocrinus* sp. (FSL 710038), primibrachial, dorsal view; (d) *Cyrtocrinus nutans* (FSL 710039), primibrachial, general view and dorsal view, note the convex verrucose surface; (e) *Cyrtocrinus nutans* (FSL 710040), spoon-like cup with fused proximal columnals, lateral view; (f, g) *Cyrtocrinus nutans* (FSL 710041, 710042), cups, oral views; (h) *Cyrtocrinus nutans* (FSL 710043), asymmetric cup with pronounced pits, dorsal view; (i) *Cyrtocrinus nutans* var. *voullensis* (FSL 710044), asymmetric cup with verrucose surface, dorsal view; (j) *Gammarocrinites compressus* (FSL 710045), cup, oral view; (k) *Eugeniocrinites?* barrel-shaped columnal, (FSL 710046), lateral view; (l, m) *Cyrtocrinus?* (FSL 710047, 710048) biconcave-shaped columnals, lateral views. All scanning electron micrographs. Collections: FSL=Université Lyon 1.

9b, c), (2) the Sclerocrinidae with *Cyrtocrinus nutans* (Figs. 8c and 9d–h), *Cyrtocrinus nutans* var. *voultensis* (Fig. 9i) and *Gammarocrinites compressus* (Fig. 9j) and, (3) the Phyllocrinidae with *Phyllocrinus colloti* (Figs. 8d and 10b, c). *Dolichocrinus aberrans* (Fig. 10a) is a rare small crinoid of uncertain affinities although superficially resembling cyrtocrinids. Circular columnals of the isocrinid (=pentacrinitid) *Balanocrinus dumortieri* (Fig. 10e, f) were also found among the assemblages of crinoid ossicles. Contrasting with cyrtocrinids, *Balanocrinus* was a large isocrinid stalked crinoid (length ca. 30 to 50 cm) that anchored to the sea bottom by means of distal cirri (Fig. 8e).

*C. nutans* (71% of cyrtocrinid remains, Table 4) is numerically the most abundant species, the rest of the crinoid fauna representing minor components (less than 10.0%).

#### 4.2.2. Preservation, morphological diversity of ossicles

The cyrtocrinid elements present a low degree of attrition. Columnal surfaces, brachial facets and cup surfaces are neither abraded nor rounded or bio-eroded. Scanning

electron microscopy revealed extremely well-preserved microstructures (Fig. 10g) with no abrasion marks of the ossicles. This type of preservation is in no way consistent with long and/or high-energy transportation of crinoid ossicles by currents or mudflows. Similar with their sponge associates (see previous chapter), cyrtocrinids are most likely autochthonous or parautochthonous, their habitat lying probably close to their area of deposition.

The cyrtocrinid remains are diverse. Cups are the most abundant elements and were used here for quantitative analyses. The very frequent asymmetry of their shape most probably results from the action of marine currents (Ausich et al., 1999a). Spoon-like pattern (often obtained by the fusion of cup with the proximal columnals; Fig. 9e) would suggest the prevalence of unidirectional currents in the area where the cyrtocrinids once lived (see also Roux et al., 1991a, for Recent data from CALSUB cruise). Other cups bear more or less prominent swellings that have circular pits corresponding to the ichnogenus *Tremichnus* (Brett, 1985; Feldman and Brett, 1998) made by borers of unknown identity (Fig. 9h). Columnals (stem elements) are frequent but less abundant than cups. They are either

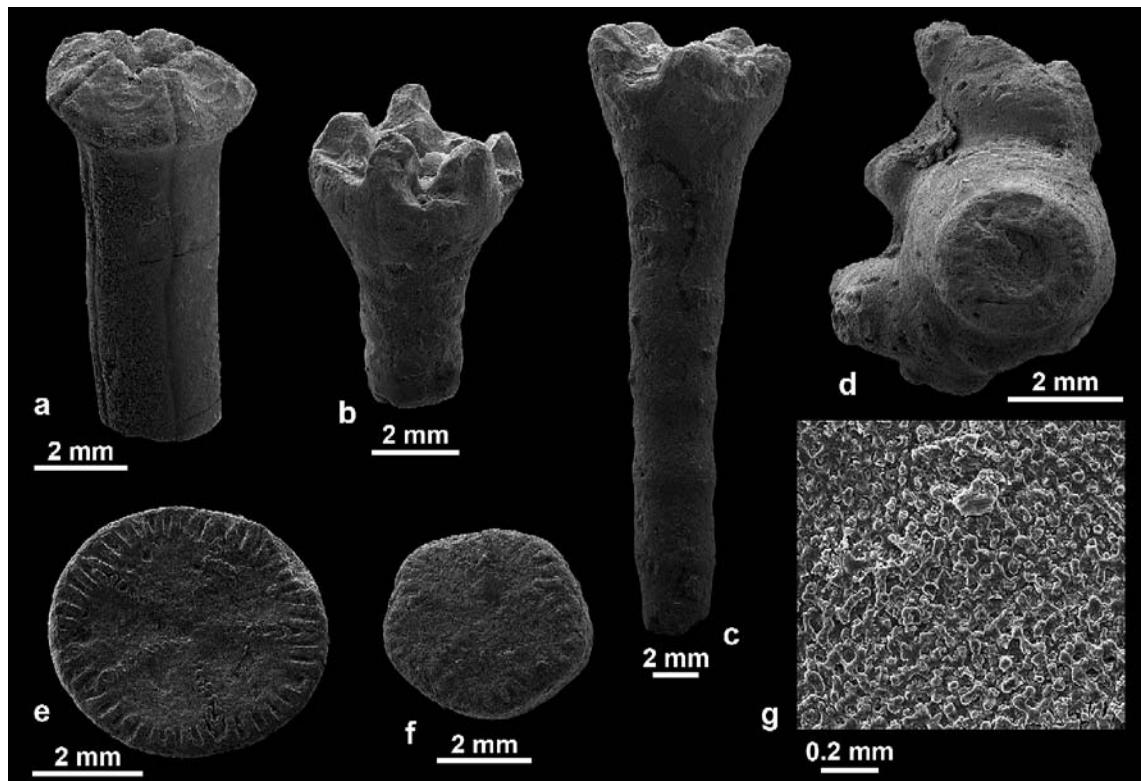


Fig. 10. Crinoids from the Chénier Ravine, Lower Callovian. (a) *Dolichocrinus aberrans* (FSL 710049) cup with fused proximal stem, general view; (b, c) *Phyllocrinus colloti* (FSL 710050, 710051) cups, general views; (d) Cyrtocrinid holdfast (FSL 710052), top side view with distal columnal; (e, f) *Balanocrinus dumortieri* (FSL 710053, 710054), columnals, general views; (g) Stereom in the *Lonchocrinus* sp. ossicle (FSL 710037), detail of Fig. 9b. All scanning electron micrographs. Collections: FSL=Université Lyon 1.

Table 4

Crinoids from the Chénier Ravine (Lower Callovian): results of quantitative analysis on the cyrtocrinids cups (number of samples and percentages)

Cyrtocrinid remains (cups)	This work	Collections FSL	Total samples	Percentages (%)
<i>Eugeniocrinites dumortieri</i>	3	6	9	7.1
<i>Lonchocrinus</i> sp.		2	2	1.6
<i>Cyrtocrinus nutans</i>	13	77	90	70.9
<i>C. nutans voutlensis</i>		4	4	3.1
<i>Gammarocrinites compressus</i>		11	11	8.7
<i>Phyllocrinus colloti</i>		9	9	7.1
<i>Dolichocrinus aberrans</i>		2	2	1.6
Total	16	111	127	100.0

Collections: FSL=Université Lyon 1.

barrel-shaped (i.e. low simple cylindrical shape; Fig. 9k) or biconcave-shaped (i.e. cylindrical shape with medial groove; Fig. 9l, m). Goldfuss (1826–1833) and de Loriol (1882–1884) suggested that these two types of columnals may belong to *Eugeniocrinites* and *Cyrtocrinus*, respectively. The only cyrtocrinid holdfasts (Fig. 10d) from the Chénier Ravine are those attached to siliceous sponges (Fig. 6n1). They clearly indicate that cyrtocrinids had ecological preferences for hard substrates. Although very rare, typical primibrachials (ossicles of proximal series of brachials) of cyrtocrinids displaying verrucose external convex surfaces (Fig. 9d) were recognized among the ossicle assemblages. *Lonchocrinus* sp. that bears peculiar axillary primibrachials (brachial supporting two arm branches), with a long spiny process overhanging the secundibrachial rows, is also present (Fig. 9b, c). For Jaekel (1907), this feature typifies the genus *Lonchocrinus* whereas de Loriol (1882–1884) considered these brachial ossicles as merely a characteristic of *Eugeniocrinites*.

## 5. Discussion

### 5.1. Recent deep-sea siliceous sponges and crinoids

#### 5.1.1. Siliceous sponges

Numerous aspects of the biology and ecology of siliceous sponges remain obscure to us partly due to their deep-sea habitat that allows only brief observations *via* remote controlled cameras or submarine dives. Hexactinellids range from 100 to ca. 6000 m but remain rare at depths between 100 and 200 m. They reach a peak of numerical abundance and diversity between 200 and 2000 m, in the bathyal zone beyond the continental shelf (Sara and Vacelet, 1973; Leys and Lauzon, 1998;

Janussen et al., 2004). Recent lithistid sponges live at much shallower depths (200 to ca. 700 m) than hexactinellids, the deepest habitats being occupied by rhizomorines (van Soest and Stentoft, 1988; Pisera, 1997). Exceptionally high concentrations of siliceous sponges occur along the slope areas where water flow dynamics offer optimal conditions (current velocity gradient, sufficient organic particles in suspension, low sedimentation rate) to their settlement and development (Gage and Tyler, 1991). In the Mediterranean Sea, the abrupt cliffs that occur along the fringes of the continental shelf host a remarkably rich fauna of siliceous sponges (Vacelet, 1969, 1979). In general, the uneven topography of the bathyal benthic environments is propitious to the development of high-density populations of hexactinellid sponges (Pérès, 1972). Submarine observations indeed reveal the presence of high concentrations of these organisms near rocky steps where topographic breaks generate turbulence and currents. Regular, symmetrical and erect shapes usually characterize siliceous sponges living at greater depths (Tabachnick, 1991; Finks, 2003). These morphotypes probably represent the most adequate adaptive response of sponges to living in habitats characterized by high sedimentation rate and soft bottom sediments. Recent siliceous sponges obviously adopt erect shapes to raise their body high above the substrate and to maintain their aquiferous system away from turbid or flocculent layers. Moreover, tubular morphologies allow to separate incoming and outgoing water systems thus protecting sponges from ingesting their own wastes in calm water settings (Trammer, 1983). Hexactinellids often anchor to soft sediment by means of a single long siliceous spicule (e.g. *Hyalonema*, see Roux et al., 1991b, pl. IV, Fig. 6) or a tuft of spicules (Roux et al., 1991b, Fig. 2). However, if certain hexactinellids do live on soft, muddy substrate, many species prefer firmer grounds such as fragmentary shells or hard substrates such as rocks (Tabachnick, 1991).

#### 5.1.2. Cyrtocrinid crinoids and other deep-sea crinoids

The stalked crinoid fauna of New Caledonia (France, SW Pacific) has long been considered as the most archaic of all Recent oceans because of close similarities with the Mesozoic crinoid fauna of the Tethyan Ocean (Améziane-Cominardi et al., 1987; Bourseau et al., 1988; Améziane and Roux, 1997). This is confirmed by other faunal elements such as *Nautilus*, pleurotomarian gastropods, sponges, brachiopods, and echinoderms (Améziane-Cominardi et al., 1987; Roux et al., 1991b).

Cyrtocrinids form an extant group of crinoids with well-documented Jurassic ancestors (Manni and Nicosia,



1996; Ausich et al., 1999b). Although scarce in the Lower Jurassic, the group becomes more diverse and abundant in the Middle Jurassic and is represented by seven Recent species distributed in four genera: *Gymnocrinus*, *Holopus*, *Cyathidium* and, *Proeudesicrinus* (Bourseau et al., 1991).

Key-information concerning the biology and ecology of modern cyrtocrinids was obtained in the 1980s owing to successive oceanographic expeditions by French scientists along the bathyal slope of New Caledonia (SW Pacific, Bourseau et al., 1991). These expeditions led to the discovery of a rich cyrtocrinid fauna living at depths between 300 and 500 m. Submarine dives (Roux et al., 1991a,b) made it possible to observe these crinoids in their natural habitat for the first time. For example, *Gymnocrinus richeri* (Bourseau et al., 1987; Fig. 8f) is a small, robust cyrtocrinid that lives attached to hard-grounds on the top of very abrupt seamounts (Norfolk Rise, Loyalty Rise, Richer de Forges et al., 1986; Richer de Forges and Laboute, 1989; Bourseau et al., 1991) where sediment deposition is moderate and currents relatively strong. These studies also revealed extremely close morphological similarities between Recent and Mesozoic cyrtocrinids. *G. richeri* is morphologically close to *Cyrtocrinus* (Fig. 8c, f) and *Hemicrinus* from the Jurassic and would indeed deserve the status of “living fossil”. The cyrtocrinid fauna from New Caledonia also confirms the ecological preference of the group for deeper water settings, strong slopes (ca. 20°), hard substrates (moderate sedimentation rate) and high energy (Roux et al., 1991b), all ecological characteristics that had long been suspected by generations of palaeontologists before Recent species could be observed *in situ*. Monospecific populations of echinoderms also frequently colonize the bathyal abrupt slopes of New Caledonia (Roux et al., 1991b). Cidarid sea urchins, probably with similar tolerance to physical parameters, tend to occupy the same ecological niches as those of cyrtocrinids and, in some cases, may replace them (Roux et al., 1991b). It is worth noting that a comparable situation exists in the Callovian marls of the Chénier ravine (see Thiéry et al., 1928) where both cyrtocrinid and cidarid remains co-occur in skeletal assemblages.

Other crinoids occur in the deep-sea. Among Recent crinoids, the Bathycrinidae live at greatest depths. For example, *Naumachocrinus* was collected at depths between 800 and 1000 m (Bourseau et al., 1991; Amézière and Roux, 1997). Rasmussen (1978) and Bourseau et al. (1991) suggested that *Dolichocrinus* might be the oldest representative of the family Bathycrinidae. Similarly, *Hypalocrinus naresianus*, collected

off the Philippines Islands (South China Sea) at depths exceeding 900 m, (Bourseau et al., 1991), displays striking similarities with some Mesozoic ancestors of the isocrinid representatives such as *Balanocrinus* which has been used as an indicator of deep-sea palaeo-environment (e.g. Roux et al., 1988; Bourseau et al., 1988, 1998). Based on oceanographic expedition results, Roux et al. (2006) noted that the minimal depth for Recent balanocrinids (e.g. *Neocrinus decorus* (Meyer et al., 1978)) is around 250 m, with species living deeper down to 400 m.

## 5.2. Palaeobathymetry and palaeosubstrate of the La Voulte area: evidence from sponges and crinoids

### 5.2.1. Sponges

A series of fossil evidence supported by detailed comparisons with modern and fossil morphological and ecological analogues underpins the notion that the sponge communities of the Chénier Ravine once flourished in dysphotic or aphotic, relatively deep, possibly bathyal settings. These are:

- (1) the dominance of hexactinellids (80.1%) that, in Recent marine environments, characterizes deeper water conditions;
- (2) the presence of lithistids and especially rhizomorphs whose modern representatives occur mostly in the bathyal zone;
- (3) the prevalence of conical shapes erect morphologies (narrow tubular: 28.8%; conical: 16.3%) that typifies most of modern deep-sea sponges;
- (4) the absence of low and flat morphotypes that usually thrived in Upper Jurassic circalittoral environments (Gaillard, 1983; Beresi, 2003);
- (5) the lack of photophilic organisms (microbialites) encrusting the upper part of the external wall of sponges and the lack of sciophilous (=capable of thriving in shade) epizoans (e.g. bryozoans, thecideid brachiopods) in parts facing downwards. This feature does not indicate a precise bathymetrical range but is consistent with dysphotic or aphotic conditions. The benthic environment of the Chénier Ravine was obviously much deeper than the circalittoral zone and may correspond to the slope-basin transition probably in the upper bathyal zone (ca. 200–400 m).

The mode of attachment of certain sponges (those with an encrusting base on crystalline rock) provides some clues concerning the bottom conditions that once prevailed in the Chénier Ravine. It suggests the

existence of both submarine exposures of crystalline rocks and muddy areas where the sponges were preserved. The crystalline exposures may find their origin in the major fault of La Voulte and the fault complex associated with it. The fault system is likely to have played a key-role in creating a sub-marine palaeotopography with substantial breaks and steep reliefs that favoured the colonization by siliceous sponges. Such substrate and topographic heterogeneity is typical of the Recent bathyal slope environments that are characterized by a relatively steep relief, and are scoured by currents and mudflows (Roux et al., 1991a).

### 5.2.2. Crinoids

Recent crinoid morphology and distribution (see previous chapter) provide compelling evidence that the crinoids from the Chénier Ravine lived in relatively deep-sea habitats (at least exceeding 200 m). These are:

- (1) the dominance of cyrtocrinids almost identical to the Recent bathyal representatives of the group;
- (2) the presence of *Dolichocrinus* and *Balanocrinus* that closely resemble typical Recent deep-sea crinoids (the Bathycrinidae and the Isocrinidae Balanocrininae, respectively).

Fossil evidence from cyrtocrinid occurrences also gives support to our interpretation. This group is well documented in the Mesozoic of Europe (see examples in Table 5). One of the richest cyrtocrinid faunas comes from La Pouza (Lower Bathonian, SE France, Dumortier, 1871; Ausich and Simms, 1999; Ausich et al., 1999b) close to La Voulte (Fig. 1). This locality yielded numerous brachiopods and undetermined siliceous sponges (Elmi, 1967). Alméras and Elmi (1996)

suggested, from the brachiopod fauna and sedimentological analyses, that the palaeoenvironment at La Pouza was relatively deep (possibly a slope setting at ca. 150 m of depth). The Middle Oxfordian sponge facies from the Swiss Jura and Swabian Jura are also rich in cyrtocrinid crinoids (Quenstedt, 1874–1876; de Loriol, 1877–1879; Hess, 1975). Evidence from facies associated with sponge bioherms (Ausich et al., 1999b) points to a bathymetrical range possibly exceeding 100 m. The Middle Tithonian of Rogoznik (Pieniny Klippen Belt, Poland) also yielded a remarkable cyrtocrinid fauna in a depositional environment that Pisera and Dzik (1979) and Ausich et al. (1999b) view as corresponding to the top of a seamount below the wave base. The most famous cyrtocrinids are probably those of the Stramberg fauna (Valanginian, Czech Republic) first described by Jaekel (1891). This rich fauna occurs in reddish calcareous mudstones that form in-fillings along the eroded surface of Tithonian limestones. Žitt (1983) interpreted this facies as the irregular surface of palaeo-seamounts. Ausich et al. (1999b) hypothesized that the assumed creviced bottoms of the Stramberg Sea offered optimal habitats for the settlement of cyrtocrinids and compared this palaeoenvironment with Recent Pacific seamounts colonized by *G. richeri*. Other fossil cyrtocrinid faunas from Italy, Hungary and Turkey are also known in similar palaeoenvironments located on structural heights with hardgrounds swept by currents (see Manni and Nicosia, 1996 for references).

*D. aberrans* is present at La Pouza (Lower Bathonian, France, de Loriol, 1882–1884) associated with numerous cyrtocrinids and also occurs in the French “Terres Noires” Formation in a facies consistent with deeper water conditions (Rolin et al., 1990). Numerous specimens were indeed collected (CG) near the carbonate

Table 5  
Examples of Mesozoic cyrtocrinid occurrences

Outcrops	(1) La Pouza, France	(2) Swiss Jura, Swabian Jura	(3) Rogoznik, Poland	(4) Stramberg, Czech Republic
Age	Lower Bathonian	Middle Oxfordian	Middle Tithonian	Valanginian
Cyrtocrinid faunas	<i>Cyrtocrinus</i> <i>Dolichocrinus</i> <i>Eugeniocrinites</i> <i>Gammarocrinites</i> <i>Lonchocrinus</i> <i>Phyllocrinus</i>	<i>Cyrtocrinus</i> <i>Dolichocrinus</i> <i>Eugeniocrinites</i> <i>Pilocrinus</i> <i>Tetracrinus</i>	<i>Apsidocrinus</i> <i>Eudesicrinus</i> <i>Hemicrinus</i> <i>Lonchocrinus</i> <i>Phyllocrinus</i> <i>Psalidocrinus</i> <i>Sclerocrinus</i> <i>Tetanocrinus</i>	<i>Cyrtocrinus</i> <i>Eugeniocrinites</i> <i>Hemibrachiocrinus</i> <i>Hemicrinus</i> <i>Phyllocrinus</i> <i>Sclerocrinus</i> <i>Torynocrinus</i>
Palaeoenvironment	steep slope	sponge bioherms	seamount top	seamount top
Palaeobathymetry	about 150 m	100 m or more	important	important
References	Elmi (1967) Alméras and Elmi (1996)	Ausich et al. (1999) Ausich and Simms (1999)	Pisera and Dzik (1979)	Žitt (1983)

(references in the text).

structures (with associated benthic fauna) previously interpreted as sponge bioherms and now regarded as induced by hydrothermal springs located along the main faults of a passive margin (Gaillard et al., 1985; Rolin et al., 1990).

*C. nutans* that dominates the crinoid assemblages of the Chénier Ravine, may have occupied, along with others robust cyrtocrinids, habitats and ecological niches comparable with those of the Recent *G. richeri* (relatively small endemic populations colonizing bathyal seamounts and hardgrounds where energy is high).

## 6. Implications for the palaeobathymetry of the La Voulte Lagerstätte

The double set of convergent evidence shown by siliceous sponges and crinoids allows an accurate assessment of the bathymetry of the Chénier Ravine and by extension of the La Voulte area during the Callovian. The La Voulte area most likely laid under a substantial water depth, exceeding 200 m (most probably in the upper bathyal zone) around the slope-basin transition. The distinctive submarine topography that characterizes this particular domain in Recent oceans (heterogeneous substrates, active faulting, steep relief with blocks, currents) was likely to have been present in the La Voulte area. This has important bearings on the palaeoenvironmental reconstruction of the associated La Voulte Lagerstätte that, taken by itself, lacks precise sedimentological and faunal criteria. This first attempt to characterize its palaeoenvironmental setting and to tentatively place it within the bathyal zone is consistent with the faunal composition of the La Voulte Lagerstätte. Indeed, its fauna contains vampire squids (Fischer and Riou, 2002), cirrate octopods (Fischer and Riou, 1982a), sea spiders, great span sea stars (Fischer, 2003) that are all indicators of relatively deep-sea conditions (Gage and Tyler, 1991). The enigmatic thylacocephalans (Secrétan, 1985; Vannier et al., 2006) bearing hypertrophied visual organs resembling those of deep-sea crustaceans, if not direct indicators of palaeobathymetry, clearly point to the dysphotic or aphotic conditions.

A tentative reconstruction of the La Voulte area is proposed (Fig. 11) that shows the assumed relations between the La Voulte Lagerstätte and the Chénier Ravine. The overall submarine topography is seen as being dominated by steep blocks generated and controlled by the La Voulte fault and its cortege of transverse faults (e.g. Col de Viau fault separating the Chénier Ravine from the Lagerstätte). The La Voulte fault appears as a major break in the submarine topog-

raphy of the Callovian palaeo-slope. Siliceous sponges and cyrtocrinids were most probably inhabiting this type of environment because it provided them appropriate hydrodynamic conditions and adequate substrates. In addition, this fault-controlled escarpment may have generated local sedimentary slides leading to parautochthonous burial of sponges and crinoids. This setting was certainly favourable to numerous others organisms present in the Chénier Ravine such as sea stars, brachiopods, bivalves, ammonites or, belemnites. The block to which the present-day La Voulte Lagerstätte belongs, possibly benefited from local specific conditions that allowed the exceptional preservation of a vast array of organisms (e.g. deep-sea cephalopods, varied crustaceans, ophiuroids, sea stars and sharks). These favourable conditions may have been induced by the vicinity of hydrothermal vents. Although direct evidence for such vents has not been found yet, the presence of substantial iron deposits clearly related to the activity of the La Voulte fault brings some support to the hypothesis of hydrothermal activity. Moreover, many of the minerals (e.g. pyrite, siderite) preserving the La Voulte fossils are often present at marine hydrothermal settings (see Haymon et al., 1984; Oudin and Constantinou, 1984; Banks, 1985). The mineralization of the soft-bodied organisms was obviously rapid and suggests that unusually high concentrations of dissolved metals, phosphates, carbonates, sulfates, and sulfides were immediately available (Wilby et al., 1996). Rapid interaction between the sediment and the carcasses promoted early diagenetic mineralization, probably mediated by bacteria (Wilby et al., 1996). The fossil assemblages from the Lagerstätte and the Chénier Ravine are virtually contemporaneous and have a similar bathymetry. Their major differences may be explained by the occurrence of hydrothermal activity in the vicinity of the Lagerstätte area that created conditions favourable to: (1) the settlement of a specific community of organisms and, (2) the exceptional preservation of the fauna. These conditions were most probably absent in the Chénier Ravine and allowed neither the colonization of the area by the same organisms as those from the Lagerstätte, nor soft-bodied preservation. Another possible effect of the hydrothermal activity on the marine fauna is the high concentration of flocculent metal minerals that possibly inhibited the development of sponges and crinoids in the Lagerstätte area.

Concerning the palaeobathymetry, Etter (2002b)'s view of a palaeoenvironment situated slightly below the storm wave base is probably underestimated. Fischer (2003)'s interpretation of a bathyal palaeoenvironment

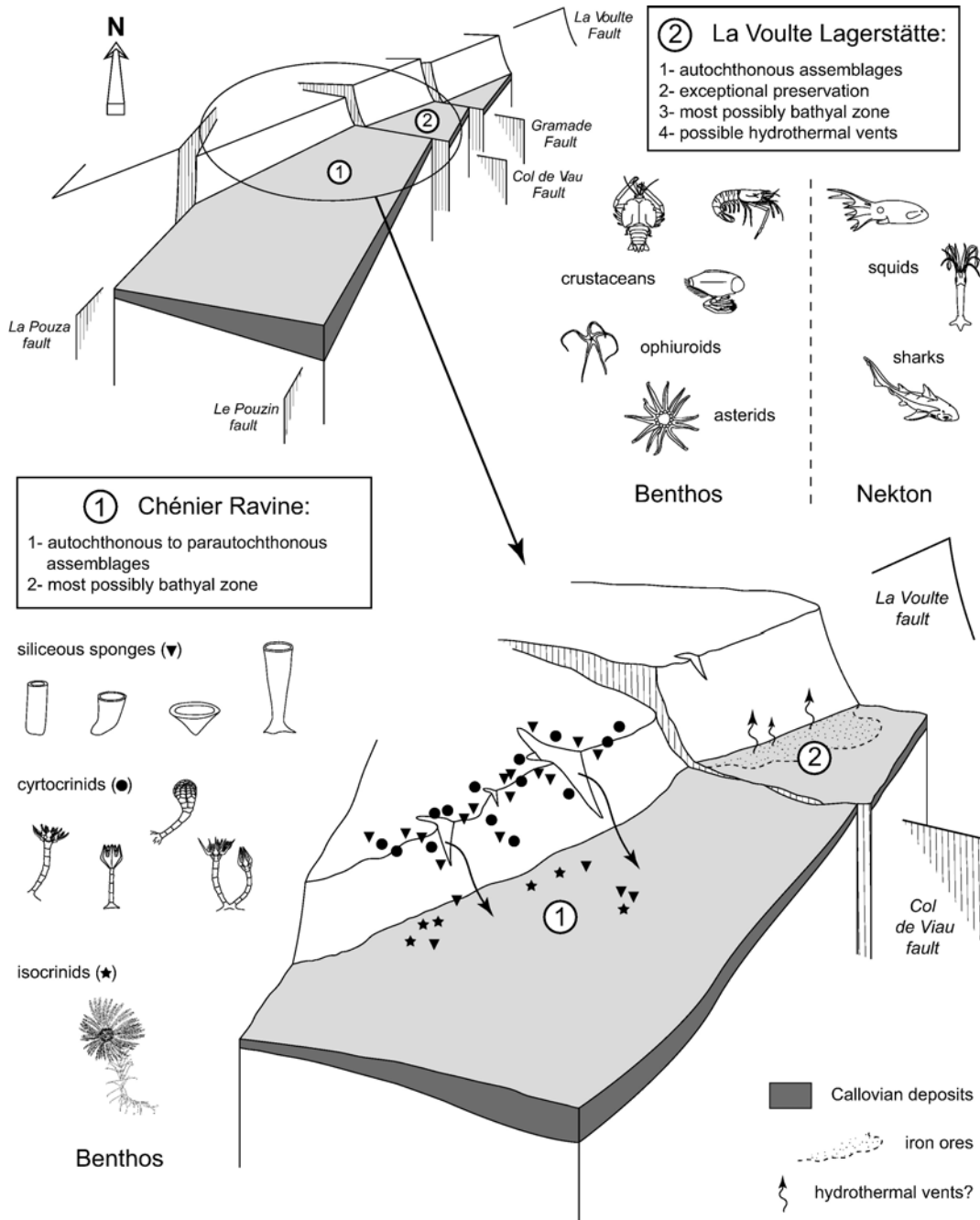


Fig. 11. Palaeoenvironmental reconstruction of the La Voulte area during the Lower Callovian. (1) Chénier Ravine with siliceous sponges and crinoids (black triangles, circles, stars=assumed natural habitat of sponges and crinoids); (2) La Voulte Lagerstätte with diverse crustaceans, echinoderms and, soft-bodied cephalopods. Note steep topography (tilted blocks) generated by local faults.

at La Voulte may be correct but his “Sargasso Sea model” is not supported by existing evidence. The hypothesis of a coastal lagoon (Alessandrello et al., 2004), which obviously does not take geological evidence into account, is rejected. Our results are

consistent with those of Elmi (1990) and Almérás and Elmi (1996). If our interpretations are correct, the La Voulte Lagerstätte may be one of the rare and extremely precious Lagerstätten to have fossilized a deep marine fauna.



## Acknowledgements

This paper is dedicated to the memory of Professor Serge Elmi (Université Lyon 1) who died in January 2007. His great knowledge greatly improved our conclusions.

We are grateful to M. Roux (Université de Reims) for valuable information on Recent marine environments and faunas. We are pleased to acknowledge A. Prieur (Université Lyon 1) and A. Arnaud (Institut Dolomieu, Université de Grenoble) for access to collections. We thank N. PODEVIGNE (Université Lyon 1) for his assistance in photographic work. Contribution UMR5125-07.018.

## References

- Alessandro, A., Bracchi, G., Riou, B., 2004. Polychaete, sipunculan and enteropneust worms from the Lower Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 32 (1), 1–17.
- Alm ras, Y., Elmi, S., 1996. Le genre *Cymatorhynchia* Buckman (Brachiopoda, Rhynchonellacea) dans le Bajocien-Bathonien de la bordure vivaro-c venole (Bassin du Sud-Est). *Cadre stratigraphique et pal og ographique*. *Beringeria* 18, 201–245.
- Am ziane, N., Roux, M., 1997. Biodiversity and historical biogeography of stalked crinoids (Echinodermata) in the deep sea. *Biodiversity and Conservation* 6, 1557–1570.
- Am ziane-Cominardi, N., Bourseau, J.-P., Roux, M., 1987. Les crino ides p doncul s de Nouvelle-Cal donie (SW Pacifique): une faune bathyale ancestrale issue de la M sog e m sozo ique. *Comptes Rendus de l'Acad mie des Sciences, Paris* 304 (1), 15–18.
- Arendt, Y.A., 1974. The Sea Lilies Cyrtocrinids. *Transactions of the Palaeontological Institute. Academy of Sciences of the U.S.S.R.*, vol. 144, pp. 1–251 (in Russian).
- Ausich, W.I., Simms, M.J., 1999. Ecology and ecological interactions. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 55–59.
- Ausich, W.I., Brett, C.E., Hess, H., Simms, M.J., 1999a. Crinoid form and function. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 3–30.
- Ausich, W.I., Donovan, S.K., Hess, H., Simms, M.J., 1999b. Fossil occurrence. In: Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. (Eds.), *Fossil Crinoids*. Cambridge University Press, pp. 41–49.
- Banks, D.A., 1985. A fossil hydrothermal worm assemblage from the Tynagh lead-zinc deposit in Ireland. *Nature* 313, 128–131.
- Beresi, M.S., 2003. Oxfordian sponge association from the Neuqu n basin, Mendoza, west central Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 16, 105–112.
- Bourseau, J.-P., Am ziane-Cominardi, N., Roux, M., 1987. Un Crino ide p doncul  nouveau (Echinodermes), repr sentant actuel de la famille jurassique des Hemicrinidae: *Gymnocrinus richeri* nov. sp. des fonds bathyaux de Nouvelle-Cal donie (S.W. Pacifique). *Comptes Rendus de l'Acad mie des Sciences, Paris* 305 (3), 595–599.
- Bourseau, J.-P., Cominardi, N., Roux, M., 1988. La zonation bathym trique des Crino ides p doncul s actuels: un mod le de r f rence pour les reconstitutions pal obathym triques. *G ologie M diterran enne* 15 (1), 83–89.
- Bourseau, J.-P., Am ziane-Cominardi, N., Avocat, R., Roux, M., 1991. Echinodermata : Les Crino ides p doncul s de Nouvelle-Cal donie. In: Crosnier, A. (Ed.), *R sultats des Campagnes MUSORS-TOM, Volume 8. M moires du Mus um National d'Histoire Naturelle, (A)*, vol. 151. Editions du Mus um, Paris, pp. 229–333.
- Bourseau, J.-P., David, J., Roux, M., Bertrand, D., Clochard, V., 1998. *Balanocrinus maritimus* nov. sp., crino ide p doncul  nouveau du Kimm ridgien inf rieur de La Rochelle (Charente-Maritime, France). *Geobios* 31 (2), 215–227.
- Brett, C.E., 1985. *Tremichnus*: a new ichnogenus of circular-parabolic pits in fossil echinoderms. *Journal of Paleontology* 59 (3), 625–635.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2002. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Carriol, R.P., Riou, B., 1991. Les Dendrobranchiata (Crustacea, Decapoda) du Callovien de La Voulte-sur-Rh ne. *Annales de Pal ontologie* 77 (3), 143–160.
- David, J., Roux, M., Messing, C.G., Am ziane, N., 2006. Revision of the pentacrinid stalked crinoids of the genus *Endoxocrinus* (Echinodermata, Crinoidea), with a study of environmental control of characters and its consequences for taxonomy. *Zootaxa* 1156, 1–50.
- de Loriol, P., 1877–1879. Monographie des crino ides fossiles de la Suisse. *M moires de la Soci t  Pal ontologique Suisse* 4–6, 1–300.
- de Loriol, P., 1882–1884. Crino ides. *Pal ontologie fran aise ou description des fossiles de la France, animaux invert br s, terrain jurassique* 11 (1), 1–627.
- de Loriol, P., 1884–1889. Crino ides. *Pal ontologie fran aise ou description des fossiles de la France, animaux invert br s, terrain jurassique* 11 (2), 1–580.
- Dumortier, E., 1871. Sur quelques gisements de l'Oxfordien inf rieur de l'Ard che. *Savy, Paris*.
- Elmi, S., 1967. Le Lias sup rieur et le Jurassique moyen de l'Ard che. *Documents des Laboratoires de G ologie de la Facult  des Sciences de Lyon* 19 (2), 257–507.
- Elmi, S., 1990. Stages in the evolution of late Triassic and Jurassic carbonate platforms: the western margin of the Subalpine Basin (Ard che, France). In: Tucker, M.E., Wilson, J.L., Crevello, P.D., Sarg, J.R., Read, J.F. (Eds.), *Carbonate Platforms, Facies, Sequences and Evolution*, vol. 9. Blackwell Scientific Publications, pp. 109–144.
- Enay, R., Guiraud, R., Ricou, L.E., Mangold, C., Thierry, J., Cariou, E., Bellion, Y., Dercourt, J., 1993a. Callovian (162 to 158 Ma). In: Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (Eds.), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Explanatory Notes*. Gauthier-Villars, Paris, pp. 81–95.
- Enay, R., Guiraud, R., Ricou, L.E., Mangold, C., Thierry, J., Cariou, E., Bellion, Y., Dercourt, J., 1993b. Callovian palaeoenvironments (162 to 158 Ma). In: Dercourt, J., Ricou, L.E., Vrielynck, B. (Eds.), *Atlas Tethys Palaeoenvironmental Maps. Maps*. BEICIP-FRAN-LAB, Rueil-Malmaison.
- Etter, W., 2002a. Solnhofen: plattenkalk preservation with *Archaeopteryx*. In: Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J.W., Tang, C.M. (Eds.), *Exceptional Fossil Preservation, A Unique View on the Evolution of Marine Life*, pp. 327–352.
- Etter, W., 2002b. La Voulte-sur-Rh ne: exquisite cephalopod preservation. In: Bottjer, D.J., Etter, W., Hagadorn, J.W., Tang, C.M. (Eds.), *Exceptional Fossil Preservation, A Unique View on the Evolution of Marine Life*, pp. 293–305.
- Feldman, H.R., Brett, C.E., 1998. Epi- and endobiotic organisms on Late Jurassic crinoid columns from the Negev Desert, Israel: implications for co-evolution. *Lethaia* 31 (1), 57–71.



- Finks, R.M., 2003. Functional morphology and adaptation. In: Kaesler, R.L. (Ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera. The Geological Society of America and the University of Kansas 211–222.
- Fischer, J.C., 2003. Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 89, 223–252.
- Fischer, J.C., Riou, B., 1982a. Le plus ancien Octopode connu (Cephalopoda, Dibranchiata): *Proteroctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 295 (2), 277–280.
- Fischer, J.C., Riou, B., 1982b. Les Teuthoïdes (Cephalopoda, Dibranchiata) du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 68 (4), 295–325.
- Fischer, J.C., Riou, B., 2002. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp., vampyromorphe (Cephalopoda, Coleoidea) du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie* 88, 1–17.
- Fournet, J., 1843. Etudes sur le terrain jurassique et les minerais de fer de l'Ardèche. *Annales de la Société d'Agriculture, des Sciences de Lyon* 6 (1), 1–35.
- Gage, J.D., Tyler, P.A., 1991. *Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-sea Floor*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gaillard, C., 1983. Les biohermes à Spongiaires et leur environnement dans l'Oxfordien du Jura méridional. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 90, 1–515.
- Gaillard, C., Bourseau, J.-P., Boudeulle, M., Pailleret, P., Rio, M., Roux, M., 1985. Les pseudo-biohermes de Beauvoisin (Drôme): un site hydrothermal sur la marge téthysienne à l'Oxfordien ? *Bulletin de la Société géologique de France* 1, 69–78.
- Goldfuss, A., 1826–1833. *Petrefacta Germaniae* 1–4, List and Franke, Leipzig, 1–252.
- Gwinner, M.P., 1976. Origin of the Upper Jurassic Limestones of the Swabian Alb (Southwest Germany). *Contributions to Sedimentology* 5, 1–75.
- Haymon, R.M., Koski, R.A., Sinclair, C., 1984. Fossils of hydrothermal vent worms from Cretaceous sulfide ores of the Samail Ophiolite, Oman. *Science* 223, 1407–1409.
- Hess, H., 1960. Neubeschreibung von *Geocoma elegans* (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Eclogae geologicae Helveticae* 53 (1), 335–385.
- Hess, H., 1975. Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel 8, 1–130.
- Jaekel, O., 1891. Ueber Holopocriniden mit besonderer Berücksichtigung der Stramberger Formen. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 43 (3), 553–670.
- Jaekel, O., 1907. Ueber die Körperform der Holopocriniden. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Festband*, part. 272–309.
- Janussen, D., Tabachnick, K.R., Tendal, O.S., 2004. Deep-sea Hexactinellida (Porifera) of the Weddell Sea. *Deep-sea Research. Part 2. Topical Studies in Oceanography* 51 (14–16), 1857–1882.
- Lagneau-Hérengrer, L., 1951. Sur les gisements à spongiaires siliceux du Jurassique supérieur français. *Bulletin de la Société géologique de France* 1 (1–3), 67–74.
- Leys, S.P., Lauzon, N.R.J., 1998. Hexactinellid sponge ecology: growth rates and seasonality in deep water sponges. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 230, 111–129.
- Lory, C., 1854. Compte rendu de l'excursion de La Voulte. Réunion extraordinaire de la Société géologique de France à Valence, Séance du 6 septembre 1854. *Bulletin de la Société géologique de France* 11 (2), 736–746.
- Macurda Jr., D.B., Meyer, D.L., 1974. Feeding posture of modern stalked crinoids. *Nature* 247, 394–396.
- Macurda Jr., D.B., Meyer, D.L., 1976. The identification and interpretation of stalked crinoids (Echinodermata) from deep-water photographs. *Bulletin of Marine Science* 26 (2), 205–215.
- Manni, R., Nicosia, U., 1996. A history of cyrtocrinid evolution. *Palaeopelagos* 6, 3–17.
- Melh, D., 1992. Die Entwicklung der Hexactinellida seit dem Mesozoikum, Paläobiologie, Phylogenie und Evolutionsökologie. *Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen E2*, 1–164.
- Messing, C.G., 1985. Submersible observations of deep-water crinoid assemblages in the tropical western Atlantic Ocean. In: Keegan, B.F., O'Connor, B.D.S. (Eds.), *Echinodermata-Proceedings of the 5th international echinoderm conference, Galway, 24–29 September 1984*. Balkema, Rotterdam, pp. 185–193.
- Meyer, D.L., Messing, C.G., Macurda Jr., D.B., 1978. Zoogeography of tropical western Atlantic Crinoidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science* 28 (3), 412–441.
- Moret, L., 1926. Note préliminaire sur les Spongiaires jurassiques de La Voulte (Ardèche) et de Trept (Isère). *Bulletin mensuel de l'Association Française pour l'Avancement des Sciences, Lyon*, pp. 291–293.
- Moret, L., 1928. Les Spongiaires siliceux du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), *Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône*, vol. 11 (13), pp. 123–140.
- Olivier, N., Pittet, B., Mattioli, E., 2004. Palaeoenvironmental control on sponge-microbialite reefs and contemporaneous deep-shelf marl-limestone deposition (Late Oxfordian, southern Germany). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212 (3–4), 233–263.
- Oudin, E., Constantinou, G., 1984. Black smoker chimney fragments in Cyprus sulphide deposits. *Nature* 308, 349–353.
- Pérens, J.M., 1972. Observations effectuées dans les parages de Madère au cours de deux plongées au bathyscape "Archimède". *Centre National pour l'Exploration des Océans* 3, 27–41.
- Pisera, A., 1997. Upper Jurassic siliceous sponges from the Swabian Alb: taxonomy and paleoecology. *Palaeontologia Polonica* 57, 1–216.
- Pisera, A., Dzik, J., 1979. Tithonian crinoids from Rogoznik (Pieniny Klippen Belt, Poland) and their evolutionary relationships. *Eclogae geologicae Helveticae* 72 (3), 805–849.
- Quenstedt, F.A., 1874–1876. Echinodermen (Asteriden und Encriniden). *Petrefactenkunde Deutschlands*, vol. 4. Fues' Verlag, Leipzig, pp. 1–742.
- Quenstedt, F.A., 1878. *Petrefactenkunde Deutschlands*, vol. 5. Laupp und Siebeck, Leipzig, pp. 449–612.
- Rasmussen, H.W., 1961. A monograph on the Cretaceous crinoidea. *Biologiske Skrifter udgivet af Det Kongelige Danske Videnskabskabernes Selskab* 12 (1), 1–428.
- Rasmussen, H.W., 1978. Articulata. In: Moore R.C., Teichert C. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part T Echinodermata 2*. The Geological Society of America and the University of Kansas 813–1027.
- Reid, R.E.H., 2004a. Mesozoic and Cenozoic desmosponges: Rhizomorina and suborder uncertain. In: Kaesler, R.L. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera*. The Geological Society of America and the University of Kansas, pp. 275–317.
- Reid, R.E.H., 2004b. Mesozoic and Cenozoic hexactinellid sponges: Lyssacinosa and Hexactinosa. In: Kaesler, R.L. (Ed.) *Treatise on*

- Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera. 3. The Geological Society of America and the University of Kansas, pp. 449–511.
- Reid, R.E.H., 2004c. Mesozoic and Cenozoic hexactinellid sponges: *Lychniscosa* and order uncertain. In: Kaesler, R.L. (Ed.) Treatise on Invertebrate Paleontology, Part E (Revised), Porifera. 3. The Geological Society of America and the University of Kansas, pp. 513–556.
- Richer de Forges, B., Laboute, P., 1989. La campagne MUSORSTOM 6 sur la ride des Iles Loyauté (N.O. "Alis" du 12 au 26 février 1989). Rapports scientifiques et techniques ORSTOM Nouméa, Sciences de la Mer. Biologie Marine 51, 1–38.
- Richer de Forges, B., Grandperrin, R., Laboute, P., 1986. La campagne Chacal II sur les guyots de la ride de Norfolk (N.O. "Coriolis", 26 octobre–1er novembre 1986). Rapports scientifiques et techniques ORSTOM Nouméa, Sciences de la Mer. Biologie Marine 42, 1–41.
- Rolin, Y., Gaillard, C., Roux, M., 1990. Ecologie des pseudobiohermes des Terres Noires jurassiques liés à des paléo-sources sous-marines. Le site oxfordien de Beauvoisin (Drôme, Bassin du Sud-Est, France). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 80, 79–105.
- Roux, M., Bourseau, J.-P., Bas, T., Dumont, T., de Graciansky, P.-C., Lemoine, M., Rudkiewicz, J.-L., 1988. Bathymetric evolution of the Tethyan margin in the western Alps (data from stalked crinoids): a reappraisal of eustatism problems during the Jurassic. Bulletin de la Société géologique de France 4 (4), 633–641.
- Roux, M., Bouchet, P., Bourseau, J.-P., Gaillard, C., Grandperrin, R., Guille, A., Laurin, B., Monniot, C., Richer de Forges, B., Rio, M., Segonzac, M., Vacelet, J., Zibrowius, H., 1991a. L'environnement bathyal au large de la Nouvelle-Calédonie: résultats préliminaires de la campagne CALSUB et conséquences paléocéologiques. Bulletin de la Société géologique de France 162 (4), 675–685.
- Roux, M., Bouchet, P., Bourseau, J.-P., Gaillard, C., Grandperrin, R., Guille, A., Laurin, B., Monniot, C., Richer de Forges, B., Rio, M., Segonzac, M., Vacelet, J., Zibrowius, H., 1991b. L'étagement du benthos bathyal observé à l'aide de la soucoupe Cyana. In: Lambert, B., Roux, M. (Eds.), L'environnement Carbonaté Bathyal en Nouvelle-Calédonie (Programme Envimarges). Documents et Travaux, vol. 15. IGAL, Paris, pp. 151–165.
- Roux, M., Cahuzac, B., Sztrákos, K., 2006. Les paléoenvironnements éocènes à crinoïdes pédonculés des marnes de Miretrain (Angoumé, SW France): interprétations paléobathymétriques. Comptes Rendus Géosciences, Paris 338 (1), 262–271.
- Sara, M., Vacelet, J., 1973. Ecologie des Démosponges. In: Grassé, P.P. (Ed.), Traité de Zoologie, vol. 3. Masson, Paris, pp. 462–576.
- Sayn, G., Roman, F., 1928. Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon 11 (13), 1–165.
- Schweigert, G., Garassino, A., Riou, B., 2006. First record of *Stenochirus* Oppel, 1861 (Crustacea: Decapoda: Stenochiridae) from the Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhône. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte 2, 65–77.
- Secrétan, S., 1983. Une nouvelle classe fossile dans la super-classe des Crustacés: Conchyliocarida. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 296 (2), 741–743.
- Secrétan, S., 1985. Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationship to Malacostraca and postulated behaviour. Transactions of the Royal Society of Edinburgh 76, 381–389.
- Secrétan, S., Riou, B., 1983. Un groupe énigmatique de crustacés, ses représentants du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. Annales de Paléontologie 69 (2), 59–97.
- Secrétan, S., Riou, B., 1986. Les Mysidacés (Crustacea, Peracarida) du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. Annales de Paléontologie 72 (4), 295–323.
- Tabachnick, K.R., 1991. Adaptation of the Hexactinellid sponges to deep-sea life. In: Reitner, J., Keupp, H. (Eds.), Fossil and Recent Sponges. Springer-Verlag, Berlin, pp. 378–386.
- Tabachnick, K.R., Reisinger, H., 2002. Dictionary of Hexactinellida. In: Hooper, J.N.A., van Soest, R.W.M. (Eds.), Systema Porifera: a guide to classification of Sponges. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 1224–1229.
- Thiéry, P., Lambert, J., Collignon, M., 1928. Note sur quelques Echinides de la région de La Voulte. In: Sayn, G., Roman, F. (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône, vol. 11 (13), pp. 81–103.
- Trammer, J., 1983. The relation of the morphological type of a sponge to water turbulence. Speculations in Science and Technology 6, 143–146.
- Vacelet, J., 1969. Eponges de la Roche du Large et de l'étage bathyal de Méditerranée (récoltes de la soucoupe plongeante Cousteau et dragages). Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle. Série A, Zoologie 59, 145–219.
- Vacelet, J., 1979. La place des Spongiaires dans les systèmes trophiques marins. In: Lévi, C., Boury-Esnault, N. (Eds.), Biologie des Spongiaires (Sponge Biology). Colloques Internationaux du CNRS, vol. 291. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, pp. 259–270.
- Vannier, J., Chen, J.-Y., Huang, D.-Y., Charbonnier, S., Wang, X.-Q., 2006. The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods. Acta Palaeontologica Polonica 51 (2), 201–214.
- van Soest, R.W.M., Stenfort, N., 1988. Barbados deep-water sponges. Studies on the Fauna of Curacao and Other Caribbean Islands 70, 1–75.
- van Straelen, V., 1922. Les crustacés décapodes du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris 175, 982–983.
- van Straelen, V., 1923. Les Mysidacés du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Bulletin de la Société géologique de France 23 (4), 431–439.
- van Straelen, V., 1925. Contribution à l'étude des Crustacés décapodes de la période jurassique. Mémoires de la Classe des sciences. Académie royale de Belgique 7 (2).
- Wilby, P.R., Briggs, D.E.G., Riou, B., 1996. Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. Geology 24 (9), 847–850.
- Žižt, J., 1983. Spoon-like crinoids from Stramberk (Lower Cretaceous, CSSR). Acta Musei Nationalis Pragae 39B (2), 69–114.

## ANNEXE 3

Proceedings of the Royal Society of London B  
*Article publié*

**Charbonnier, S., Vannier, J., Riou, B.,** New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. Proceedings of the Royal Society of London B 274, 2555–2561.

# New sea spiders from the Jurassic La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte

S. Charbonnier<sup>1,\*</sup>, J. Vannier<sup>1</sup> and B. Riou<sup>2</sup>

<sup>1</sup>UMR 5125 PEPS, CNRS, Université Lyon 1, Campus de la Doua, Bâtiment Géode,  
69622 Villeurbanne Cedex, France

<sup>2</sup>Musée de Paléontologie, 4 quai Anatole France, 07800 La Voulte-sur-Rhône, France

The diverse and exceptionally well-preserved pycnogonids described herein from the Middle Jurassic La Voulte Lagerstätte fill a 400 Myr gap of knowledge in the evolutionary history of this enigmatic group of marine arthropods. They reveal very close morphological and functional (locomotion, feeding) similarities with present-day pycnogonids and, by contrast, marked differences with all Palaeozoic representatives of the group. This suggests a relatively recent, possibly Mesozoic origin for at least three major extant lineages of pycnogonids (Ammonotheidae, Colossendeidae, Endeidae). Combined evidence from depositional environment, faunal associates and recent analogues indicate that the La Voulte pycnogonids probably lived in the upper bathyal zone (*ca* 200 m). Our results point to a remarkable morphological and ecological stability of this arthropod group over at least 160 Myr and suggest that the colonization of the deep sea by pycnogonids occurred before the Jurassic.

**Keywords:** Arthropoda; Pycnogonida; Jurassic; Callovian; Lagerstätte

## 1. INTRODUCTION

Present-day pycnogonids or sea spiders constitute a small group of more than 1300 described species (Arango & Wheeler 2007). They resemble arachnids and are particularly recognizable by their extremely long legs, prominent proboscis, ovigers and vestigial abdomen. They occupy a wide range of exclusively marine habitats from shallow water to abyssal depths. Details on their biology and body plan are summarized in Arnaud & Bamber (1987) and Vilpoux & Walossek (2003).

Pycnogonids have long been considered as an enigmatic group of arthropods. Recent attempts to clarify their affinities by using both morphological and molecular methods have provided a wealth of new information, but have still not resulted in a consensus. There are two different phylogenetic questions concerning the controversial affinities of pycnogonids: (i) the internal phylogeny of Pycnogonida mostly discussed from a cladistic perspective (Arango 2002, 2003; Arango & Wheeler 2007) and (ii) the position of pycnogonids within Arthropoda (Dunlop & Arango 2005). Pycnogonids are generally regarded as a sister group of the Euchelicerata or as the sister group of all other euarthropods (Siveter *et al.* 2004; Giribet *et al.* 2005; Maxmen *et al.* 2005; Hassanin 2006; Jager *et al.* 2006; Manuel *et al.* 2006). Obviously, a large part of the uncertainties and lack of consensus concerning the evolutionary history of pycnogonids is due to the patchiness of the fossil record. Two sets of fossil evidence both obtained recently from exceptional sites have been of crucial importance to this issue, but they concern only the early evolutionary stages of the group. (i) Three-dimensionally preserved undoubted pycnogonid

larvae (*Cambropycnogon klausmuelleri*) from the *ca* 500 Myr old 'Orsten' deposits (Waloszek & Dunlop 2002) point to a remote origin of pycnogonids with a body plan established by at least the Cambrian times. (ii) The complete anatomy of an adult pycnogonid (*Haliestes dasos*) reconstructed digitally from a specimen embedded in Silurian (*ca* 425 Myr) carbonate concretion of the Herefordshire Lagerstätte (Siveter *et al.* 2004) demonstrates that the group was present in Lower Palaeozoic marine communities, with gross morphologies resembling those of recent pycnogonids, although lacking demonstrably close relations to any extant lineage. Similarly, the four described species (*Palaeoisopus problematicus*, *Palaeopantopus maucheri*, *Palaeothea devonica* and *Flagellopantopus blocki*) from the Devonian (*ca* 400 Myr) Hunsrück Slate Lagerstätte (Bergström *et al.* 1980; Bartels *et al.* 1998; Poschmann & Dunlop 2006) do not reveal the origin of recent forms (table 1). Fossil pycnogonids have been also reported from the Jurassic of Solnhofen, Germany, but these are now recognized as phyllosoma larvae of decapod crustaceans (Waloszek & Dunlop 2002). The group has no previous record in the Mesozoic or Tertiary.

We describe here three new species of pycnogonid from the *ca* 160 Myr Callovian Lagerstätte of La Voulte-sur-Rhône (France). Their excellent preservation allows detailed anatomical comparisons with both Palaeozoic and Recent forms. In addition to this, evidence from faunal associates and depositional environment indicate that pycnogonids were already members of the deep-water marine communities in the Jurassic.

## 2. MATERIAL AND METHODS

Seventy complete or fragmentary specimens of pycnogonids come from the La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte (Ardèche, SE France). They have been collected from a *ca* 4 m thick

\* Author for correspondence (sylvain.charbonnier@univ-lyon1.fr).

Electronic supplementary material is available at <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.0848> or via <http://www.journals.royalsoc.ac.uk>.



Table 1. Palaeozoic fossil species of pycnogonids described in the literature.

species	localities	formation and age	references
<i>Flagellopantopus blocki</i>	Germany	Hunsrück state. Lower Devonian (ca 400 Myr)	Poschmann & Dunlop (2006)
<i>Palaeoisopus problematicus</i>	Germany	Hunsrück state. Lower Devonian (ca 400 Myr)	Bergström <i>et al.</i> (1980)
<i>Palaeopantopus maucheri</i>	Germany	Hunsrück state. Lower Devonian (ca 400 Myr)	Bergström <i>et al.</i> (1980)
<i>Palaeothea devonica</i>	Germany	Hunsrück state. Lower Devonian (ca 400 Myr)	Bergström <i>et al.</i> (1980)
<i>Haliestes dasos</i>	England	Herefordshire, Lower Silurian (ca 425 Myr)	Siveter <i>et al.</i> (2004)
<i>Cambropycnogon klausmuelleri</i>	Sweden	Orsten. Upper Cambrian (ca 500 Myr)	Waloszek & Dunlop (2002)

marly horizon in the Lower Callovian Gracilis Zone (Middle Jurassic, ca 160 Myr; see Fischer (2003) for lithological details). Pyritization mediated by bacteria combined with rapid burial in anoxic fine sediments probably led to the preservation of the soft-bodied and chitinous features (Wilby *et al.* 1996). The majority of specimens are preserved in dorsal view with their limbs spread out; only a few of them are curled up. In many cases, the mineralization obscures fine details such as of joints, ornament and setae. The absence of disarticulation in most specimens indicates that post-mortem transportation and decay were limited at the time of burial. Several rock slabs display numerous pycnogonids associated with abundant exceptionally preserved organisms on the surface of the same bedding plane (e.g. ophiuroids, coleoids, crustaceans, thylacocephalans), suggesting *in situ* assemblages. The material was mechanically prepared with fine needles and a sandblaster. Several rock slabs were X-rayed in order to study the three-dimensional aspect of pycnogonids embedded in sediment and to evaluate their numerical abundance. This method did not reveal supplementary external or internal anatomical details.

Recent pycnogonids from the zoological collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, were used for comparative studies. Fossil type specimens are registered in the public Collections of the Département de l'Ardèche, Privas (LAGER numbers).

### 3. SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY: DESCRIPTION OF NEW TAXA

Phylum: Arthropoda, Subphylum: Chelicerata, Class: Pycnogonida (classification *sensu* Waloszek & Dunlop 2002)

#### (a) *Uncertain family (possibly Ammotheidae)*

##### (i) *Palaeopycnogonides n. gen.*

- (i) *Type species.* *Palaeopycnogonides gracilis* n. sp.
- (ii) *Derivation of name.* Alluding to the antiquity of modern pycnogonids.
- (iii) *Diagnosis.* Four pairs of long multi-articulated legs; short cylindrical proboscis with circular mouth; dome-shaped ocular tubercle equidistant to anterior and posterior margins of cephalosoma; single-segmented small chelifores at the base of the proboscis; three-segmented trunk with well-delineated lateral processes bearing distal rounded protuberances. Palps and ovigers absent or not preserved; abdomen lacking or vestigial.

##### (ii) *Palaeopycnogonides gracilis n. sp.*

figure 1a,b

- (i) *Type locality and stratigraphy.* Ravin des Mines, near La Boissine, La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, SE France; Middle Jurassic, Lower Callovian, Gracilis Biozone.

- (ii) *Type material.* Holotype (LAGER.2007.1.1) and paratypes (LAGER.2007.1.2.1 and LAGER.2007.1.2.2 (both on the same slab), LAGER.2007.1.3), all from type locality (ca 50 additional specimens).

- (iii) *Derivation of name.* Alluding to its slender walking legs and to the Gracilis ammonite Biozone (Callovian) in which this species occurs.

- (iv) *Diagnosis.* As for genus.

- (v) *Description.* Body length (*L*; from distal trunk to proboscis tip) up to ca 1.8 cm with leg span ca 6.7 cm. Length of cephalosoma ca 10% *L*. Ocular tubercle as a small dome-like feature, equidistant to anterior and posterior margins of the cephalosoma. No discernable eyes. Short and cylindrical proboscis (ca 35% *L*), directed downwards in paratype LAGER.2007.1.2.1 (electronic supplementary material 1, figures a and b) with slightly thickened basis and distal circular oral opening. Cephalosoma appendages represented by 1-segmented minute chelifores and the first pair of walking legs. No palps and ovigers visible in any specimen (confirmed by X-ray). Trunk (ca 55% *L*) divided in three sub-cylindrical segments, each bearing a pair of walking legs attached to trunk via well-developed lateral processes. No abdomen visible. Each leg with nine segments (presumed joints indicated by folds) as in modern pycnogonids (three coxae, femur, first and second tibiae, tarsus, propodus and claw; respectively ca 0.2, 0.4, 0.2, 0.7, 0.6, 0.5, 0.2, 0.7 and 0.4 cm in paratype LAGER.2007.1.2.2 (electronic supplementary material 1, figures c and d)). No auxiliary claw(s) preserved. Walking legs of cephalosoma and trunk all identical. Lateral processes with distal rounded dorsal protuberances (electronic supplementary material 1, figures c–f). No cuticular external ornament (e.g. setae, spines) visible.

#### (b) *Uncertain family (possibly Colossendeidae)*

##### (i) *Colossopantopodus n. gen.*

- (i) *Type species.* *Colossopantopodus boissinensis* n.sp.
- (ii) *Derivation of name.* From Greek *kolossos* (=giant) alluding to its large size.
- (iii) *Diagnosis.* Four pairs of long, thick, multi-articulated walking legs; very long and sub-cylindrical proboscis; dorsal ocular tubercle not visible; long and 10-segmented ovigers; chelifores and palps absent or not preserved (confirmed by X-ray); thin trunk without external segmentation; abdomen lacking or vestigial.

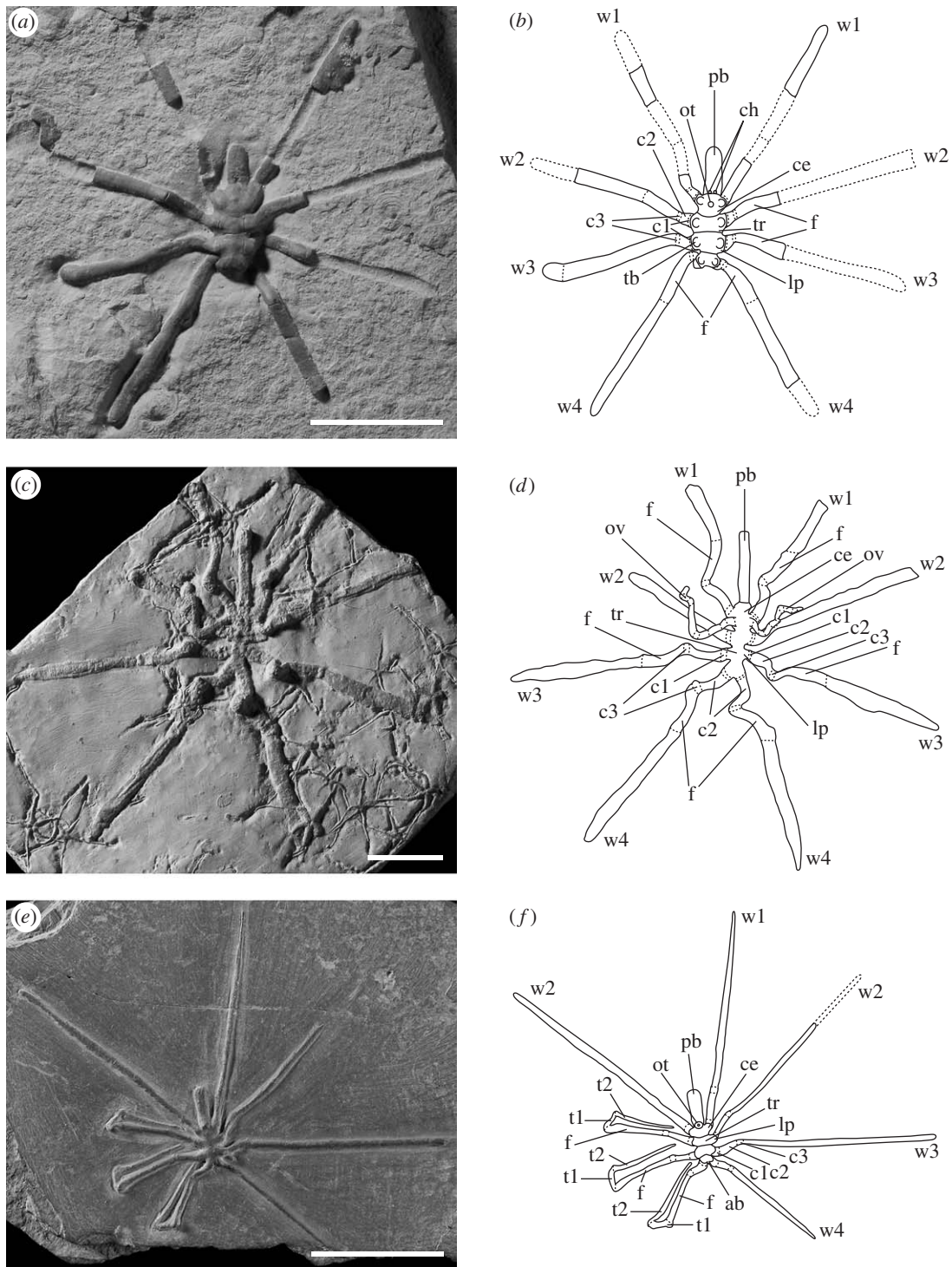


Figure 1. Pycnogonids from La Voulte (Jurassic): dorsal (a,b,e,f) and ventral (c,d) views and drawings from photographs. (a,b) *Palaeopycnogonides gracilis* n. gen. n. sp., holotype, LAGER.2007.1.1. (c,d) *Colossopantopodus boissinensis* n. gen. n. sp., holotype, LAGER.2007.1.4. (e,f) *Palaeoendeis elmii* n. gen. n. sp., holotype, LAGER.2007.1.5. ab, abdomen; ce, cephalosoma; ch, chelicera; c1–3, coxae 1–3; f, femur; lp, lateral process; ot, ocular tubercle; ov, oviger; pb, proboscis; tb, tubercle; tr, trunk; t1,2, tibiae 1,2; w1–w4, walking legs 1–4. Scale bars, 2 cm. (see electronic supplementary material 1 for additional figured specimens).

(ii) *Colossopantopodus boissinensis* n. sp.  
figure 1c,d

- (i) *Type locality and stratigraphy.* As for *Palaeopycnogonides gracilis* n. sp.
- (ii) *Type material.* Holotype (LAGER.2007.1.4) from type locality. No other material available.
- (iii) *Derivation of name.* From La Boissine, type locality.
- (iv) *Diagnosis.* As for genus.

(v) *Description.* Body length ( $L$ ; from distal trunk to proboscis tip) up to ca 4.6 cm with leg span up to 15 cm. Cephalosoma ca 15%  $L$ . No ocular tubercle preserved. Very long, cylindrical proboscis (ca 55%  $L$ ), directed anteriorly with distal sub-circular oral opening. Ovigera inserted posteroventrally (length ca 3.2 cm), probably 10-segmented with segment 6 ca 0.5 cm. Other cephalic appendages (chelifores,



palps) absent (confirmed by X-ray), except the first pair of walking legs. Trunk (*ca* 30% *L*), relatively narrow (width *ca* 0.6 cm), with no signs of external segmentation, bearing three pairs of identical, possibly nine-segmented walking legs (distal segmentation of the femur poorly preserved). Coxae 1, 2 and 3, respectively, *ca* 0.3, 1.1 and 0.6 cm long. Femur *ca* 1.4 cm long. Lateral processes poorly developed without ornament. Abdomen absent or not preserved. No cuticular external ornament visible.

**(c) Uncertain family (possibly Endeidae)**

(i) *Palaeoendeis n. gen.*

- (i) *Type species.* *Palaeoendeis elmii* n. sp.
- (ii) *Derivation of name.* Alluding to the relationship to the Endeidae.
- (iii) *Diagnosis.* Four pairs of long and slender multi-articulated walking legs; straight and cylindrical proboscis; dome-shaped ocular tubercle equidistant to anterior and posterior margins of cephalosoma; chelifores and palps absent; ovigers absent or not preserved; three-segmented narrow trunk with reduced lateral processes; abdomen present with rounded termination.

(ii) *Palaeoendeis elmii n. sp.*

**Figure 1e,f**

- (i) *Type locality and stratigraphy.* As for *Palaeopycnogonides gracilis* n. sp.
- (ii) *Type material.* Holotype (LAGER.2007.1.5) and paratype (LAGER.2007.1.6) from type locality. No other material available.
- (iii) *Derivation of name.* In honour of Prof. Serge Elmi (Université Lyon 1) who died in January 2007.
- (iv) *Diagnosis.* As for genus.
- (v) *Description.* Body length (*L*; from distal trunk to proboscis tip) up to 1.1 cm with leg span up to *ca* 6.7 cm. Cephalosoma compact (*ca* 15% *L*). Ocular tubercle as a rounded dome-like feature, equidistant to anterior and posterior margins of the cephalosoma. No discernable eyes. Long, straight and cylindrical proboscis (*ca* 45% *L*) directed frontally and possibly moveable; mouth not visible. No cephalic appendages (chelifores, palps and ovigers) visible, except the first pair of walking legs. Trunk (*ca* 40% *L*) divided into three segments, each bearing a pair of walking legs attached via reduced lateral processes. Last trunk segment bearing short abdomen (*ca* 0.8 mm in paratype LAGER.2007.1.6) with rounded termination and pointing upwards (figure 2a,b). Walking legs with nine segments (presumed joints indicated by folds) as in modern pycnogonids (three coxae, femur, first and second tibiae, tarsus, propodus and claw; respectively, *ca* 0.1, 0.4, 0.1, 0.7, 0.4, 0.3, 0.2, 0.5 and 0.3 cm long in paratype LAGER.2007.1.6). Small auxiliary claws may be present (figure 2a,b). Walking legs of cephalosoma and trunk all identical. No cuticular external ornament visible.

**4. GENERAL DISCUSSION**

**(a) Comparisons with Palaeozoic pycnogonids**

*Palaeopycnogonides gracilis*, *C. boissinensis* and *P. elmii* resemble none of the six Palaeozoic species described in

the literature (table 1). The exquisitely preserved *H. dasos* from the Silurian Herefordshire Lagerstätte is a microscopic animal (3.5 mm) that is 20–45 times smaller than the specimens from La Voulte. *Haliestes dasos* bears palps and has a segmented abdomen, which is not the case for *P. gracilis* and *C. boissinensis*. Its long ovigers are absent in *P. gracilis* and *P. elmii* and differ from those of *C. boissinensis* by their segmented pattern and segment proportion. Three species from the Devonian Hunsrück Lagerstätte have a size range more consistent with that of the pycnogonids from La Voulte but differ from them in important morphological traits. *Palaeoisopus problematicus* is a very large (40 cm) pycnogonid with a long multi-segmented abdomen and powerful raptorial chelifores with terminal chelae. *Palaeopantopus maucheri* has a three-segmented abdomen, whereas *F. blocki* bears a most peculiar flagellate telson 2.5 times longer than the body. None of these characters occur in the species from La Voulte. *Palaeothea devonica* (5 mm long) also from Hunsrück is represented by a unique, poorly preserved specimen with relatively short appendages and a body with a flattened shape. No detailed comparisons can be made with *C. klausmuelleri* from the Cambrian of Sweden that is known from a microscopic larval stage only.

**(b) Comparisons with recent pycnogonids**

*Palaeopycnogonides gracilis* shows remarkable similarities with typical representatives of the extant family Ammotheidae (compact trunk, often short proboscis, small reduced chelifores) such as *Ammothea* (for comparison, see Child (1994) and Munilla (2001)). Despite its reduced chelifores, its trunk shape, proboscis and dorsal protuberances are also reminiscent of *Pycnogonum* (Pycnogonidae; Arnaud & Bamber 1987). The absence of palps and ovigers, if confirmed by more specimens, might indicate that *Palaeopycnogonides* has closer affinities with Pycnogonidae than with Ammotheidae.

*Collossopantopodus boissinensis* is clearly different from *P. gracilis* chiefly in: (i) its unusually long and straight proboscis, (ii) its pair of ovigers, (iii) its unsegmented trunk, (iv) the absence of well-marked lateral processes, and (v) its larger size. *Collossopantopodus boissinensis* displays some of the diagnostic features of the extant family Colossendeidae, such as a pantograph-like shape, a very long proboscis, a narrow trunk without external segmentation, smooth lateral processes and 10-segmented ovigers. Indeed it closely resembles *Colossendeis*, a genus containing the largest representatives of living Pycnogonida. The relative proportions of the leg segments of *C. boissinensis* are very similar to those of *Colossendeis* (for comparison, see Bamber & Thurston (1995)). The wide leg span and the absence of chelifores that are typical features of adult colossendeids also occur in *Collossopantopodus*.

*Palaeoendeis elmii* differs from *P. gracilis* by: (i) its relatively long and straight proboscis; (ii) the absence of chelifores; and (iii) its relatively elongated trunk without well-marked lateral processes, and from *C. boissinensis* mainly by its shorter proboscis and distinctly segmented trunk. Close affinities with recent Endeidae (for comparison, see Fry & Hedgpeth 1969) are indicated by its spindly shape, relative proportion of trunk and proboscis, long walking legs, its distinctly segmented trunk, and the absence of palps and chelifores (lacking in all recent Endeidae).

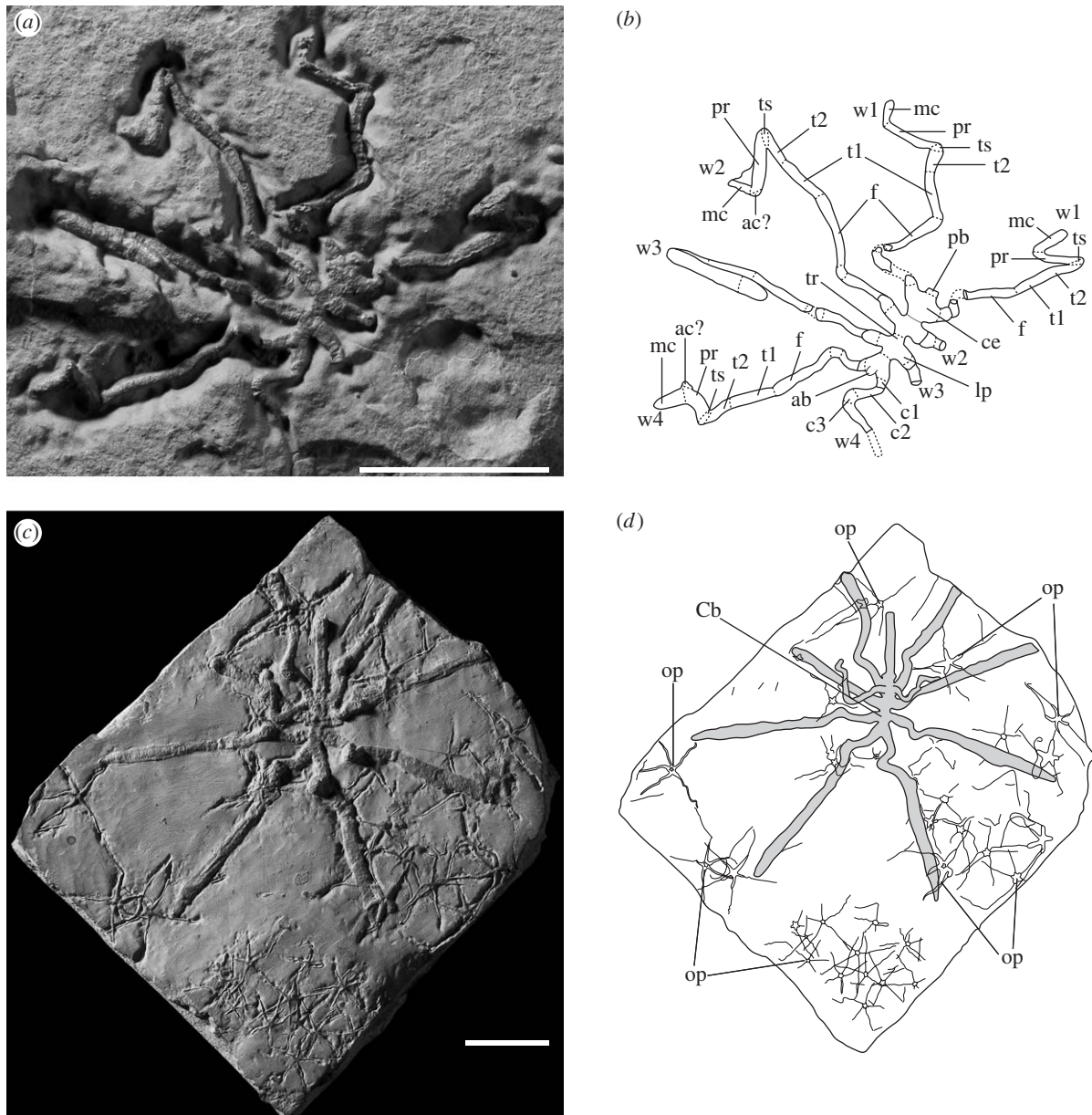


Figure 2. Pycnogonids from La Voulte (Jurassic), type specimens: ventral views and line drawings from photographs. (a,b) *Palaeoendeis elmii* n. sp. (paratype LAGER.2007.1.6), note the segmentation of the walking legs. (c,d) *Colossopantopodus boissinensis* n. sp. (holotype, LAGER.2007.1.1) associated with numerous delicate ophiuroids (*Ophiopinna elegans*). Cb: *C. boissinensis*; ab, abdomen; ac?, possible auxiliary claw; ce, cephalosoma; c1–3, coxae 1–3; f, femur; lp, lateral process; mc, main claw; op, ophiuroid; pb, proboscis; pr, propodus; tr, trunk; ts, tarsus; t1,2, tibiae 1,2; w1–w4, walking legs 1–4. Scale bars, 2 cm.

## 5. EVOLUTIONARY AND PALAEOECOLOGICAL IMPLICATIONS

### (a) Fossil and extant pycnogonid lineages

The fossil species from La Voulte provide the first set of key information on the composition and diversity of the Mesozoic pycnogonid fauna. Comparative morphology would advocate placing them within extant families (Ammonotheidae, Colossendeidae, Endeidae, Pycnogonidae?). By contrast, they display resemblances with none of the best documented Palaeozoic taxa (e.g. *H. dasos* and *P. problematicus*). Their possible assignment to modern families (e.g. Endeidae, Colossendeidae, Ammonotheidae, Pycnogonidae) might be tested by cladistic analyses if more morphological characters were made available. Although excellently preserved, the pycnogonids from La Voulte have far fewer usable features than their

modern analogues. Numerous tiny features of importance in the systematics of recent Pycnogonida are simply absent due to preservation. Clearly, combining uneven fossil and recent data in a cladistic analysis may lead to misleading interpretations concerning the relationships of fossil taxa to extant clades. In the most recent cladistic analysis of Pycnogonida (Arango & Wheeler 2007) based on 78 morphological characters, unfortunately inapplicable in their vast majority to the fossil taxa (e.g. cement glands, genital pores, larval type), four Palaeozoic species (versus 59 living taxa) are grouped with extant species, instead of emerging as an early derived group near the base of the tree as in previous phylogenies (see Poschmann & Dunlop 2006).

Our opinion, supported by the new line of fossil evidence from La Voulte, is that the evolutionary history



of Pycnogonida followed two major steps that gave rise successively to (i) a Palaeozoic fauna and (ii) a post-Palaeozoic fauna including extant forms. The most probable hypothesis, also expressed by Giribet *et al.* (2001) and Arango (2003), is that extant pycnogonid lineages evolved from a common ancestor via a possible Mesozoic radiation of the group.

#### (b) Mode of life and habitat of Mesozoic sea spiders

The three species from La Voulte have long legs that may be slender (*P. elmii*), thicker (*P. gracilis*) or have a very large leg span (*C. boissinensis*). This appendage design is characteristic of epibenthic walkers. Most recent long-legged pycnogonids live on the muddy bottom of bathyal to abyssal environments (Arnaud & Bamber 1987). Direct evidence for the diet of the La Voulte pycnogonids is not available. However, potential prey such as ophiuroids, small bivalves and polychaetes are abundant at La Voulte and are found to be associated with pycnogonids (Fischer 2003). The sucking up of small organisms from mud via a well-developed proboscis may have been one of the feeding strategies of the pycnogonids from La Voulte as observed in *Colossendeis colossea* (Arnaud & Bamber 1987). *Colossopantopodus boissinensis*, which has a long proboscis, is preserved in association with numerous ophiuroids (figure 2c,d) and, alternatively, might have fed on proteinaceous mucus often produced on the surface of these small echinoderms. *Colossopantopodus boissinensis* and *P. elmii* were possibly solitary forms, whereas *P. gracilis*, with a palaeodensity of ca 55 individuals m<sup>-2</sup> (estimated from two large slabs), was apparently gregarious.

Convergent palaeoenvironmental data obtained from both crinoids and siliceous sponges (Charbonnier *et al.* 2007) support the notion that the La Voulte area was situated in the upper bathyal zone near the slope–basin transition with a water depth most probably exceeding 200 m. The fauna from the Lagerstätte itself includes ophiuroids in high concentrations, vampyromorph squids and deep-sea cirrate octopods (Fischer 2003), thylacocephalan arthropods (Vannier *et al.* 2006) with hypertrophied eyes resembling those of recent deep-sea crustaceans, and eryonid crustaceans. All are indicative of a bathyal environment and dysphotic or aphotic conditions. The pycnogonids, which show close similarities with the recent deep-sea representatives of the group, provide further evidence for a relatively deep marine palaeoenvironment.

Our study reveals the remarkable morphological and ecological stability of Pycnogonida over at least 160 Myr. The occupation of the deep sea by these organisms is not a recent event and may have taken place before the Mesozoic. Palaeozoic pycnogonids such as those from the Silurian Herefordshire (Siveter *et al.* 2004) and Devonian Hunsrück Slate (Poschmann & Dunlop 2006) Lagerstätten are associated with relatively deep marine settings. The colonization of shallow water niches by pycnogonids may find its origin in a post-Jurassic ecological shift of the group from an originally bathyal stock.

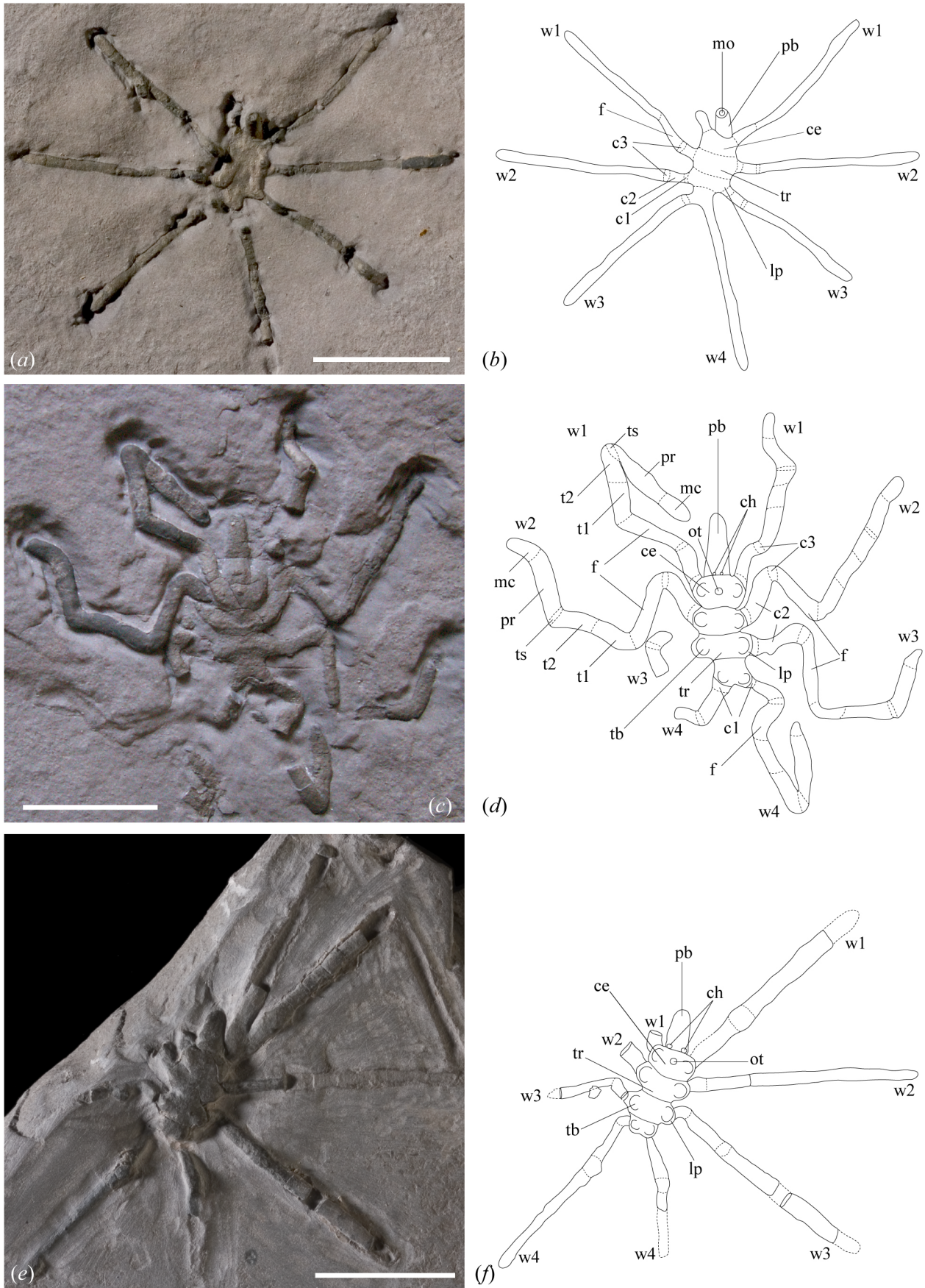
The authors thank F. Arnaud for her expertise on pycnogonids, M. Sutton and three anonymous reviewers for comments made on their manuscript, R. Cleva for access to recent material, and N. Podevigne for photography. Contribution UMR5125-07.034.

#### REFERENCES

- Arango, C. P. 2002 Morphological phylogenetics of the sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida). *Org. Divers. Evol.* **2**, 107–125. (doi:10.1078/1439-6092-00035)
- Arango, C. P. 2003 Molecular approach to the phylogenetics of sea spiders (Arthropoda: Pycnogonida) using partial sequences of nuclear ribosomal DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* **28**, 588–600. (doi:10.1016/S1055-7903(03)00069-1)
- Arango, C. P. & Wheeler, W. C. 2007 Phylogeny of the sea spiders (Arthropoda, Pycnogonida) based on direct optimization of six loci and morphology. *Cladistics* **23**, 255–293. (doi:10.1111/j.1096-0031.2007.00143.x)
- Arnaud, F. & Bamber, R. N. 1987 The biology of Pycnogonida. *Adv. Mar. Biol.* **24**, 1–96.
- Bamber, R. N. & Thurston, M. H. 1995 The deep-water pycnogonids (Arthropoda: Pycnogonida) of the north-eastern Atlantic Ocean. *Zool. J. Linn. Soc.* **115**, 117–162. (doi:10.1006/zjls.1995.0035)
- Bartels, C., Briggs, D. E. G. & Brassel, G. 1998 *The fossils of the Hunsrück Slate. Marine life in the Devonian*, 1st edn. Cambridge, UK; New York, NY: Cambridge University Press.
- Bergström, J., Stürmer, W. & Winter, G. 1980 *Palaeoisopus, Palaeopantopus, Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. *Paläont. Zeit.* **54**, 7–54.
- Charbonnier, S., Vannier, J., Gaillard, C., Bourseau, J.-P. & Hantzpergue, P. 2007 The La Voulte Lagerstätte (Callovian): evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **250**, 216–236. (doi:10.1016/j.palaeo.2007.03.013)
- Child, C. A. 1994 Antarctic and subantarctic Pycnogonida 1, the family Ammotheidae. *Antarct. Res. Ser.* **63**, 1–48.
- Dunlop, J. A. & Arango, C. P. 2005 Pycnogonid affinities: a review. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **43**, 8–21. (doi:10.1111/j.1439-0469.2004.00284.x)
- Fischer, J. C. 2003 Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche France). *Ann. Paléontol.* **89**, 223–252. (doi:10.1016/j.annpal.2003.09.001)
- Fry, W. G. & Hedgpeth, J. W. 1969 Pycnogonida, 1. Colossendeidae, Pycnogonidae, Endeidae, Ammotheidae. Fauna of the Ross Sea, 7. *Mem. N. Z. Oceanogr. Inst.* **79**, 1–139.
- Giribet, G., Edgecombe, G. D. & Wheeler, W. C. 2001 Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* **413**, 157–161. (doi:10.1038/35093097)
- Giribet, G., Richter, S., Edgecombe, G. D. & Wheeler, W. C. 2005 The position of crustaceans within Arthropoda—evidence from nine molecular loci and morphology. In *Crustacea and arthropod relationships* (eds S. Koenen & R. A. Jenner), pp. 307–352. Boca Raton, FL: Taylor & Francis.
- Hassanin, A. 2006 Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution. *Mol. Phylogenet. Evol.* **38**, 100–116. (doi:10.1016/j.ympev.2005.09.012)
- Jager, M., Muriene, J., Clabaut, C., Deutsch, J., Le Guyader, H. & Manuel, M. 2006 Homology of arthropod anterior appendages revealed by *Hox* gene expression in a sea spider. *Nature* **441**, 506–508. (doi:10.1038/nature04591)
- Manuel, M., Jager, M., Muriene, J., Clabaut, C. & Le Guyader, H. 2006 *Hox* genes in sea spiders (Pycnogonida) and the homology of arthropod head segments. *Dev. Genes Evol.* **216**, 481–491. (doi:10.1007/s00427-006-0095-2)

- Maxmen, A., Browne, W. E., Martindale, M. Q. & Giribet, G. 2005 Neuroanatomy of sea spiders implies an appendicular origin of the protocerebral segment. *Nature* **437**, 1144–1148. (doi:10.1038/nature03984)
- Munilla, T. 2001 A new species of Ammothea (Pycnogonida) and others pycnogonids from Livingston Island and surrounding waters (South Shetland Islands Antarctica). *Antarct. Sci.* **13**, 144–149. (doi:10.1017/S0954102001000220)
- Poschmann, M. & Dunlop, J. A. 2006 A new sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) with a flagelliform telson from the Lower Devonian Hunsrück Slate, Germany. *Palaeontology* **49**, 983–989. (doi:10.1111/j.1475-4983.2006.00583.x)
- Siveter, D. J., Sutton, M. D., Briggs, D. E. G. & Siveter, D. J. 2004 A Silurian sea spider. *Nature* **431**, 978–980. (doi:10.1038/nature02928)
- Vannier, J., Chen, J.-Y., Huang, D.-Y., Charbonnier, S. & Wang, X.-Q. 2006 Thylacocephalan arthropods: their Early Cambrian origin and evolutionary significance. *Acta Paleontol. Pol.* **51**, 1–14.
- Vilpoux, K. & Waloszek, D. 2003 Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum litorale* (Ström, 1762) and tagmosis of the body of Pantopoda. *Arthrop. Struct. Dev.* **32**, 349–383. (doi:10.1016/j.asd.2003.09.004)
- Waloszek, D. & Dunlop, J. A. 2002 A larval sea spider (Arthropoda: Pycnogonida) from the Upper Cambrian 'Orsten' of Sweden, and the phylogenetic position of pycnogonids. *Palaeontology* **45**, 421–446. (doi:10.1111/1475-4983.00244)
- Wilby, P. R., Briggs, D. E. G. & Riou, B. 1996 Mineralization of soft-bodied invertebrates in a Jurassic metalliferous deposit. *Geology* **24**, 847–850. (doi:10.1130/0091-7613(1996)024<0847:MOSBII>2.3.CO;2)

ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL 1



Type specimens of *Palaeopycnogonides gracilis* n. sp. from the La Voulte Lagerstätte: ventral (a,b) and dorsal (c–f) views and line drawings from photographs. (a,b) (paratype LAGER.2007.1.2.1), note the curved proboscis. (c,d) (paratype LAGER.2007.1.2.2), note the segmentation of the walking legs. (e,f) (paratype, LAGER.2007.1.3), note the pair of short round chelicerae. ce= cephalosoma; ch= chelicera; c1–3= coxae 1–3; f= femur; lp= lateral process; mc= main claw; mo= mouth; ot= ocular tubercle; pb= proboscis; pr= propodus; tb= tubercle; tr= trunk; ts= tarsus; t1,2= tibiae 1,2; w1–w4= walking legs 1–4. Scale bars, 2 cm.





# ANNEXE 4

*Article de Paul Rincon  
Science Reporter, BBC News Website  
16 août 2007*

**BBC NEWS**

## **Fossil sea spiders thrill experts**

**A cache of exceptionally well-preserved fossil sea spiders has been described for the first time.**

The eight-legged marine animals, which are known as pycnogonids, are only distantly related to land spiders.

The stunning specimens were discovered in 160 million-year-old fossil beds at La Voulte-sur-Rhone, near Lyon in south-eastern France.

Details of the finds are published in the journal Proceedings of the Royal Society B.

Sea spiders are still with us today; scientists have described about 1,300 species of pycnogonid. They are characterised by eight extremely long legs and a prominent mouthpart.

While they may resemble land spiders, the pycnogonids form a distinct biological group.

Writing in Proceedings B, Sylvain Charbonnier from the University of Lyon, France, and colleagues say the new fossils fill a 400 million-year gap in our knowledge of these enigmatic creatures.

The team identified 70 sea spiders from three distinct species in rock slabs from the Jurassic La Voulte Lagerstätte. A Lagerstätte is a sedimentary rock bed rich in fossils or containing well-preserved specimens.

"This Lagerstätte is very important because during Jurassic times the water here was about 200m deep," Mr Charbonnier told the BBC News website.

Many other Lagerstätten from the Mesozoic - the era of the geological time when the dinosaurs walked the Earth - were formed from lagoons or relatively shallow bodies of water. This means that La Voulte Lagerstätte preserved many fossil creatures not found elsewhere.

**Story from BBC NEWS:**

<http://news.bbc.co.uk/go/pr/fr/-/2/hi/science/nature/6948161.stm>

**Published: 2007/08/16 09:54:49 GMT**

© BBC MMVII





# ANNEXE 5

Article de Jonas Siehoff  
Frankfurter Allgemeine Sonntagszeitung  
19 août 2007 (Nr. 33, Seite 52)

## BILD AM SONNTAG

### Hui, Spinne!

**S**eespinnen (*Pycnogonidae*) zählen zu den bizarrsten Tieren unseres Planeten. Ihre deutsche Bezeichnung beruht auf der Tatsache, dass sie mit ihren acht bis zwölf Beinen und ihrem winzigen Körper den überwiegend an Land beheimateten Spinnen (*Arachnidae*) stark ähneln.

Allerdings haben sie einen deutlich anderen Lebenswandel: Alle der mehr als 1300 bekannten Arten sind Meeresbewohner, nahezu überall ist mindestens eine davon anzutreffen. Vom Arktischen Ozean bis zum Nordpolarmeer – kaum einen marinen Lebensraum haben sich die Seespinnen nicht erschlossen. Das gilt auch für die dritte Dimension: Ob in wenigen Zentimetern oder in Tausenden Metern Tiefe staksen sie über den Meeresboden, um sich mit ihrem Stechrüssel an Polypen oder Mollusken zu laben. Zu verdanken ha-

ben sie das ihrer Anpassungsfähigkeit: Die kleinsten Arten messen gerade mal einige Millimeter, die größten bis zu 90 Zentimeter.

All das weiß man über die Seespinnen, auch dass einige aufgrund ihres schmackhaften Fleisches ger-



**Zu Stein erstarrt:** Eine von 70 fossilen Seespinnen, die in Südfrankreich entdeckt wurden.

Foto Universität Lyon

ne für kalte und warme Gerichte verwendet werden. Was man bisher jedoch nicht wusste: wann sich die heutigen Arten entwickelten. Die jüngsten bekannten Fossilien waren 400 Millionen Jahre alt. Für die Zeit danach klaffte eine riesige Wissenslücke.

Die haben Forscher der Universität Lyon nun geschlossen: Wie sie in der Online-Ausgabe der *Proceedings of the Royal Society B* berichten, haben sie an der Ardèche in 160 Millionen Jahre altem Gestein fossile Seespinnen entdeckt, die starke Ähnlichkeiten zu heutigen und starke Unähnlichkeiten zu älteren Exemplaren aufweisen. Da liegt die Schlussfolgerung nahe, dass sich die heutigen Arten während des Mesozoikums, also frühestens vor 251 Millionen Jahren, entwickelt haben müssen. Schön, dass man jetzt auch das über die Seespinnen weiß. Jonas Siehoff





# ANNEXE 6

## 21<sup>ème</sup> Réunion des Sciences de la Terre, Dijon 2006 *Communication orale*

**Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., Gaillard, C., Riou, B., 2006.** Les pycnogonides du Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (Callovien, France) : intérêt évolutif et paléoenvironnemental. 21<sup>ème</sup> Réunion des Sciences de la Terre, 4-8 décembre 2006, Dijon (résumé) Congrès RST, p. 190.

### **Les pycnogonides du Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (Callovien, France) : intérêt évolutif et paléoenvironnemental**

Sylvain Charbonnier<sup>1</sup>, Jean Vannier<sup>1</sup>, Pierre Hantzpergue<sup>1</sup>, Christian Gaillard<sup>1</sup> et Bernard Riou<sup>2</sup>  
<sup>1</sup>Université Claude Bernard Lyon 1, UMR CNRS 5125 PEPS  
Paléoenvironnements & Paléobiosphère, 2 rue Raphaël Dubois, F-69622 Villeurbanne  
<sup>2</sup>Musée de Paléontologie, 4 quai Anatole France, F-07800 La Voulte-sur-Rhône

Le Lagerstätte de La Voulte (Callovien, Jurassique moyen), connu depuis le milieu du 19<sup>ème</sup> siècle, est remarquable par la qualité de préservation de sa faune marine. Il fournit notamment de nombreux crustacés contenus dans des nodules sidéritiques ainsi qu'une grande variété d'organismes à corps mou préservés en trois dimensions (ex : pieuvres, calmars, annélides). Ce gisement exceptionnel a également livré d'abondants pycnogonides (env. 60 spécimens) décrits ici pour la première fois. Les pycnogonides (*sea spiders*) sont des arthropodes exclusivement marins, généralement rapportés aux Chélicérates (groupe incluant araignées, scorpions, limules). D'aspect général, ils ressemblent aux araignées et possèdent typiquement quatre paires de longues pattes articulées sur un corps réduit. Ils sont aussi caractérisés par la présence d'une trompe, d'un tubercule oculaire et d'appendices spécialisés : palpes, chélicères et ovigères. Leur origine est apparemment très ancienne (formes larvaires dans le Cambrien de Suède, rares spécimens dans le Silurien de Grande-Bretagne et le Dévonien d'Allemagne) mais on ignorait jusqu'à présent l'essentiel de leur histoire évolutive, notamment au Mésozoïque. Les pycnogonides de La Voulte viennent combler cette importante lacune. L'extrême rareté de ces chélicérates fossiles est liée à l'absence de cuticule minéralisée, limitant ainsi leur potentiel de préservation. Deux nouvelles espèces sont décrites : *Colossopantopodus elmii* et *Palaeopycnogonides gracilis*. Ces pycnogonides présentent des similitudes morphologiques remarquables avec leurs descendants actuels. *C. elmii* est une espèce de grande envergure dont l'allure générale et les proportions du corps l'apparentent à la famille actuelle des Colossendeidae. Cette dernière regroupe les pycnogonides vivant dans les grandes profondeurs (zones bathyale et abyssale). *P. gracilis* est une espèce de taille plus réduite, s'apparentant à l'actuelle famille des Ammotheidae qui regroupe des formes du plateau continental. Outre leur intérêt évolutif, les pycnogonides de La Voulte, comme la faune associée, paraissent être de précieux indicateurs paléobathymétriques, suggérant un milieu relativement profond, proche du talus continental. Ces étranges chélicérates confirmeraient la particularité du gisement de La Voulte, à savoir la préservation d'une faune de milieu marin profond.



# ANNEXE 7

## Journal of Paleontology *Article soumis*

Villier, L., **Charbonnier**, S., Riou, B.. Callovian starfishes from La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France).

STARFISHES FROM MIDDLE JURASSIC LAGERSTÄTTE OF LA VOULTE-SUR-RHONE  
(ARDECHE, FRANCE)

VILLIER L.<sup>1</sup>, CHARBONNIER S.<sup>2</sup>, RIOU B.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>FRE CNRS 2761 Géologie des Systèmes Carbonatés, Université de Provence, Case 67, Bâtiment de Sciences Naturelles, 3 Place Victor Hugo, F-13331 Marseille cedex 3, France, e-mail: lvillier@up.univ-mrs.fr

<sup>2</sup>UMR CNRS 5125 PEPS, Université Lyon 1, Campus de la DOUA, Bâtiment Géode, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

<sup>3</sup>Musée de paléontologie, 4 quai Anatole France, 07800 La Voulte-sur-Rhône, France.

#### ABSTRACT

The Callovian Lagerstätte of La Voulte-sur-Rhône represents deep (bathyal) environments at the bottom of a submarine rocky slope. Three sea star body fossils partially embedded with pyrite were collected from clay beds. A small stellate specimen is assigned to *Terminaster cancriformis*, a sea star already known from Jurassic clay deposits of Germany, Switzerland and England. Review of its oral frame and ambulacral column implies a change of *Terminaster* from Zoroasteridae to basal crown-group (Neoasteroidea) or basal Forcipulatida, which would make it the most primitive post-Paleozoic taxon. Two specimens of a large multi-armed sea star deserve description of *Decacuminaster* nov. gen. *solaris* nov. sp., characterized by a lack of dorsal ossicles and an axial skeleton typical of the Paleobenthopectininae (Notomyotida). It is interpreted as adapted to suspension feeding and homeomorphic to the abyssal Brisingida.

#### INTRODUCTION

The famous La Voulte Lagerstätte (Callovian, France) is known ever since the middle 19th century when the first articulated ophiuroids were mentioned (Fournet 1843, Lory 1854). The Lagerstätte contains a very diverse fauna both dominated by ophiuroids and crustaceans, with also numerous superbly preserved soft-bodied organisms. The most abundant fossils are represented by the delicate ophiuroid *Ophiopinna elegans* (Hess 1960). Crustaceans (mainly decapods and mysids) are the most diverse group of fossils and are often three-dimensionally

preserved in sideritic nodules. They were studied by Van Straelen (1922, 1923, 1925), and more recently by Secrétan (1983), Secrétan & Riou (1983), Carriol & Riou (1991) and Schweigert *et al.* (2006). The Lagerstätte is also characterized by enigmatic “bivalved” arthropods known as thylacocephalans (Secrétan, 1985; Vannier *et al.*, 2006). Soft-bodied organisms are mainly composed of exceptional octopods (Fischer & Riou 1982a), coleoid cephalopods (Fischer & Riou 1982b), vampire squids (Fischer & Riou 2002), worms (Alessandrello *et al.* 2004) and sea spiders (Charbonnier *et al.* 2007b).

Although dominated by the ophiuroids, the La Voulte section provides other echinoderms: (1) sparse stalked crinoids (Manni *et al.* 1985), (2) comatulids (Manni *et al.* 1985), (3) regular echinoids (Thiéry *et al.* 1928, Fischer 2003) and (4) sea stars. Few sea star taxa were already mentioned from Middle Jurassic deposits close to the Lagerstätte (Dumortier 1871, Valette 1928, 1929). Valette (1928) described *Tylasteria prisca* and *Stauraster billodensis* from isolated ossicles collected from Bathonian clays at La Pouza and La Clapouze. Breton (1992) added *Pycinaster* sp. and *Pentasteria* sp. to the list of taxa recognized in ossicle suites from the lower Callovian of La Voulte, but he did not mention whole body fossils. Fisher (2003) illustrated for the first time a multi-armed sea star from the La Voulte Lagerstätte and provisionally assigned it to the genus *Solaster*. The present paper describes and discusses systematics and ecology all the three body fossils known from La Voulte.

## SETTINGS

The La Voulte Lagerstätte is located in south-eastern France (Ardèche), eastern of the Massif Central (= Hercynian crystalline basement), along the right bank of the Rhône valley (ca. 150 km south of Lyon). The fossiliferous deposits are separated from the basement by a major hercynian sub-vertical fault, the so-called La Voulte fault (N54°) which was very active during the Callovian and cuts through the whole area (Fig. 1).

Paleogeographic reconstruction for the Callovian places the La Voulte area along the western margin of the Tethys and adjacent to the Massif Central which was probably submerged at that time (Enay *et al.* 1993a, Charbonnier *et al.* 2007a). This margin running east of La Voulte was characterized by a complex submarine paleotopography of titled blocks generated by a series of hercynian (e.g., La Voulte fault) and transverse faults (e.g., Le Pouzin, Gramade, faults; Fig. 1; Elmi, 1967, Elmi, 1990).

The biostratigraphy of the La Voulte area has been precisely established by Elmi (1967) on the base of abundant ammonite faunas. The Lagerstätte fossiliferous layers belong to the Lower Callovian Gracilis zone (Elmi 1967). These deposits crop out in the Ravin des Mines southwest to the town of La Voulte-sur-Rhône (Fig. 1). The prolific beds are relatively thin (about 5-6 m). They mainly consist of marls topped by important iron bodies (thickness: about 15 m) which were exploited during the 19th century (Fig. 2). The basal marls yield numerous sideritic nodules containing three-dimensional preserved crustaceans. These marls are also locally rich in soft-bodied fossils. They are punctually reddened by small iron carbonate layers very rich in ophiuroids. In general, the biota is mainly composed of (1) very abundant ophiuroids, (2) mysid and decapod crustaceans and, (3) soft-bodied cephalopods. They are also very well-preserved specimens of sharks, worms and sea spiders (Fig. 2).

During the excavations conducted in the "Ravin des Mines" between 1983 and 1986, two sea star specimens were collected from the upper part of the marls of the site A and a third specimen from the marls of the site D (Fisher 2003). Specimens are registered in the public collections of the Département de l'Ardèche, Privas (LAGER numbers).

#### SYSTEMATIC PALAEOLOGY

Class Asteroidea de Blainville 1830

Order Forcipulatida Perrier 1884

*Terminaster* Hess 1974

*Type species. Terminaster cancriformis*, by monotypy.

*Diagnosis* (emended after Hess 1974). Size small. Form stellate with reduced disc and cylindrical arms. Primary plates of the disc clearly differentiated with one centrodorsal and a crown of radial and interradial plates. Plates of the arm large, aligned in well-defined rows (radial, superomarginal and inferomarginal plates), and each plate with a spine. Few additional and reduced plates intercalated between radial and superomarginal plates. Adambulacral plates all of the same shape, with ornament of two spines. Two rows of podial pores. Mouth angle plate with a large oral spine. First adambulacral plates of adjoining arms in contact interbrachially. Terminal plate very large with aligned tubercles for articulation of spines on oral margins and smaller tubercles on the dorsal side. Pedicellariae absent.

*Terminaster cancriformis* (Quenstedt 1876)

Figure 3

*Material.* The single specimen, LAGER.2007.2.1, Site D of Fischer (2003), Ravin des Mines, La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

*Diagnosis.* As for the genus by monotypy.

*Preservation of the specimen.* The sea star body is preserved at the surface of a claystone slab, which corresponds to the upper surface of a laminated bed. Casts of *Bositra buchi* shells surround the sea star. Almost all shells have open, still attached valves. Integrity of the sea star body and bivalve shells is indicative of a rapid burial that occurred before complete decay of soft parts. There is no directional orientation of shells that could be indicative of current. The calcite of the asteroid skeleton is partially replaced with pyrite. This epigenesis distorts preservation of the anatomical details, but the architecture and armament of the skeletal plates are well preserved. The body is fossilized as a cross with three of the arms perpendicular to each other, and the two other arms contiguous, parallel, and crossed at their tip. Oral face is exposed entirely, from the mouth to the arm tips, although a *Bositra* shell lies on and hides part of one arm. Oral area and ambulacral grooves are widely open, collapsed after death, which let only the ambulacral column and adambulacral plates clearly visible. Plates of the lateral and dorsal sides are only partially visible on a twisted arm tip.

*Anatomical description.* In live, the sea star had five long tapering arms (R/r ratio about 5.8), well delimited by acute interbrachial angles (Figure 3.1). Ambulacral furrows look relatively narrow because of the low, stout ambulacral plates. Ambulacral pores are arranged in a single row, suggesting of two rows tube feet in the arms (Figure 3.2). Approximately 35 adambulacral plates are counted in each furrow side, between the mouth and the arm tip. Adambulacral plates are robust, block-like ossicles, about twice wide as long. Adambulacral armament was reduced to two long conical spines, one along the furrow and another in subambulacral position (Figure 3.2, 3.4). The first adambulacral plates of contiguous arms are abutting interbrachially. The oral area is preserved widely open because of a flexible oral frame. Oral plates are small, quadrate, and poorly differentiated from the adjoining adambulacrals. Each oral plate bears a subambulacral spine aligned with those of the adambulacral and a slightly more robust conical spine pointing toward the mouth opening. Terminal plates look like a warty, barrel roof tile with a row of spine bearing tubercles on the lateral sides (Figure 3.2, 3.3). Attached spines are conical, short and blunt. Where the two arms are crossed, one arm is slightly twisted and let visible the plates from the lateral side. There are two rows of differentiated marginal plates. No actinolateral can be recognized. Inferomarginal plates are thick shield-like ossicles, with an irregular, coarsely lobate outline (Figure 3.3). Proximal edge of each marginal overlaps the contiguous plate. In the center of

each marginal plate occurs a small crater-shape tubercle to which a short conical spine was attached. Superomarginal plates are tabular ossicles, smaller, but coarsely similar to inferomarginals with their roughly lobate outline and a central spine. Small ossicles connect marginal and carinal plates rows and, in life, surely defined papular area.

*Comparison.* The specimen from La Voulte perfectly fits the description of *Terminaster cancriformis* published by Hess (1974) from well-preserved specimens of the Oxford Clay. Hess (1974, 1986) assigned *Terminaster* to the Zoroasteridae considering the absence of pedicellariae, the robust, non-alternating adambulacral plates, the podial pores arranged in two rows which occurs near arm tip of most Extant forms, and the enlarged terminal plates which is known in juvenile and some adult zoroasterids. Mah (2007) retains *Terminaster* as a valid genus of Zoroasteridae and places it within the phylogeny of extant genera at the base of a clade defined by imbricated arm plates. However, the character association expressed in *Terminaster cancriformis* does not strictly fit the definitions of Zoroasteridae established from extant taxa and interpretation of some individual characters challenges this classification. It also challenges interpretation of character evolution of the Forcipulatacea and their relationships with late Paleozoic forms.

Occurrence and arrangement of actinolateral plates are considered as an apomorphy for the crown group sea stars, by opposition to the Paleozoic forms (Blake & Hagdorn 2003, Blake & Hotchkiss 2004). In particular, actinolateral plate rows are well developed in most basal Forcipulatacea: Trichasterosida, Zoroasteridae, Neomorphasteridae, but are missing in some Pedicellasteridae (*Tarsaster*, *Pedicellaster*). The Paleozoic genus *Calliasterella*, considered as the stem group closest to the post-Paleozoic sea stars by most authors (Blake 1987, Gale 1987, Blake & Hagdorn 2003, Mah 2007), lacks actinolateral plates (Kesling & Strimple 1966). Absence of actinolateral plates in *Terminaster*, and Pedicellasteridae, could be inheritance of a Paleozoic character, which would place *Terminaster* at the stem of the Forcipulatacea.

The single row of marginals is found in Paleozoic sea stars, Trichasteropsida and Zoroasteridae and is considered basal to Forcipulatida (Downey 1970, Blake 1987, Clark & Downey 1992, Blake & Hagdorn 2003, Mah 2007). *Terminaster cancriformis* has two well-defined rows of marginal plates, which would place it in the derived suborder Asteriadina.

Two rows of tube feet are a primitive feature in sea stars. Four rows of tube feet occur in several derived groups adapted to predatory behavior (Blake 1990), including almost all Forcipulatida, either living or fossil. Among Forcipulatida, ambulacral grooves with two rows



of tube feet are known only in some of the Trichasteropsida (*Trichasteropsis senfti*, *Berckhemeraster charistikos*) and most Pedicellasteridae (*Pedicellaster*). Zoroasteridae have four rows of tube feet, at least in the proximal part of their arms. Phylogenetic hypotheses published by Blake & Hagdorn (2003) and Mah (2007) suggest that two rows of tube feet is the primitive state in Forcipulatacea, four rows evolving independently in Trichasteropsida, and Forcipulatida, Pedicellasteridae being a primitive paraphyletic family (Mah 2000, 2007, Blake & Hagdorn 2003). The two rows of podial pores of *Terminaster cancriformis* would place it in a basal position.

With modification of tube feet arrangement, adambulacral and ambulacral plates are more or less compressed in Forcipulatida, up to become plate-like (Blake 1987). Adambulacral also develop a carina on their furrow margin in Zoroasteridae and Trichasteropsida (Blake & Hagdorn 2003). Adambulacral plates of *Terminaster* are undifferentiated robust ossicles, rectangular in oral view, without a central carina, and despite a poor preservation, the ambulacral plates do not look compressed. Therefore, the axial skeleton of *Terminaster* can be seen as primitive, similar to that of Pedicellasteridae.

Two types of dorsal ossicles are recognized in Forcipulatacea: plate or shield like in *Neomorphaster* and some Zoroasteridae, and crosses or bars in the other groups (Clark & Downey 1992, Mah 2000, Blake & Hagdorn 2003). This later type is associated to a reticulated arrangement of dorsal ossicles, which is interpreted as the primitive state shared with Trichasterosida, Pedicellasteridae and the primitive Zoroasteriidae (Blake & Hagdorn 2003, Mah 2007). However, it remains difficult to determine the primitive or derived nature of robust imbricated dorsal ossicles in Forcipulatacea. Almost all Paleozoic forms and Valvatacea (sister group of the Forcipulatacea *sensu* Blake 1987) have robust abutting or imbricated dorsal ossicles, which suggest a plesiomorphic state in the crown group.

Revised description of *Terminaster cancriformis* from the collected at La Voulte allows coding of its morphology for cladistic analysis. When added to the character matrix of Blake & Hagdorn (2003) and Mah (2007) *Terminaster* does not modify the phylogenetic relationships identified by these authors. However, *Terminaster* branches in the trees at the base of the post-Paleozoic Asteroidea and not within the Zoroasteridae. Among the characters preserved in fossil *Terminaster cancriformis*, several were listed by Blake (1987) as diagnostic of the super-order Forcipulatacea: stout primary spines, small orals, adoral carina, marginals, abactinals and actinals similar in shape and size. It lacks most of the characters stated as diagnostic to Zoroasteridae (Mah 2007), in particular the carinate adambulacral plates, with two types alternating, and the four rows of tube feet.

The long flexible arms, the angular interbrachial arc, the oral frame with small, quadrate mouth angle plates, poorly differentiated and smaller than the adjoining adambulacral, and the first ambulacral of adjacent arms abutting interbrachially found in *Terminaster* would be typical of the Forcipulatida following Blake (1987) and Blake & Hagdorn (2003). Considering the difficulty to recognize polarity of character evolution in sea stars in the late Paleozoic and the early Mesozoic, we support the hypothesis of *Terminaster* being a primitive Forcipulatida, Jurassic survival of early history of the crown group Asteroidea, like some of the Extant Pedicellasteridae.

The ornament of two robust spines per adambulacral, two rows of podial pores, a carina reduced to the first adambulacral, plates of the body wall all with a single central spine, imbricated marginal plates can be retained as diagnostic features of *Terminaster cancriformis* when compared to other Forcipulatida.

Order Notomyotida Ludwig 1910

Family Benthoplectinidae Verrill 1894

Subfamily Palaeobenthoplectininae Blake 1984

*Decacuminaster* nov. gen.

*Derivation of name.* From the Latin verb *decacuminare*: to pollard, it is like if the upper part of the body was cut.

*Diagnosis.* Large sea star with typically 17-18 arms. Disc large, well demarcated from long flexible arms. Ambulacral plates with a long triangular body projected proximally. Adambulacral cylindrical, with a bulge for articulation of spines developed abradially on the proximal edge. Adambulacral plates with ornament of one long (3-5 mm) primary acicular spine and several shorter, secondary acicular spines (1-2 mm). Few small marginal plates sparsely distributed and abutting adambulacrals. Marginal plates with a flattened base and a bulged external face bearing several acicular spines. No abactinal plate present. Pedicellariae unknown.

*Decacuminaster* nov. gen. *solaris* nov. sp.

Figure 4

*Derivation of name.* Species name, from the Latin *solaris* (solar), refers to the radiating shape.

*Type material.* Holotype, larger specimen, LAGER.2007.3.3 (Figure 4.1). Paratype, smaller specimen, LAGER.2007.2.2 (Figure 4.2-6).

*Type locality.* Ravin des Mines, site A of Fischer (2003), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France.

*Type stratigraphy.* Gracilis zone, Lower Callovian.

*Diagnosis.* As for the genus by monotypy.

*Preservation of specimens.* Both specimens are preserved in a similar manner. The angle made by articulation of the ambulacral plate rows, the articulation of the two first ambulacral plates in the running on the ambulacral column, and the exposed dentition of first ambulacral articulation are all morphological features that indicate that the specimens are exposed in dorsal view. Preservation of the anatomical details varies highly among body parts. Disc and proximal arm plates are completely recrystallized, coated and imbedded in pyrite. Epigenesis in pyrite substantially alters preservation of ossicles. In addition, an initial preparation with a metallic brush abraded and damaged the proximal part of the arms and the contact between the arms and the disc. Ossicles are preserved as calcite only in the distal half of the arms, where anatomical details are much better preserved.

The larger specimen (LAGER.2007.3.3) has been chosen as holotype because of the perfect preservation of the initial body outline. All of the 18 arms are well individualized (Figure 4.1). Two arms are folded and cross. Others arms have their tips all oriented the same direction. The disc is slightly stretched, oval. Thus, body and arms have probably been orientated post-mortem by bottom currents or by slipping on sediment. About 30 ophiuroids are preserved on the same bedding plane.

The paratype (LAGER.2007.2.2) has very well preserved skeletal details and architecture of the arms (Figure 4.2). However, the specimen suffered important damage during collection and preparation. Nine of the arms are more or less broken. Part of the disc and the arm bases have been restored with epoxy resin, which hide many details. Seventeen arms can be counted directly or from the protruding pairs of first ambulacral plates. Arms are radiating and there is no obvious evidence of body deformation by current or transport. A single arm shows taphonomic perturbation, the alignment ambulacral plates being disturbed.

*Anatomical description.* *Decacuminaster solaris* is a multi-armed sea star that reaches a body large size (holotype is 20 cm and paratype 10.5 cm). R/r ratio varies from 2 in the small individual to 1.7 in the large one. The number of arms is generally fluctuating in multi-armed sea star, correlatively to size. Here a doubling of diameter is associated to a difference of a single arm, which suggests that 17-18 arms are typical for the species. Poor preservation of proximal part of the arms does not allow a precise description of the relationship between

arms and disc. Interbrachial arc looks angular and very close to the mouth frame. The mouth is widely open, representing about 70% of disc size. No marginal plate series can be identified between the arms, and there is no clear demarcation of the disc.

A robust ambulacral column makes the main skeletal structure of the arms (Figure 4.5). Ambulacral grooves have been opened during taphonomic processes, which partially distorted plate's articulations and hidden the articulation with adambulacrals. The two ambulacral plate rows are vis-à-vis and strongly imbricated in the median axis. Ambulacral body is up to 3 millimeters long, flattened (Figure 4.4, 4.5). The distal side is slightly projecting but reaches the arm axis perpendicularly, whereas the proximal side extends far into a triangular blade that overlaps the adjoining plate. The ambulacral extension is flattened, projected distally to abut the adjoining ambulacral. Median constriction of the ambulacral plate is well developed, regularly curved on both sides, which manage a wide eye-shaped cavity for passage of podial ampoule.

Alignment of adambulacral plates is partially visible along one the paratype's arm, and few dissociated adambulacral plates allow a partial description (figure 4.4). Plates seem robust, cylindrical, elongated in the arm axis. At their proximal edge, all adambulacral plates have a long acicular spine (3 to 5 millimeters long), inserted on a rounded tubercle, oriented abradially. Spines have a robust rounded articulation head, and a slender fluted axis. In living condition, primary adambulacral spines were organized as a comb on lateral sides of the arm, spines pointing at 45° from the arm tip (Figure 4.5). Few small, acicular, secondary spines (four or five) were also present on each adambulacral plate.

Very few plates interpreted as marginal occur sparsely distributed in the arms near ambulacral-adambulacral articulations (Figure 4.6). Plate size does not exceed 1 mm in diameter. Base is flattened, lobate and the upper side smooth, bulbous. It is unclear whether the central bulge was supporting a tuff of acicular spines or was the base for a single primary spine, with several secondary spines attached to the plate base.

A frame of enlarged ossicles outlines the mouth (Figure 4.1, 4.2). The first ambulacral plates are arranged by pairs, forming relief aligned with the ambulacral column. Individual first ambulacral are robust columnar plates, progressively widening dorsally. The ambulacral body is thus squared, with deeply incised dentition on the dorsal margin for articulation with the symmetrical plate. Description of the mouth angle plate is uneasy, the dorsal part being only visible. It is a club-shaped structure, with a vertical column for articulation with the first ambulacral and a rounded development oriented to the mouth.

None of the two specimens show dorsal ossicles. Assuming a destruction of the dorsal skeleton during collection or the initial preparation, we have investigated the parts of the arms that were still embedded in clay. Using air abrasive device allowed a very careful clearing of the structures, including the adambulacral spines that were not visible initially, but no dorsal ossicles have been encountered. It is likely that *Decacuminaster solaris* had no dorsal skeleton (abactinal plates).

Terminal plate is a small shield-like ossicle with few spines inserted on its lateral margin (Figure 4.3).

*Comparison.* The overall shape with numerous arms, angular interbrachial arcs and a widely open mouth evolved in distinct groups, including Brisingida, Solasteridae and Heliasteridae. This body plan is understood as adaptive either to suspension feeding (Brisingida) or predatory by internal digestion of large prey (Solasteridae, Heliasteridae) (Blake 1990). In itself, a high number of arms cannot be retained as a diagnostic criterion for taxonomic assignment of *Decacuminaster solaris*.

Reduction of the dorsal skeleton is reported in one fossil form (Hess 1972) and occasionally in several extant sea star groups: Asteriidae, Brisingida, Oreasteridae, Poraniidae and Pterasteridae. Convergence in distinct groups suggests an adaptive advantage, but the functional of skeleton reduction is not understood except in Brisingida (Mah 2003). Brisingida are all multi-armed abyssal sea stars adapted to suspension feeding habits (Emson & Young 1994). During nutrition arms are maintained upright above the sea floor, and reduction of the dorsal skeleton can reduce the energetic consumption by lightning of the arms. However, Brisingida can be easily distinguished from any other sea star by their columnar ambulacral plates (Mah 1998), clearly different from those of *D. solaris*.

Ambulacral plates of *D. solaris*, with a flattened extension, a triangular proximally projected ambulacral body, and large podial pores, are very similar to those of *Xandarosaster hessi* (Blake 1984), to those of the specimen described as *Plesiosolaster moretonis* by Hess (1972), and to those assigned to *Plesiastropecten hallovensis* by Villier *et al.* (2004). *Plesiastropecten* and *Xandarosaster* belong to a robust clade, the Paleobenthopectininae identified and classified with Benthopectinidae by Blake (1984). The specimens from the Upper Bajocian of Schinznach (Switzerland) described as *Plesiosolaster moretonis* by Hess (1972) shares numerous characters with the *D. solaris* and the Paleobenthopectininae but its classification as *P. moretonis* is untenable and leads to taxonomic problems. Hess (1972) erected *Plesiosolaster* as a new genus for *Solaster moretonis* Forbes in Morris 1854 and

designated as holotype the specimen BNHM OR 40421 from the Great Oolite of Northleach (Gloucestershire) and illustrated by Forbes (1856) and Wright (1863). Blake (1993) reviewed the type of *Solaster moretonis* and defined for it the genus *Brachisolaster*, a name that must be considered as an objective junior synonym of *Plesiosolaster*. The ambulacral column of the Swiss specimens published by Hess (1972) as *P. moretonis* is clearly different from that of the type and rather belongs to Paleobenthopectininae than to *Plesiosolaster* (= *Brachisolaster*) and the Solasteridae. The Hess's specimen has more than five arms which differentiates it from *Plesiastropecten*. The tabular, hourglass shape and the spine's ornament of the adambulacral seem quite different from those of *D. solaris* and *X. hessi*. Pending a full revision, the material of the Upper Bajocian Schinznach (Switzerland) should be considered as an undescribed form of Paleobenthopectininae.

The number of arms is unknown in *X. hessi*, but this species differs from *D. solaris* by its longer, more flattened elongate adambulacral, the number of spines, and mostly by the development of marginal and abactinal plates. *P. hallovensis* also differ by the developed of dorsal and marginal skeleton, five arms, and less projected ambulacral body.

#### PALEOECOLOGY

*Terminaster cancriformis* is here assumed as basal to any Forcipulatida or even the most primitive member of the crown group Asteroidea. Mode of life is therefore difficult to analyze from skeletal morphology. The closest forms would be the basal Forcipulatida (Pedicellasteridae, Neomorphasteridae and Zoroasteridae) that are all deep living organisms and feed opportunistically on various food resources (Mah 2007). *T. cancriformis* is documented from isolated ossicles in the Callovian and Oxfordian of Germany, Switzerland and France (Quenstedt 1876, Hess 1974, 1975) and from whole bodies in the Oxford clay (Hess 1974), but always from lower offshore clay deposits. In La Voulte, the sponges and crinoid communities suggest an upper bathyal environment, at a depth equal or deeper than 200 meters (Charbonnier *et al.* 2007a). For comparison, Extant Zoroasteridae occur very rarely in waters shallower than 100 meters and are more commonly encountered on the soft bottoms between the deep-shelf and the abyssal plain (Mah 2007).

*Decacuminaster solaris* shares numerous characters with the Brisingida that should reflect adaptive strategies to suspension feeding habits: large mouth, robust flexible ambulacral column, reduction of the dorsal skeleton, and a high number of arms. Extant Brisingida live in bathyal and abyssal environments (Clark & Downey 1992, Mah 2003), from

rocky to muddy substrate, and the population density varies substantially depending on nutrient supply by the currents (Roux 1994). Following the classification of Blake (1984, 1987) Paleobenthopectininae would belong to Benthopectinidae and Notomyotida. Most of extant Benthopectinidae are bathyal or abyssal. They are characterized by muscles in the dorsal body wall, which was interpreted as an adaptive character for swimming (Ludwig 1910) or for suspension feeding (Blake 1984). Reports of gut content of extant Benthopectinidae generally support a carnivorous diet (Clark & Downey 1992), but does not exclude suspension feeding. The morphological similarity of *D. solaris* with Brisingida suggests that, at least during the Jurassic, the Paleobenthopectininae specialized to a suspension-feeding mode of life. Considering the paleoenvironmental reconstruction for La Voulte area proposed by Charbonnier *et al.* (2007a), suspension feeders probably lived at the edge of a steep slope formed by the La Voulte fault, as it is reported for extant Brisingida and crinoids (Roux 1994). Preservation in the clays of the Lagerstätte implies a fall down of the specimen and a rapid burial with clays at the bottom of a submarine cliff.

Sea stars diversity is generally low in clay deposits of Jurassic age. Most frequently encountered taxa are large Goniasteridae (*Comptoniaster*, *Tylasteria*), Stauranderasteridae (*Stauraster*) and Astropectinidae (*Pentasteria*) (Hess 1975, Breton 1992, Courville & Villier 2003, Villier *et al.* 2004, Zaton *et al.* 2007), and some of these taxa have been reported from the surroundings of La Voulte (Dumortier 1871, Valette 1928, 1929). Valette (1928) defined *Tylasteria prisca* and *Stauraster billodensis* from isolated ossicles collected in Lower Bathonian clays at La Pouza and La Clapouze. Both latter species also occur at the "Ravin du Chénier", a site very close and of similar age as the "ravin des Mines" (site of the La Voulte Lagerstätte), in association to *Pycinaster* sp. and *Pentasteria* sp. (Breton 1992). Unexpectedly, none of the most common sea stars of the Jurassic clays have been discovered in the lagerstätte neither as body fossils nor as isolated ossicles. Isolated ossicles of *Terminaster* and Benthopectinidae can be relatively common in ossicle collections (Hess 1974, Villier *et al.* 2004) but, so far, none have been reported from clays of La Voulte area. As a result, there is a strong differentiation of the diversity found in the sites with fossils of exceptional preservation cropping of the "ravin des Mines" and the diversity of the clays of similar age cropping out in the neighborhood. Environmental reconstruction of La Voulte area during the Callovian suggests varied conditions of topography, current and sea floor conditions (see Charbonnier *et al.* 2007a) that could justifies a differentiation of sea star communities according to the ecology of species.

## CONCLUSION

Most of our understanding of sea star evolution during the Mesozoic relies on fossils collected from shallow water deposits. The Callovian lagerstätte of La Voulte-sur-Rhône represents a bathyal environment at the bottom of a submarine rocky slope, a type of environment that offer the opportunity to compare the depth range of Jurassic groups with Extant relatives. The small stellate *Terminaster cancriformis* is reviewed as a very primitive taxon either basal to the crown group or to the Forcipulatida. The overall shape is similarity to that of the extant bathyal Zoroasteridae and Pedicellasteridae, which suggests a generalist, carnivorous nutrition in *T. cancriformis*. *Decacuminaster* nov. gen. *solaris* nov. sp. is a large multi-armed sea star with an axial skeleton typical of the Paleobenthopectininae (Notomyotida). The 18 arms and the lack of dorsal ossicles are interpreted as adaptation to suspension feeding as in the extant abyssal Brisingida. The sea stars of La Voulte are relatively similar in terms of morphology to modern bathyal forms, although they are taxonomically distinct. The modern groups appeared and diversified in the Triassic and the Jurassic (Blake 1987, Blake & Hagdorn 2003, Villier *et al.* 2004a), and the diversity found at La Voulte suggests that the adaptive zones occupied by extant forms have been explored relatively early in the Mesozoic, including those of the deep marine fauna. This result was unexpected, considering that many recent studies suggest onshore-offshore trends in the evolution of individual sea star groups (Blake & Aronson 1998, Mah 2003, 2007, Villier *et al.* 2004b). New fossil evidence of deep marine environments should surely help understanding timing of settlement of sea star groups in the deep waters.

## REFERENCES

- ALESSANDRELLO, A., G. BRACCHI, AND B. RIOU. 2004. Polychaete, sipunculan and enteropneust worms from the Lower Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 32(1):1–17.
- BLAINVILLE, H. M. DE. 1830. Zoophytes. *Dictionnaire des sciences naturelles*. F.G. Levrault, Strasbourg, 60 p.
- BLAKE, D. B. 1984. The Benthopectinidae (Asteroidea, Echinodermata) of the Jurassic of Switzerland. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 77(3):631–647.
- BLAKE D. B. 1987. A Classification and phylogeny of the post-Paleozoic sea stars. *Journal of Natural History*, 21:481–528.



- BLAKE, D. B. 1990. Adaptive zones of the class Asteroidea (Echinodermata). *Bulletin of Marine Science*, 46:701–718.
- BLAKE, D. B. 1993. A new asteroid genus from the Jurassic of England and its functional significance. *Palaeontology*, 36(1):147–154.
- BLAKE, D. B., AND H. HAGDORN. 2003. The Asteroidea (Echinodermata) of the Muschelkalk (Middle Triassic of Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, 77(1):23–58.
- BLAKE, D. B., AND H. C. HOTSCHKISS. 2004. Recognition of the asteroid (Echinodermata) crown group: implications of the ventral skeleton. *Journal of Paleontology*, 78(2):359–370.
- BRETON, G. 1992. Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) jurassiques et crétacés de France: taphonomie, systématique, biostratigraphie, paléobiogéographie, évolution. *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre, fascicule hors série*, 78(4) (supplément):1–590.
- CARRIOL, R.P., AND B. RIOU. 1991. Les Dendrobranchiata (Crustacea, Decapoda) du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie*, 77(3):143–160.
- CHARBONNIER, S., J. VANNIER, C. GAILLARD, J.-P. BOURSEAU, AND P. HANTZPERGUE. 2007a. The La Voulte Lagerstätte (Callovian): Evidence for a deep water setting from sponge and crinoid communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 250:216–236
- CHARBONNIER S., J. VANNIER, AND B. RIOU. 2007b. New sea spiders from the Jurassic of La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Science*, 1625:2555–2561.
- CLARK, A. M., AND M. E. DOWNEY. 1992. *Starfishes of the Atlantic*. Chapman & Hall, London, New-York, Tokyo, Melbourne, Madras, 794 p.
- COURVILLE, P., AND L. VILLIER. 2003. L'Oxfordien moyen et supérieur de l'est du Bassin Parisien (France). L'exemple de Latrecey (Haute-Marne): aspects fauniques, paléoenvironnementaux et stratigraphiques. *Revue de Paléobiologie*, 22(1):175–196.
- DOWNEY, M. E. 1970. Zorocallida, new order, and *Doraster constellatus*, new genus and new species, with note on the Zoroasteridae (Echinodermata: Asteroidea). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 64:1–18.
- DUMORTIER, E. 1871. Sur quelques gisements de l'Oxfordien inférieur de l'Ardèche. F. Savy, Paris, 84 p.
- ELMI, S. 1967. Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 19(2):257–507.

- ELMI, S. 1990. Stages in the evolution of late Triassic and Jurassic carbonate platforms: the western margin of the Subalpine Basin (Ardèche, France), p. 109–144. *In* M. E. Tucker, J.L. Wilson, P.D. Crevello, J.R. Sarg, and J.F. Read (Eds.), Carbonate platforms, facies, sequences and evolution. Blackwell Scientific Publications.
- EMSON, R. H., AND C. M. YOUNG. 1994. Feeding mechanism of the brisingid starfish *Novodinia antillensis*. *Marine Biology*, 118:433–442.
- ENAY, R., R. GUIRAUD, L. E. RICOU, C. MANGOLD, J. THIERRY, E. CARIOU, Y. BELLION, AND J. DERCOURT. 1993. Callovian (162 to 158 Ma), p. 81–95. *In* J. Dercourt, L. E. Ricou, B. Vrielynck, (Eds.), Atlas Tethys palaeoenvironmental maps. Gauthier-Villars, Paris.
- FISCHER, J.-C. 2003. Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie*, 89:223–252.
- FISCHER, J.-C., AND B. RIOU. 1982a. Le plus ancien octopode connu (Cephalopoda, Dibranchiata): *Proterooctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 295(2):277–280.
- FISCHER, J.-C., AND B. RIOU. 1982b. Les Teuthoïdes (Cephalopoda, Dibranchiata) du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie*, 68(4):295–325.
- FISCHER, J.-C., AND B. RIOU. 2002. *Vampyronassa rhodanica* nov. gen. nov. sp., vampyromorphe (Cephalopoda, Coleoidea) du Callovien inférieur de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Annales de Paléontologie*, 88(1):1–17.
- FORBES, E. 1856. Figures and descriptions illustrative of British Organic Remains. *Memoirs of the Geological Survey of United Kingdom*, decade 5, Longman, Brown, Green, and Longmans, London, 67 p.
- FOURNET, J. 1843. Etudes sur le terrain jurassique et les minerais de fer de l'Ardèche. *Annales de la Société d'Agriculture, des Sciences de Lyon*, 6(1):1–35.
- GALE, A. S. 1987. Phylogeny and classification of the Asteroidea (Echinodermata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 89:107–132.
- HESS, H. 1960. Neubeschreibung von *Geocoma elegans* (Ophiuroidea) aus dem unteren Callovien von La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Eclogae geologicae Helvetiae*, 53(1):335–385.
- HESS, H. 1972. Eine Echinodermen-Fauna aus dem mittleren Dogger des Aargauer Juras. *Schweizerische Paläontologische Abhandlung*, 92:1–87.

- HESS, H. 1974. Neue Funde des Seesterns *Terminaster cancriformis* (Quenstedt) aus Callovien und Oxford von England, Frankreich und Schweiz. *Eclogae geologicae Helvetiae*, 67(3):647–659.
- HESS, H. 1975. Die fossilen Echinodermen des Schweizer Juras. *Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Basel*, 8:130 p.
- HESS, H. 1986. Ein fund des Seesterns *Terminaster cancriformis* (Quenstedt) aus den Solnhofener Plattenkalken. *Archaeopteryx*, 4:47–50.
- KESLING, R. V., AND H. L. STRIMPLE. 1966. *Calliasterella americana*, a new starfish from the Pennsylvanian of Illinois. *Journal of Paleontology*, 40(5):1157–1166.
- LORY, C. 1854. Compte rendu de l'excursion de La Voulte. Réunion extraordinaire de la Société géologique de France à Valence, Séance du 6 septembre 1854. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 11(2):736–746.
- LUDWIG, H. 1910. Notomyota, eine neue Ordnung des seesterne. *Sitzungsberichte der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften, Berlin*, 23:435–466.
- MAH, C. L. 1998. Preliminary phylogeny and taxonomic revision of the Brisingida (Asteroidea), p. 273–277. *In* R. Mooi & M. Telford (Eds), *Echinoderms*: San Francisco, Balkema, Rotterdam.
- MAH, C. L., 2000. Preliminary phylogeny of the Forcipulatacean Asteroidea. *American Zoologist*, 40:375–381.
- MAH, C. L., 2003. *Astrosarkus idipi*, a new Indo-Pacific genus and species of Oreasteridae (Valvatida: Asteroidea) displaying extreme endoskeletal reduction. *Bulletin of Marine Science*, 73(3):685–698.
- MAH, C. L. 2007. Phylogeny of the Zoroasteridae (Zorocallina; Forcipulatida): evolutionary events in deep-sea Asteroidea displaying Palaeozoic features. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150:177–210.
- MANNI, R., U. NICOSIA, AND B. RIOU. 1985. *Rhodanometra lorioli* n. gen n. sp and the other Callovian crinoids from La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France). *Geologica Romana*, 24:87–100.
- MORRIS, J. 1854. A catalogue of British fossils: Comprising the genera and species hitherto described; with references to their geological distribution and the localities in which they have been found. 2nd edition, London, 380 p.
- PERRIER, E. 1884. Mémoire sur les étoiles de mer recueillies dans la mer des Antilles et du Golf du Mexique. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle*, 6:127–276.

- QUENSTEDT, F. A. 1876. Petrefaktenkunde Deutschlands, 1 abt. Echinodermen (Asteriden und Encriniden) & Atlas zu den Echiniden und Encriniden, 4, L. F. Fues, Leipzig, 742 p.
- ROUX M., 1994. The CALSUB cruise on the bathyal slopes of New Caledonia. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 161:9–47.
- SCHWEIGERT, G., A.GARASSINO, AND B. RIOU. 2006. First record of *Stenochirus* Opper, 1861 (Crustacea: Decapoda: Stenochiridae) from the Callovian (Middle Jurassic) of La Voulte-sur-Rhône. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, 2:65–77.
- SECRETAN, S. 1983. Une nouvelle classe fossile dans la super-classe des Crustacés: Conchyliocarida. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, 296(2):741–743.
- SECRETAN, S. 1985. Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationship to Malacostraca and postulated behaviour. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 76:381–389.
- SECRETAN, S., AND B. RIOU. 1983. Un groupe énigmatique de crustacés, ses représentants du Callovien de La Voulte-sur-Rhône. Annales de Paléontologie, 69(2):59–97.
- THIERY, P., J. LAMBERT, AND M. COLLIGNON. 1928. Note sur quelques échinides de la région de La Voulte, p. 81–103. In G. Sayn and F. Roman (Eds.), Monographie stratigraphique et paléontologique du Jurassique moyen de La Voulte-sur-Rhône. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 13.
- VALETTE, A. 1928. Note sur les débris de stelléridés du Bathonien de la Pouza. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 13(2):62–66.
- VALETTE, A. 1929. Note sur quelques stelléridés jurassiques du laboratoire de la faculté des sciences de Lyon. Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 16(13):5–39.
- VAN STRAELEN, V. 1922. Les crustacés décapodes du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, Paris, 175: 982–983.
- VAN STRAELEN, V. 1923. Les Mysidacés du Callovien de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche). Bulletin de la Société Géologique de France, 23(4):431–439.
- VAN STRAELEN, V. 1925. Contribution à l'étude des Crustacés décapodes de la période jurassique. Mémoires de la Classe des Sciences de l'Académie royale de Belgique, 7(2):1–462.

- VANNIER, J., J.-Y. CHEN, D.-Y. HUANG, S. CHARBONNIER, AND X.-Q. WANG. 2006. The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51(2):201–214.
- VERRILL, A. E. 1894. Descriptions of new species of starfishes and ophiurans. *Proceedings of the United States National Museum*, 17:245–297.
- VILLIER, L., M. KUTSCHER, AND C. MAH. 2004. Systematics, palaeoecology, and evolutionary significance of Middle Toarcian Asteroidea (Echinodermata) from the 'Seuil du Poitou', Western France. *Geobios*, 37(6):807–825.
- WRIGHT, T. 1863. *Monograph of the British fossil Echinodermata from the oolitic formations. vol. II: The Asteroidea and Ophiuroidea. Part 1. Monograph of the Palaeontographical Society*: 1–203.
- ZATON, M., L. VILLIER, AND M. SALAMON. 2007. Predator-prey interaction in the Middle Jurassic of south-central Poland: evidence from echinoderm taphonomy. *Lethaia*, 40:139–151.

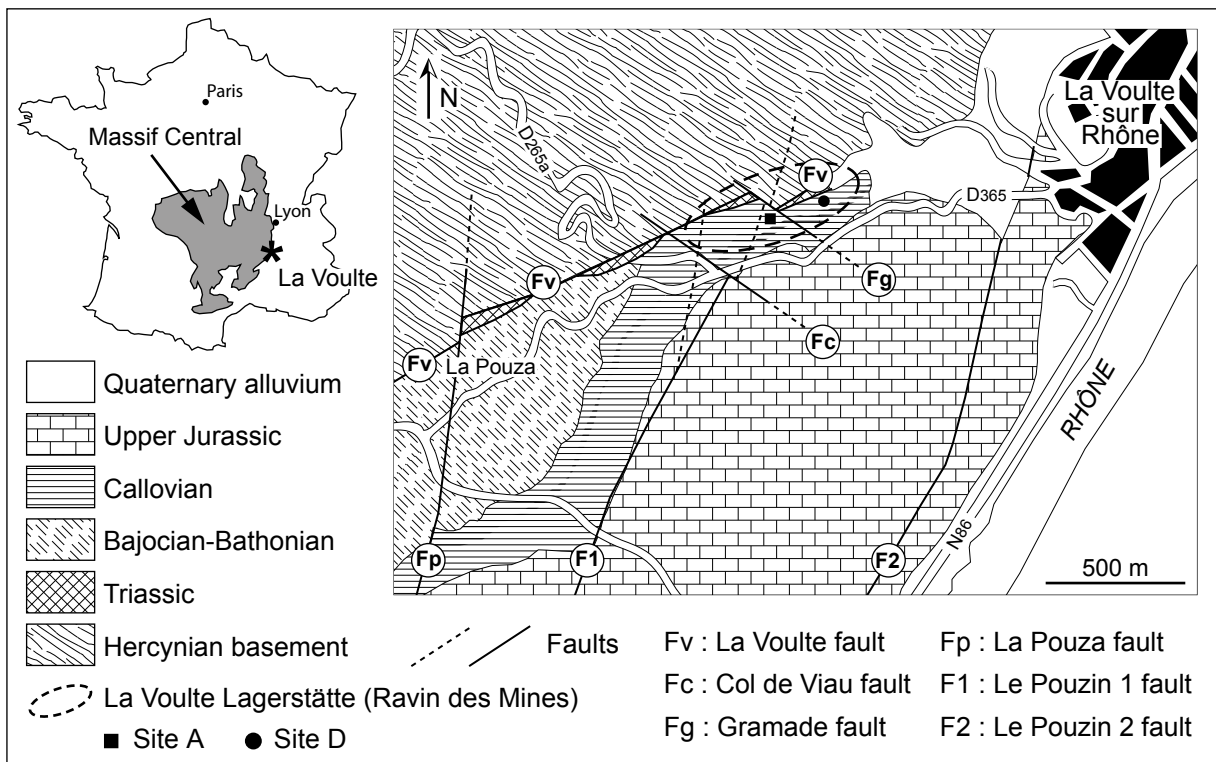
## FIGURE LEGENDS

FIGURE 1. Locality map of the La Voulte-sur-Rhône Lagerstätte. (modified from Elmi, 1967).

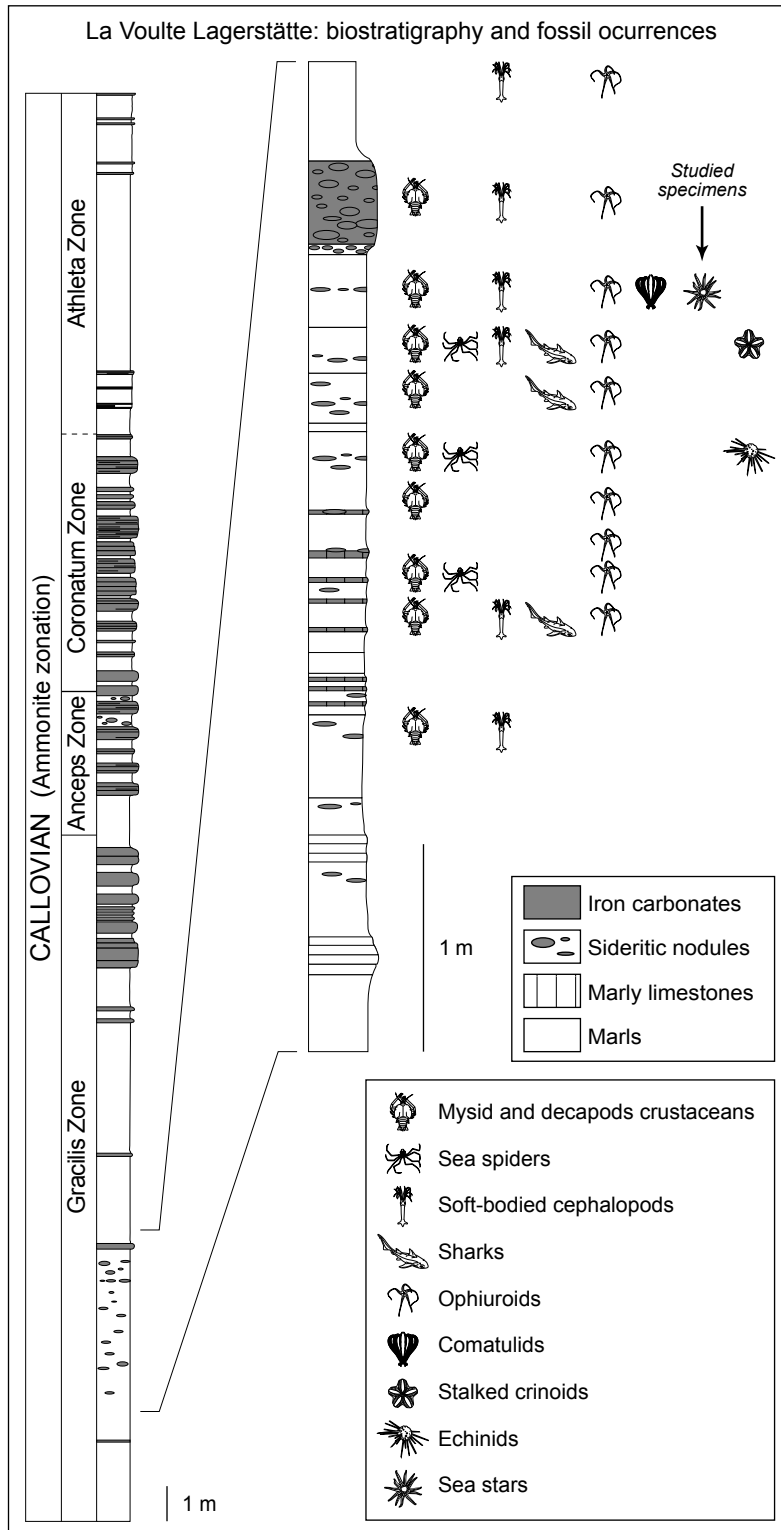
FIGURE 2. Biostratigraphic log of the La Voulte Lagerstätte with major fossil occurrences. The fossil bearing layers are Lower Callovian in age (Gracilis zone).

FIGURE 3. *Terminaster cancriformis*. LAGER.2007.2.1, Site D of Fischer (2003), Ravin des Mines, La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France. All Scales 5 millimeters. 1, General view of the oral face. 2, Two crossing arms and of the disc with well preserved ornament and arrangement of the adambulacral plates. 3, Line drawing of the arm profile. 4, Line drawing of skeletal architecture of the oral area and the base of the arm.

FIGURE 4. *Decacuminaster* nov. gen. *solaris* nov. sp. Ravin des Mines, site A of Fischer (2003), La Voulte-sur-Rhône, Ardèche, France. Scale bars 2 centimeters for the general views and 1 millimeters for all detailed views. 1, Holotype, LAGER.2007.3.3. 2–6, Paratype, LAGER.2007.2.2. 2, General view of the dorsal face. 3, Arm tip with terminal plate and its attached spines. 4, Part of the distorted arms showing three adambulacral plates in lateral view, the ambulacral/adambulacral articulation and the adambulacral spines. 5, Part of an arm showing the arrangement of the ambulacral column and the comb of primary spines attached to the adambulacral plates. 6, Details of two of the few marginal plates and the tuff of spines attached to it.



**Figure 1**



**Figure 2**



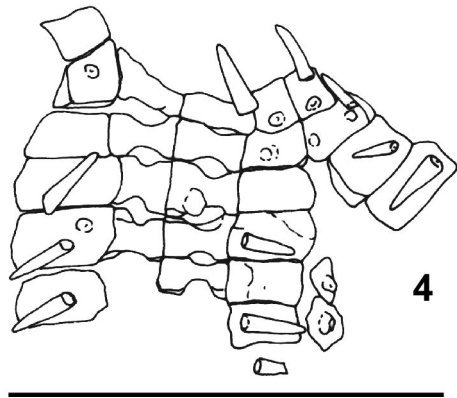
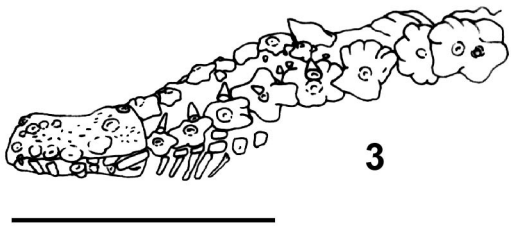
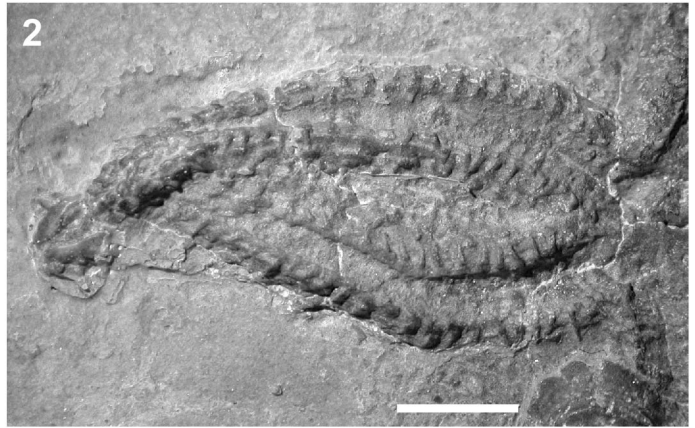
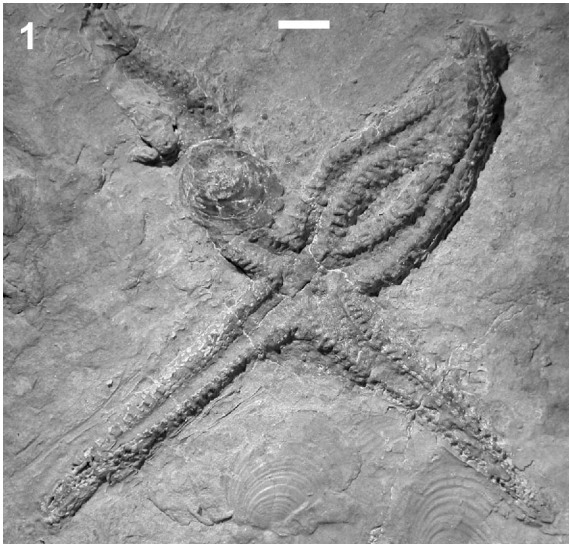


Figure 3

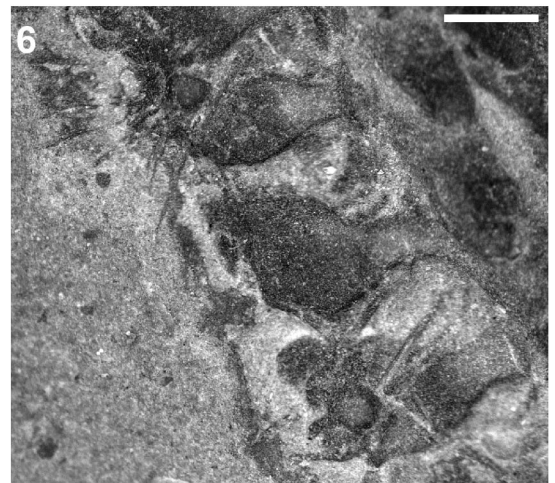
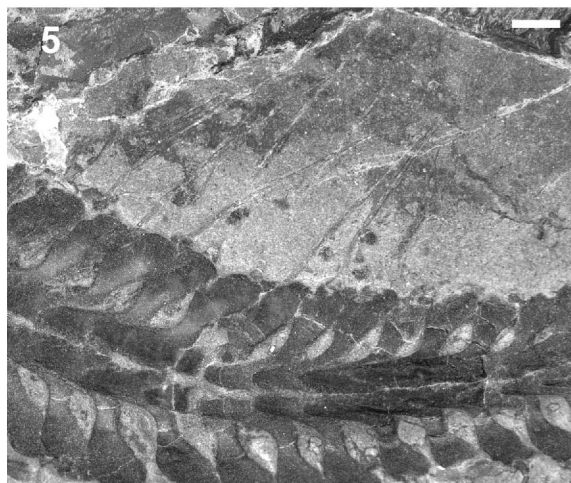
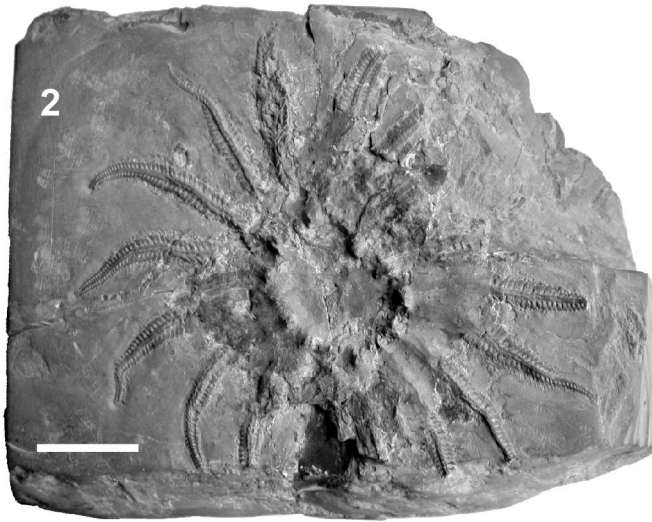
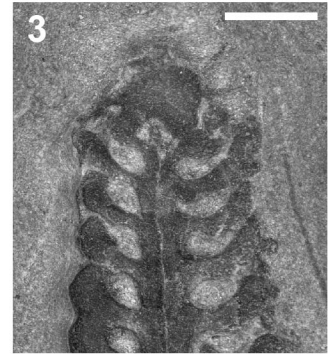


Figure 4

# ANNEXE 8

## Acta Palaeontologica Polonica *Article publié*

Vannier, J., Chen, J.-Y., Huang, D.-Y., **Charbonnier**, S., Wang, X.-Q., 2006. The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods. *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (2), 201-214.

# The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods

JEAN VANNIER, JUN-YUAN CHEN, DI-YING HUANG, SYLVAIN CHARBONNIER,  
and XIU-QIANG WANG



Vannier, J., Chen, J.-Y., Huang, D.-Y., Charbonnier, S., and Wang, X.-Q. 2006. The Early Cambrian origin of thylacocephalan arthropods. *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (2): 201–214.

*Zhenghecaris shankouensis* gen. et sp. nov. is one of the largest “bivalved” arthropods of the Lower Cambrian Maotianshan Shale fauna. Its non-mineralized carapace was dome-like, laterally compressed, armed with rostral features, and probably enclosed the entire body of the animal. *Zhenghecaris* was provided with elliptical stalked lateral eyes. The carapace design, external ornament and visual organs of *Zhenghecaris* suggest affinities with the Thylacocephala, an extinct (Lower Silurian to Upper Cretaceous) group of enigmatic arthropods whose origins remain poorly understood. The bivalved arthropods *Isoxys* and *Tuzoia* (Lower and Middle Cambrian) are two other potential thylacocephalan candidates making this group of arthropods a possible new component of Cambrian marine communities. *Zhenghecaris*, *Isoxys*, and *Tuzoia* are interpreted as nektonic animals that probably inhabited the lower level of the water column in shallow shelf settings at depths of perhaps 100–150 m or less. Their feeding mode either in the water column (e.g., mesozooplankton) or on the substrate (e.g., small epibenthos, detritus) is uncertain, although some of these arthropods were possibly mid-water predators (e.g., *Isoxys* with raptorial appendages).

Key words: Arthropoda, *Zhenghecaris*, Lagerstätte, Cambrian, Maotianshan Shale, China.

Jean Vannier [jean.vannier@univ-lyon1.fr] and Sylvain Charbonnier, UMR 5125 “Paléoenvironnements et Paléobiosphère”, Université Claude Bernard Lyon 1, Campus Universitaire de la Doua, 2, rue Raphaël Dubois, 69622 Villeurbanne, France;

Jun-Yuan Chen and Di-Ying Huang, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Science, 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China;

Xiu-Qiang Wang, Biological Sciences Department, Nanjing University. Nanjing 210093, China.

## Introduction

The thylacocephalans are “bivalved” arthropods with a long fossil record (Lower Silurian to Upper Cretaceous; Mikulic et al. 1985; Schram et al. 1999), a worldwide distribution (Europe, North America, Australia, China and South America) and a distinctive morphology exemplified, in some Mesozoic species, by hypertrophied visual organs and long raptorial appendages (e.g., Secrétan 1985; Fig. 1). Despite substantial information obtained over the years from several fossil Lagerstätten (Solnhofen, Germany; Mazon Creek, Illinois, USA; La Voulte-sur-Rhône, France), the Thylacocephala remain an unusual group of animals whose origin and affinities within the Arthropoda, particularly their relationship to crustaceans, remain unresolved. In this paper we describe a new bivalved arthropod, namely *Zhenghecaris shankouensis* sp. nov., from the Lower Cambrian Maotianshan Shale of SW China and analyze its possible thylacocephalan affinities. We also discuss the possibility that other Cambrian bivalved arthropods such as *Tuzoia* Walcott, 1912 and *Isoxys* Walcott, 1890 may belong to the Thylacocephala, making the group a possible new arthropod constituent of Cambrian communities.

*Institutional abbreviations.*—Sk, Early Life Research Centre, Chengjiang, Yunnan Province, China; FSL, Faculty of Sciences, Université Claude Bernard Lyon 1, France; IPMR, Museum d’Histoire Naturelle, Paris.

## Material and methods

The specimens were recovered from excavations made near the Shankoucun Village (near Anning, ca. 40 km SW of Kunming City, Yunnan Province; Peng et al. 2001; Huang, 2005) by J.-Y. Chen, D.-Y. Huang, and their collaborators. The excavated horizons belong to the Maotianshan Shale Member of the Yu’anshan Formation, assigned to the Lower Cambrian by trilobite zonation (for general stratigraphy, see Hou et al. 2004). As in other localities of Yunnan Province where the Maotianshan Shale crops out, the host rock of the fossils consists of three different facies: background mudstones containing organic-rich laminae (Fig. 2B), single-event mudstones resulting from rapid deposition of suspended mud (microturbiditic events possibly generated by storms and bioturbated mudstones (see Zhang et al. 2001; Zhu et al. 2001, 2003; Hu 2005). Exceptionally preserved



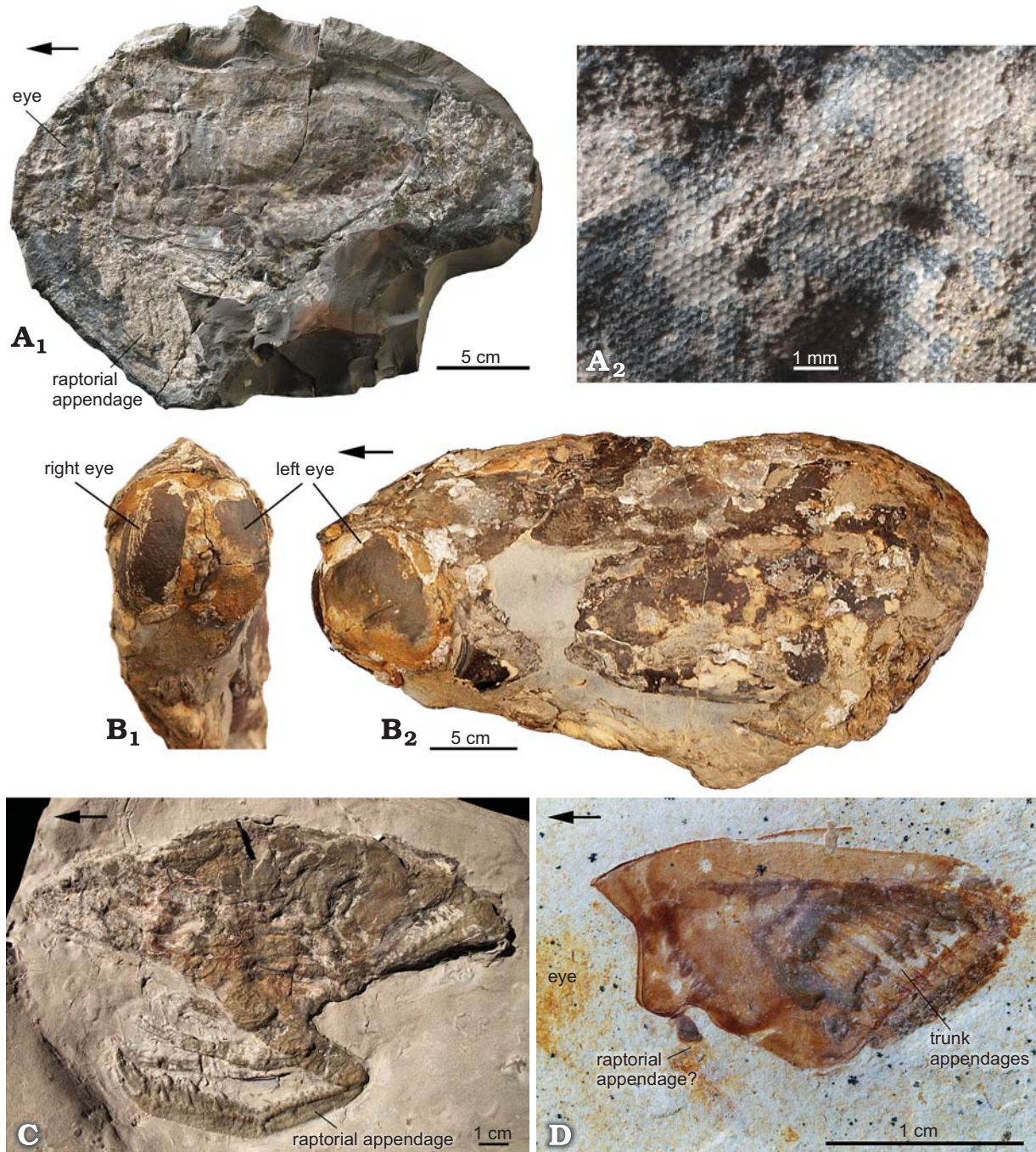


Fig. 1. Mesozoic thylacocephalans. **A–C.** *Dollocaris ingens* Van Straelen, 1923, Callovian, La Voulte, France. FSL 170759, general view (**A<sub>1</sub>**) and detail (**A<sub>2</sub>**) of visual surface. **B.** Three-dimensionally preserved specimen showing a pair of bulbous eyes, in left lateral (**B<sub>1</sub>**) and frontal (**B<sub>2</sub>**) views (collection of the Musée d'Histoire Naturelle, Lyon, specimen number in-progress). **C.** IPM R 62002, specimen showing well-preserved raptorial appendages. **D.** *Mayrocaris bucculata* Polz, 1994, general view of paratype (specimen 93032701 from Polz 1994: pl. 1: 3, courtesy S. Secrétan).

soft-bodied fossils (e.g., worms, non-mineralized arthropods) and high faunal diversity generally characterize the single-event mudstones whereas lower diversity assemblages of carcasses, exuviae, and lightly sklerotized organisms are more frequent in background mudstone (Hu 2005). *Zhenghecaris* gen. nov. is rare. Its bivalved carapace is typically covered with thin brownish amorphous Fe-rich aluminosilicate (Zhu et al. 2005) contrasting with the greenish

mudstone matrix. Although flattened by compaction, part of its three-dimensional aspect is preserved. The fauna associated with *Zhenghecaris* gen. nov. consists of numerous priapulid worms (Huang 2005), Porifera, Cnidaria, Lobopodia, Hyolitha, Arthropoda (e.g., trilobites, naraoides, *Fuxianhuia*, *Acanthomeridion*, *Retifacies*, *Xandarella*, *Urokodia*, *Alalcomenaeus*, waptiids, *Isoxys*, bradoriids, anomalocaridids), Mollusca, Sipuncula, Brachiopoda, Urochordata, and organ-



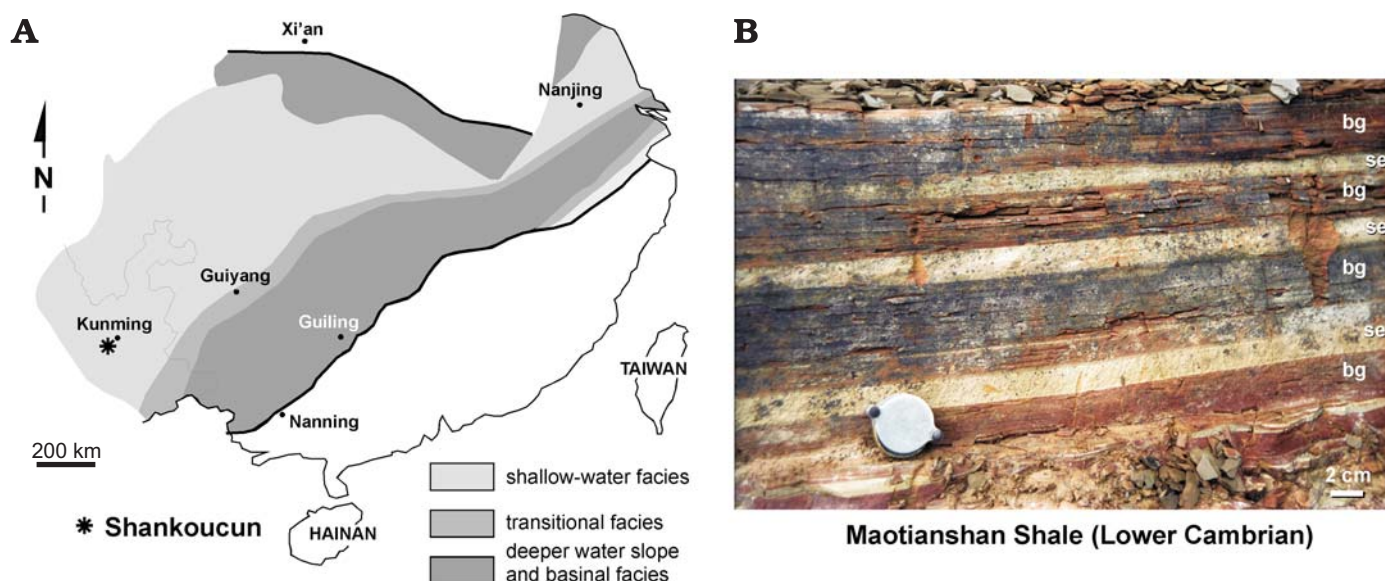


Fig. 2. Fossil locality and depositional environment. **A.** Simplified paleogeographic map of the Yangtze Platform during the Sinian–Cambrian boundary showing main facies distribution (asterisk for fossil locality). **B.** Alternating siltstones-mudstones layers at Shankoucun (Maotianshan Shale, Lower Cambrian). Map after Zhu et al. (2003; simplified). bg, background mudstone ; se, single-event mudstone (see explanation in text).

isms with uncertain affinities such as chancelloriids and edloniids (Vannier and Chen 2005).

Line-drawings were made from colour photographs. The mydocopid ostracod *Leuroleberis surugaensis* from the Pacific Coast of Japan (see Vannier et al. 1996) is used for comparisons with *Zhenghecaris* gen. nov. from the Lower Cambrian of China. Both are laterally compressed bivalved arthropods with an ovoid carapace and rostral features. The carapace architecture and internal anatomy of *Leuroleberis* were studied by means of X-ray microtomography (Skyscan, Antwerp), Scanning Electron Microscopy (SEM) and micro-tome sections.

## Systematic paleontology

Class Thylacocephala Pinna, Arduini, Pesarini, and Teruzzi, 1982

Order and Family uncertain

*Diagnosis* (modified after Schram 1990).—Arthropods with a laterally compressed shield-like carapace (length from ca. 15 to 250 mm long) enclosing the entire body. No prominent abdominal feature (e.g., tail with telescopic elements, telson, and furcae) emerging from the carapace posteriorly. Carapace ovoid with typically an anterior rostrum-notch complex; posterior rostrum may be present. Lateral surface evenly convex or with longitudinal ridge(s). External ornament (e.g., striated, pitted, corrugated, terrace-like structures). Eyes well-developed, situated in optic notches, either spherical or drop-shaped (possibly stalked), in some species hypertrophied (i.e. filling the optic notches or forming a paired, frontal globular structure) with numerous small om-

matidia. Possibly five cephalic appendages (short A1 and A2, Md, Mx1, Mx2). Well-marked trunk tagmosis. Anterior trunk with, in some forms, three segments bearing very long geniculate and chelate appendages protruding beyond the ventral margin of the carapace. Posterior trunk with a series of 8, possibly more, styliform and filamentous pleopod-like appendages decreasing in size posteriorly. Eight pairs of well-developed gills in the trunk region.

*Genera*.—A total of 21 genera and one described in open nomenclature are included within the Thylacocephala (Table 1 and Fig. 3).

*Discussion*.—This Class of arthropod was erected by Pinna et al. (1982) on the basis of *Ostenia cypriformis* from the Lower Sinemurian of Osteno (Italy). The authors distinguished five diagnostic features but gave no formal definition of the Thylacocephala. These features were: (1) the hyper-development of the anterior part of the cephalon that, according to them, lacked eyes but, curiously, housed ovaries; (2) an univalved cephalic shield encapsulating the trunk region of the animal; (3) a set of three pairs of well-developed “uniramous” appendages recognized as A1, A2, and maxillipeds (Mxp), with an assumed locomotory function; (4) a feeding apparatus that comprised the mandible (Md) and a pair of maxillae with an assumed filtering function; (5) a relatively reduced thoracic section (first segment bearing Mxp attached to cephalon followed by a series of 8 segments with thoracopods; (6) a very reduced abdomen with no apparent segmentation. Since this pioneer work, detailed studies have been carried out in a wide range of stratigraphical horizons and depositional environments and under various taphonomic conditions and have considerably improved our knowledge of the thylacocephalan animals (Fig. 4; see Secr-

Table 1. Age, occurrence, and key-references of thylacocephalan genera.

Genera	Age	Occurrence	References
<i>Ainiktozoon</i> Scourfield, 1937	Lower Silurian	Scotland	Scourfield 1937; Van der Bruggen et al. 1997
<i>Ankitokazocaris</i> Arduini, 1990	Lower Triassic	Italy	Arduini 1990
<i>Atropicaris</i> Arduini and Brasca, 1984	Upper Triassic	Italy	Arduini and Brasca 1984; Arduini 1988
<i>Austriocaris</i> Glaessner, 1931	Upper Triassic	Austria	Glaessner 1931; Rolfe 1969
<i>Clausocaris</i> Polz, 1989	Upper Jurassic (Tithonian)	Germany	Polz 1989, 1990, 1992, 1993
<i>Concavicaris</i> Rolfe, 1961	Devonian (Eifelian)-Carboniferous (mid-Pennsylvanian)	France, Czech Rep., Australia, USA	Chlupac 1963; Briggs and Rolfe 1983; Schram 1990
<i>Convexicaris</i> Schram, 1990	Carboniferous (mid-Pennsylvanian)	USA	Schram 1990
<i>Coreocaris</i> Kobayashi, 1937	Lower Permian	South Korea	Kobayashi 1937
<i>Dollocaris</i> Secrétan and Riou, 1983	Middle Jurassic (Callovian)	France	Secrétan 1983, 1985; Secrétan and Riou 1983; Fröhlich et al. 1992
<i>Harrycaris</i> Briggs and Rolfe, 1983	Upper Devonian (Frasnian)	W. Australia	Briggs and Rolfe 1983
<i>Kilianicaris</i> Van Straelen, 1923	Middle Jurassic (Callovian)	France	Van Straelen 1923
<i>Mayrocaris</i> Polz, 1994	Upper Jurassic (Tithonian)	Germany	Arduini 1990; Polz 1994
<i>Microcaris</i> Pinna, 1974	Upper Triassic	Italy	Pinna 1974
<i>Ostenocaris</i> Arduini, Pinna, and Teruzzi, 1984	Lower Jurassic (Sinemurian)	Italy	Pinna 1974; Arduini et al. 1980, 1984; Alessandrello et al. 1991
<i>Paraostenia</i> Secrétan, 1985	Middle Jurassic (Callovian)	France	Fröhlich et al. 1992
<i>Protozoa</i> Dames, 1886	Upper Cretaceous (Santonian)	Lebanon	Schram et al. 1999
<i>Pseudericthus</i> Dames, 1886	Upper Cretaceous (Santonian)	Lebanon	Schram et al. 1999
<i>Thylacocephalus</i> Lange, Hof, Schram, and Steeman, 2001	Upper Cretaceous (Santonian)	Lebanon	Lange et al. 2001
<i>Rugocaris</i> Tintori, Bigi, Crugnola, and Danini, 1986	Lower Jurassic (Pliensbachian)	Italy	Tintori et al. 1986
<i>Yangzicaris</i> Shen, 1983	Middle Triassic	China	Shen 1983
Unnamed form (in Mikulic et al. 1985)	Silurian (Llandovery)	USA	Mikulic et al. 1985
<i>Zhenghecaris</i> gen. nov.	Lower Cambrian	China	this paper

tan and Riou 1983, Secrétan 1985, Pinna et al. 1985 for the Jurassic of La Voulte and Osteno; Briggs and Rolfe 1983 for the Upper Devonian of Australia; Polz 1990, 1992, 1993, 1994, 1997 for the Upper Jurassic of Solnhofen; Schram 1990 for the Upper Carboniferous of Mazon Creek; Schram et al. 1999 and Lange et al. 2001 for the Cretaceous of Lebanon). The updated definition of Thylacocephala presented here and modified from Schram (1990) is an attempt to synthesize the paleontological information obtained over the last 20 years concerning the group. Schram (1990) suggested that the Thylacocephala should be separated into two orders, the Concavicarida Briggs and Rolfe, 1983 and the Conchyliocarida Secrétan, 1983. The Concavicarida were defined (Schram 1990: 2) as thylacocephalans with a carapace armed with prominent rostral features that, anteriorly, overhangs a well-defined optic notch. By contrast, the Conchyliocarida (Schram 1990: 10) are characterized by a carapace lacking a clearly delineated optic notch and a rostrum and typically have eyes situated on the surface of a large protruding so-called "cephalic sac". The subdivision of Thylacocephala proposed by Schram (1990) stresses differences in the development of eyes and their encapsulating exoskeletal structure (rostrum-notch complex) but underlines no other anatomical differences (e.g., segments, appendages) between the two or-

ders. In recent crustaceans, the size, shape, and structure (e.g., density and number of ommatidia) of eyes express the various responses of animals to capture and utilize light in their respective environments. These features have a strong environmental control and, to us, cannot be used alone to distinguish higher taxa. For this reason, we do not maintain here the order-level distinction of Thylacocephala proposed by Schram (1990).

*Age and occurrence.*—See (Table 1 and Fig. 3).

### Genus *Zhenghecaris* nov.

*Type species:* *Zhenghecaris shankouensis* sp. nov., by monotypy.

*Derivation of the name:* In honour of the great Chinese mariner Zheng He (1371–1435) who was born near the study area. He sailed from China to many places throughout the South Pacific, Indian Ocean, and distant Africa, some 80 years before Columbus' voyages.

*Diagnosis.*—Thylacocephalan with long, strongly, and evenly convex dorsal outline. Stout anterior and posterior pointed rostrum. Broad concave optic notch anteroventrally situated. Ventral margin truncated medioventrally. Narrow rim running parallel to ventral margin. No lateral ridge. External surface of carapace with fine corrugated and tuberculated micro-ornament. "Teardrop"-shaped stalked eyes protruding from the carapace beyond the anteroventral margin.

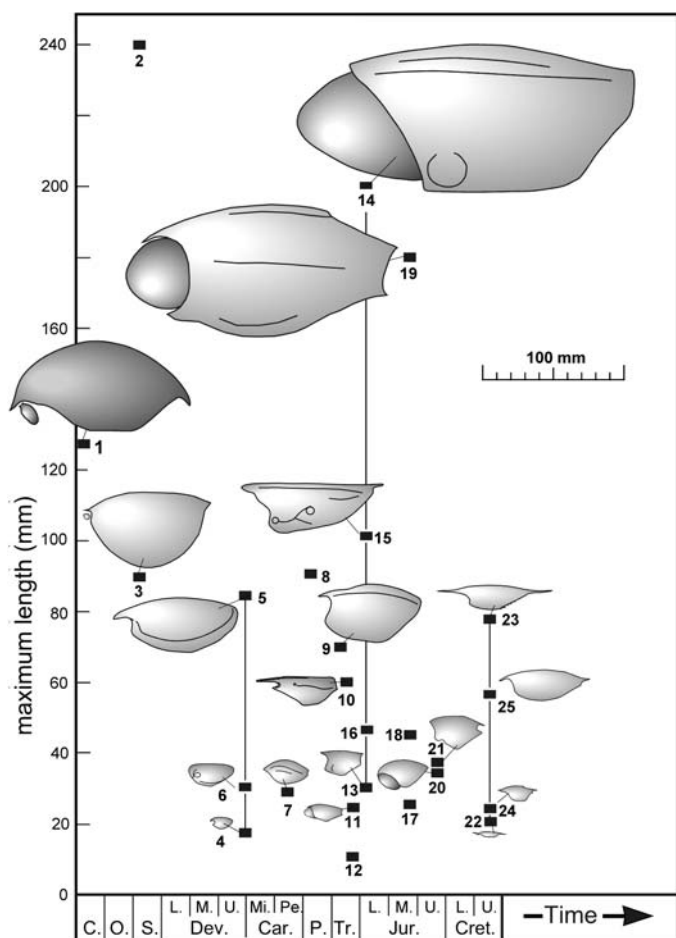


Fig. 3. Size range of thylacocephalans (Lower Cambrian to Upper Cretaceous). 1, *Zhenghecaris* gen. nov.; 2, *Ainiktozoon*; 3, undescribed thylacocephalan (Mikulic et al. 1985); 4, 5, *Concavicularis* (2 different species represented); 6, *Harrycaris*; 7, *Convexicaris*; 8, *Coreocaris*; 9, *Ankitokazocaris*; 10, *Yangzicaris*; 11, *Atropicaris*; 12, *Microcaris*; 13, 14, *Ostenocaris* (2 different species represented); 15, *Austriocaris*; 16, *Rugocaris*; 17, *Parostenia*; 18, *Kilianocaris*; 19, *Dollocaris*; 20, *Clausocaris*; 21, *Mayrocaris*; 22, 23, *Protozoa* (2 different species represented); 24, *Pseuderichthus*; 25, *Thylacocephalus*. C., Cambrian; Car., Carboniferous; Cret., Cretaceous; Dev., Devonian; Jur., Jurassic; L., Lower; M., Middle; Mi., Mississippian; O., Ordovician; P., Permian; Pe., Pennsylvanian; S., Silurian; Tr., Triassic; U., Upper. Carapace outlines from original publications (see references in Table 1).

**Age.**—Lower Cambrian (*Eoredlichia*–*Wutingaspis* trilobite Zone).

**Discussion.**—*Zhenghecaris* gen. nov. is by far the largest bivalved arthropod (holotype ca. 125 mm long) ever found within the Maotianshan Shale biota (Hou et al. 2004; Chen 2004). The unusually large bivalved arthropods claimed by Hou (1987, 1999) also from the Maotianshan Shale biota (Xiaolantian section) are much smaller than *Zhenghecaris* gen. nov. The length of the carapace reaches 7.7 mm in *Occacaris oviformis* (holotype), 15 mm in *Forfexicaris valida* (holotype), and 71 mm in *Yunnanocaris megista* (paratype). *O. oviformis* is known from a single specimen

with relatively well-preserved appendages, eyes and posterior trunk. Although definitely ovoid, the exact lateral outline of its carapace is unclear (Hou et al. 2004: fig. 16.24), especially anteriorly (Fig. 5A). Both *F. valida* and *Y. megista* (Fig. 5A, B) have sub-oval valves with a postplete lateral outline (greatest height posterior to the mid-length; see Scott 1961). They lack external ornament except numerous concentric wrinkles and irregular ridges that result from compaction of the vaulted non-mineralized carapace. The pustulose/corrugated external features of the holotype of *Y. megista* are irregular and most probably artefacts (diagenetic mineralization?; see Hou 1999: fig. 1.4). *Pectocaris spatiosa* Hou, 1999 and *Pectocaris eurypetala* (Hou and Sun, 1988) are two additional large bivalved arthropods from the Chengjiang biota (max. size 90 mm and 35 mm, respectively). Both forms have a carapace with a sub-elliptical lateral outline devoid of cardinal processes. *Pectocaris eurypetala* has numerous branchiopod-type appendages, an elongate telson with fluke-shaped rami. In summary, none of these 4 large bivalved arthropods (*Occacaris*, *Yunnanocaris*, *Forfexicaris*, *Pectocaris*) resembles *Zhenghecaris* gen. nov.

*Zhenghecaris* displays some important thylacocephalan features (Figs. 6, 7), such as: (1) a dorsally fused laterally compressed carapace with a rostrum-notch complex present at both the anterior and posterior ends of the carapace, and (2) well-developed stalked eyes protruding through the anterior notch. *Zhenghecaris* falls within the size range of the majority of thylacocephalans (carapace length between 15 and 250 mm; Fig. 3). Other resemblances with Palaeozoic and Mesozoic representatives of the group should be noted, too. For example, the truncated midventral margin of *Zhenghecaris* recalls that of *Concavicularis milesi*, *Harrycaris*, *Ostenocaris*, *Protozoa damesi*, and *Pseuderichthus* (Arduini et al. 1980; Briggs and Rolfe 1983; Schram et al. 1999). Its marginal rim (Fig. 6A<sub>5</sub>, A<sub>7</sub>) is similar to that of *Mayrocaris* (Polz 1997), *Protozoa* and *Pseuderichthus* (Schram et al. 1999). Its corrugate and tuberculate ornament (Fig. 6A<sub>8</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub>) is comparable with that of *Protozoa* and *Pseuderichthus* (regularly spaced pits) and *Mayrocaris* (terraced lines). It is also reminiscent of myodocope ostracodes (short crescent-like ridges sheltering sensory setae; Fig. 8). *Zhenghecaris* differs from all other thylacocephalans by its most peculiar long vaulted dorsal margin and its drop-shaped eyes. These two original features justify the erection of a new genus.

**Occurrence.**—Yunnan Province, South China, Lower Cambrian (*Eoredlichia*–*Wutingaspis* trilobite Zone).

#### *Zhenghecaris shankouensis* sp. nov.

Figs. 4C, 6, 7.

**Holotype:** Sk010120a, b, part and counterpart of an almost complete specimen (Figs. 6A, 7A). **Paratype** Sk010121a, b, part and counterpart of a smaller incomplete specimen with well-marked external ornament (Figs. 6B, 7B).

**Type locality:** Shankoucun Village, Anning City, 40 km SW of Kunming, Yunnan Province, SW China; Yu'anshan Formation, Maotianshan Shale Member, Lower Cambrian (*Eoredlichia*–*Wutingaspis* trilobite Zone).



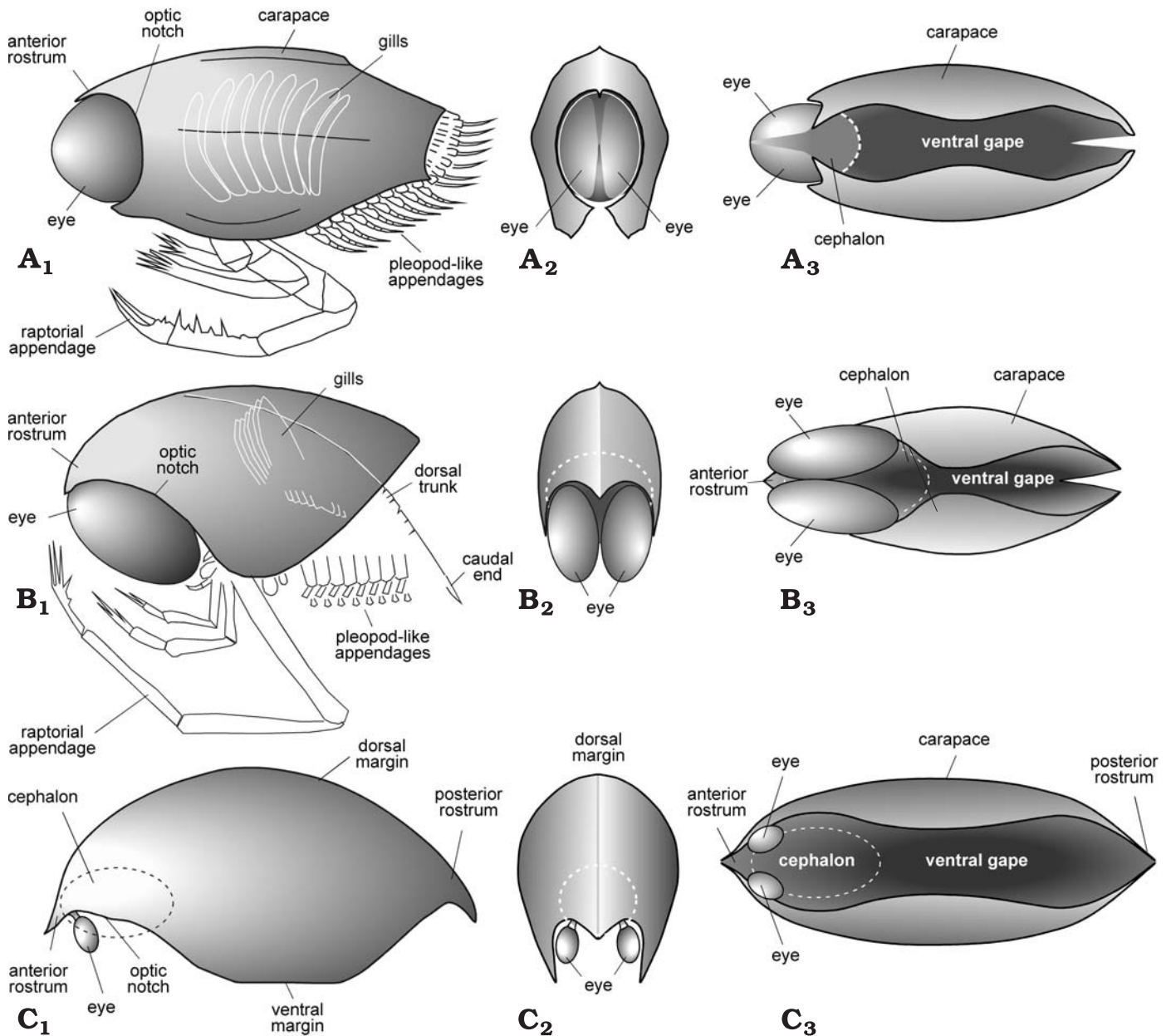


Fig. 4. Simplified reconstructions showing the general morphology of thylacocephalan arthropods in left lateral (subscripted with "1"), frontal (subscripted with "2"), and ventral (subscripted with "3") views. **A.** *Dollocaris ingens* (Middle Jurassic, La Voulte, France; modified from Secrétan 1985). **B.** *Clausocaris lithographica* (Upper Jurassic, Solnhofen, Germany). **C.** *Zhenghecaris shankouensis* gen. et sp. nov. (Lower Cambrian, Maotianshan Shale biota, China). Not to scale. A and B modified from Secrétan 1985 and Polz 1990, respectively.

*Derivation of the name:* From Shankou, the type locality.

*Material.*—In addition to the holotype and paratype, three incomplete specimens all preserved laterally compressed.

*Diagnosis.*—as for genus.

*Description.*—The lateral outline is almost elliptical with L:H = 1.87 (holotype), the dorsal margin being remarkably long and evenly convex. The ventral margin is divided into three sections of almost equal length; the anteroventral and posteroventral sections are slightly concave, whereas the midventral one is flat. A pointed rostrum is present anteriorly

and posteriorly (Fig. 7A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>). A narrow ridge runs parallel to the ventral margin (Fig. 6A<sub>6</sub>, A<sub>7</sub>). The lateral surface of the carapace bears no other ridge, its convexity being even. Dorsal views of the holotype do not show any obvious hinge line or groove between the two lateral flaps. The original shape of the carapace was probably that of a laterally compressed shield with no external dorsal splitting. Post-mortem lateral compaction enhanced the dorsal convexity of the dorsal area and flattened out the lateral flaps. Part of the anterior rostrum may have been topped by a narrow strengthening carina (Fig. 7A<sub>3</sub>). The carapace is almost entirely covered with elongated

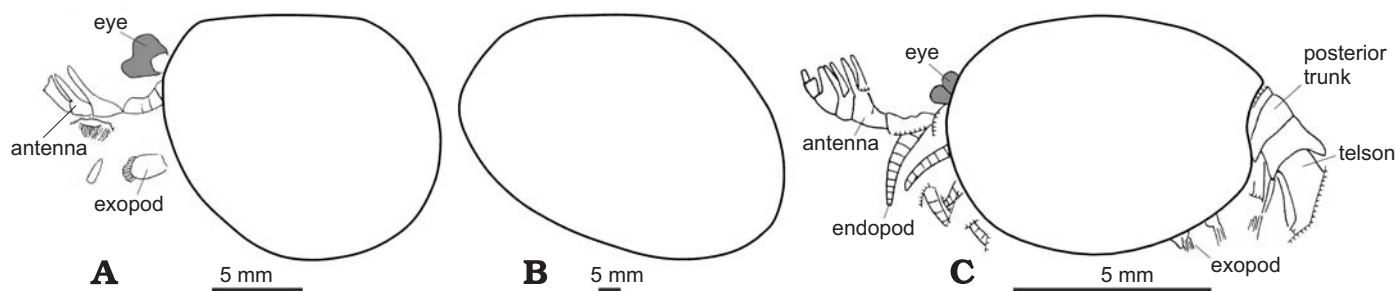


Fig. 5. Hou (1999)'s "large" bivalved arthropods from the Lower Cambrian Maotianshan Shale, China). A. *Forfexicaris valida* with soft parts. B. *Yunnanocaris megista* (soft anatomy unknown). C. *Occacaris oviformis* with soft parts. Simplified after Hou (1999: figs. 2, 4) and Hou et al. (2004: fig. 16.17). Eyes in dark grey.

and rounded tubercles that give the external ornament a corrugated aspect. The tubercles of the paratype show a concentric arrangement (Figs. 6B<sub>3</sub>, 7B<sub>1</sub>). The concentric pattern is slightly deflected posterodorsally and adjacent to a smooth area (Fig. 6B<sub>2</sub>). These two features remain enigmatic (muscle attachment?). No soft parts (e.g., appendages) are preserved except an elliptical feature interpreted as an eye. This assumed eye is situated below the rostrum and protrudes through the anterior notch of the carapace. It bears a small stalk. Its surface does not show ommatidia-like structures.

*Occurrence.*— Only known from type locality.

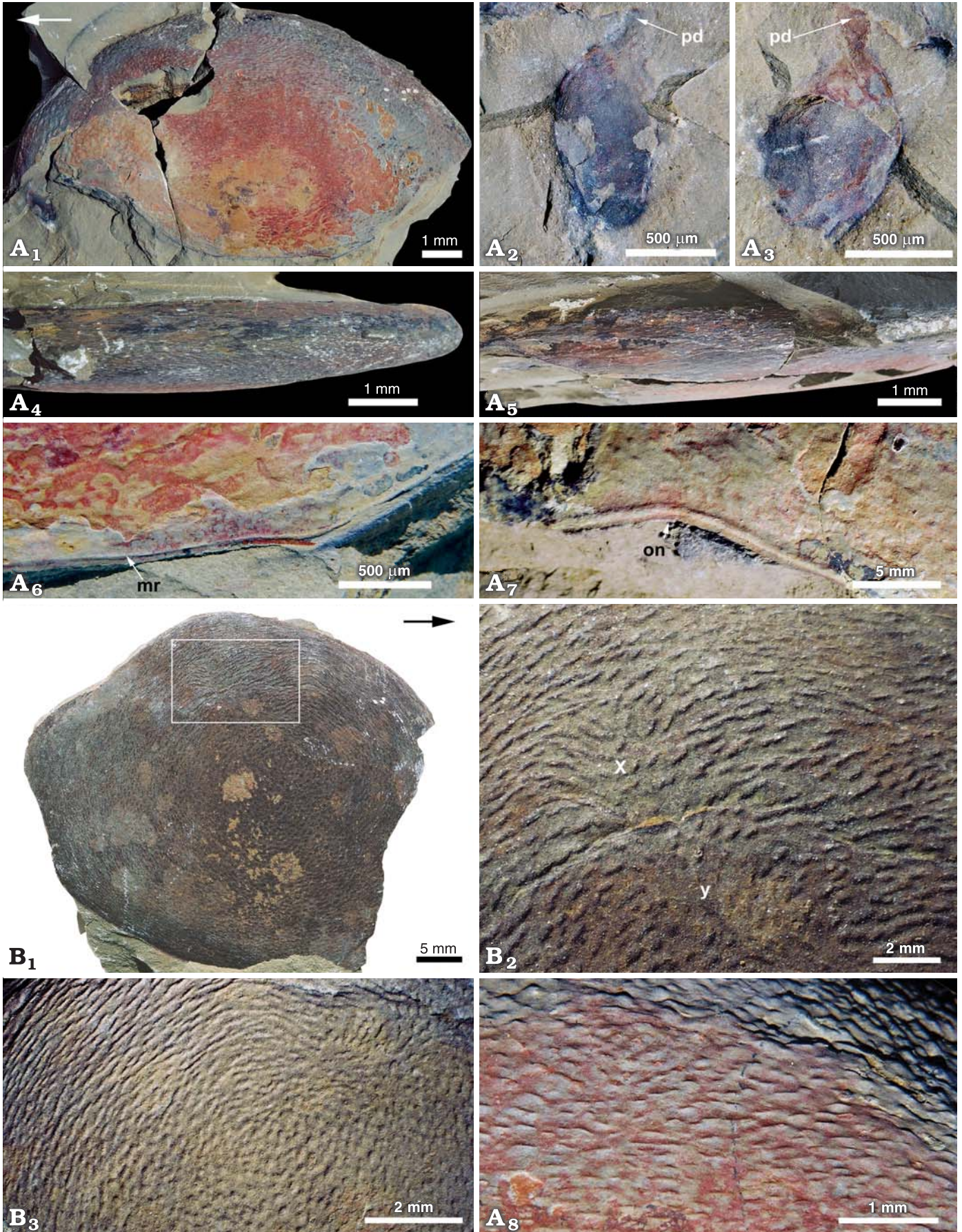
## Thylacocephalans: body plan and lifestyles

The thylacocephalans were relatively large bivalved arthropods (size from ca. 15 mm up to possibly 250 mm; Figs. 1, 3) whose segmented body was almost entirely enclosed within a laterally compressed carapace. There is no fossil evidence of any abdominal termination emerging from the carapace posteriorly such as for example in fossil and Recent phyllocarid crustaceans (typically a "tail" complex with abdominal telescopic segments, telson, and furcae; Vannier et al. 1997). The sclerotized, possibly weakly mineralized carapace of thylacocephalans superficially resembles that of myodocope ostracods (Ordovician–Recent) in having a prominent anterior notch-rostrum complex and an overall elliptical shape (Fig. 8). However, thylacocephalans were much larger than the average myodocope ostracods (Recent forms range from most commonly 1–3 mm, to 35 mm in rare gigantic deep-sea species) and differ markedly from them in important aspects of their segmentation and appendage structure. Anteroventral raptorial appendages are absent in ostracods. The notch-rostrum complex of thylacocephalans was associated with highly developed visual organs. These lateral eyes were either "tear-drop-shaped" and pedunculate (e.g., *Zhenghecaris* gen. nov., Early Cambrian; Fig. 4) or, in numerous species, formed huge, globular, and faceted organs (e.g., *Dollocaris*, *Clausocaris*, Middle Jurassic; Fig. 1A–D) that superficially resemble the

hypertrophied eyes of some modern pelagic hyperiid crustaceans (Bowman and Gruner 1973). The eyes of *Dollocaris ingens* were paired (Fig. 1C, D; see also Secrétan and Riou 1983 and Fröhlich et al. 1992) and possessed numerous ommatidia (ca. 15 per mm<sup>2</sup>; Fig. 1B).

The segmentation pattern of thylacocephalans has been the subject of debate since the mid-1980's (Rolfe 1985; Secrétan 1985; Polz 1993; Schram 1990; Schram et al. 1999) and there is still an important lack of knowledge concerning the number and the exact morphology of cephalic appendages. However, several specimens with preserved soft parts from Palaeozoic and Mesozoic Lagerstätten provide very useful information on the general body plan of thylacocephalans. In addition to prominent eyes, the cephalon of thylacocephalans was probably fitted with two pairs of short antennae (A1, A2) and, a set of 3 appendages (Md, Mx1, Mx2) and a labrum which altogether formed the mouth parts of the animal [(see fossil evidence from *Dollocaris* (Secrétan and Riou 1983) and *Thylacocephalus* (Lange et al. 2001)]. Computerized reconstructions of 3D-specimens preserved in nodules (e.g., by using X-ray-microtomography or the new method advocated by Sutton et al. 2001) are expected to reveal the actual segmentation of thylacocephalans. No specimen shows evidence of long multisegmented flagellum-like antennules (A1) that are frequent in fossil and Recent arthropods. *Thylacocephalus* from the Upper Cretaceous of Lebanon has two pairs of apparently short antennae (A1 and A2 bearing at least 5 and 11 segments, respectively; Lange et al. 2001). Rolfe (1985) noted that, in modern crustaceans, the hypertrophy of lateral eyes is often accompanied by the sharp reduction of antennae (e.g., hyperiid amphipods such as *Hyperia*; Bowman and Gruner 1973). It might have been the case in thylacocephalans, too. *Concavicaris georgeorum* had mandibles armed with a molar process (Schram 1990) but very limited information is available concerning the mandibles of other taxa. One of the most conspicuous metameric features of thylacocephalan trunk is a series of 8 gills (e.g., Secrétan 1985; Schram et al. 1999) which were possibly attached to the anterior segments of the trunk as possible epipodites or exopodites. However, the exact location of their attachment area remains unclear. In *Dollocaris ingens*, the gills form two symmetrical fan-like structures on both







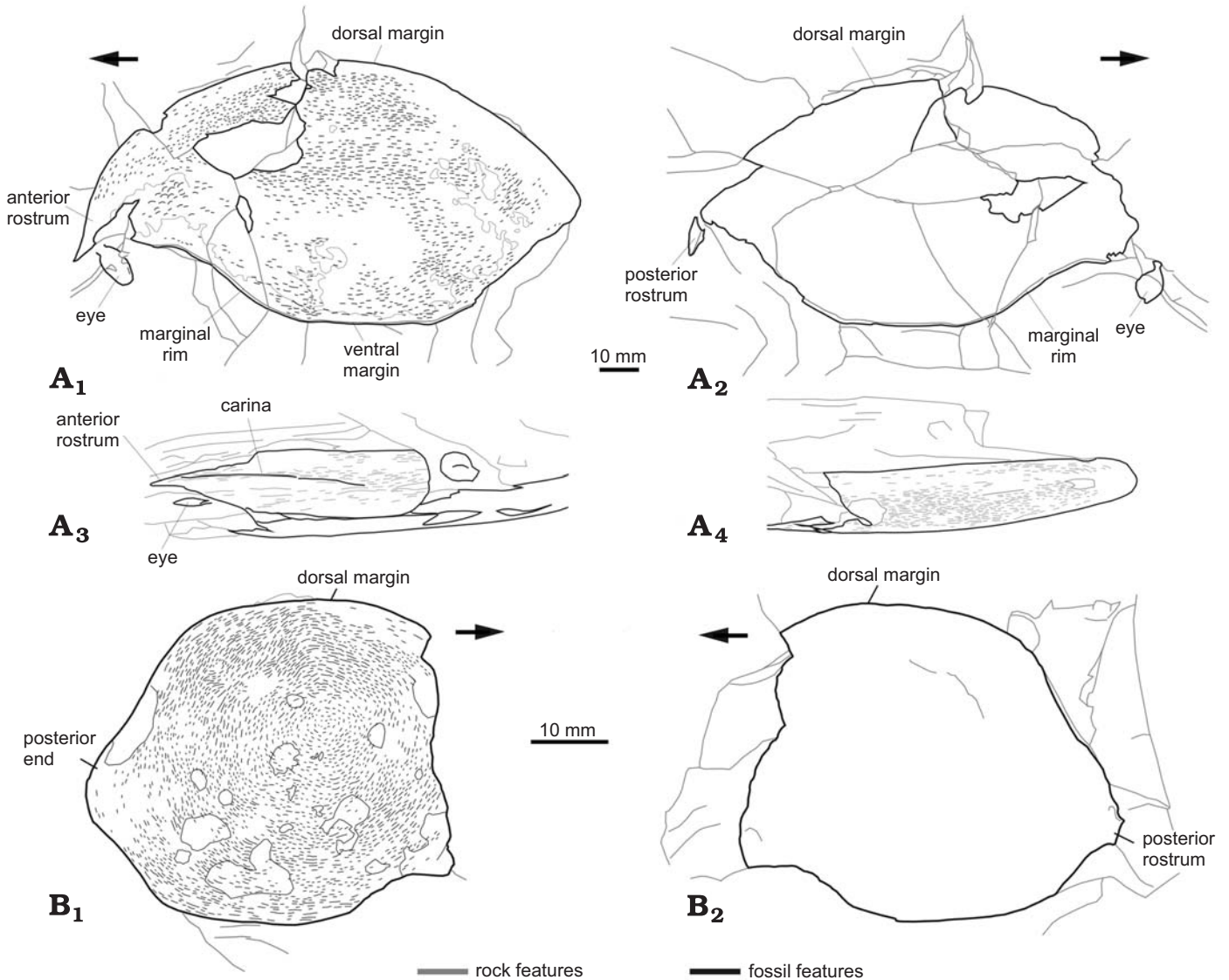


Fig. 7. *Zhenghecaris shankouensis* sp. nov. from Shankou, Yunnan Province, South China, Maotianshan Shale, Lower Cambrian. Line drawings from photographs of the same specimens as shown in Fig. 6. **A.** Holotype Sk010120, lateral views of part (**A<sub>1</sub>**) and counterpart (**A<sub>2</sub>**), anterodorsal (**A<sub>3</sub>**), and posterodorsal (**A<sub>4</sub>**) views. **B.** Paratype Sk010121, lateral views of part (**B<sub>1</sub>**) and counterpart (**B<sub>2</sub>**). Arrows point anteriorly.

sides of the trunk. Excellently preserved specimens from La Voulte (Charbonnier and Vannier, unpublished information) reveal fine details such as secondary lamellae, afferent, and efferent canals (Secrétan 1985) that recall the structure of gills (e.g., phyllobranchiate; Taylor and Taylor 1992) in modern decapod crustaceans. Another major feature of the anterior trunk of thylacocephalans (e.g., *Concavicaris*, *Dollocaris*, *Clausocaris*, *Protozoa*, *Thylacocephalus*) are the so-called “long appendages” (typically 3 pairs; Figs. 1,

4A<sub>1</sub>) designed for an evident prehensile function (geniculate shape and spiny features as in Recent stomatopod crustaceans) in relation with predatory or scavenging habits (mechanical handling/breakdown of carcasses or prey; Secrétan 1985; Rolfe 1985). The posterior section of the trunk had a completely different anatomy. It bore a battery of at least 8 homonomous styliform and filamentous pleopods (long protopods obliquely aligned; e.g., Fig. 4A<sub>1</sub>) that seem to have had a locomotory function, possibly similar to that of pleo-

← Fig. 6. *Zhenghecaris shankouensis* sp. nov. from Shankoucun, Yunnan Province, South China, Maotianshan Shale, Lower Cambrian. **A.** Holotype Sk010120; lateral view (**A<sub>1</sub>**); close-up of lateral eye, part (**A<sub>2</sub>**) and counterpart (**A<sub>3</sub>**); posterodorsal view showing convex dorsal area (**A<sub>4</sub>**); anterodorsal view (**A<sub>5</sub>**); marginal rim (posteroventral, **A<sub>6</sub>**) and anterior notch area (**A<sub>7</sub>**); details of corrugated micro-ornament in posterodorsal area (**A<sub>8</sub>**). **B.** Paratype Sk010121. General lateral view (**B<sub>1</sub>**), close-ups of micro-ornament in mediodorsal (**B<sub>2</sub>**), and central areas (**B<sub>3</sub>**), counterpart of paratype. All light colour micrographs. Abbreviations: mr, marginal rim; pd, peduncle of eye; on, “optic notch”; x, micro-ornamented area with converging corrugae; y, area with attenuated micro-ornament. Arrows point anteriorly.

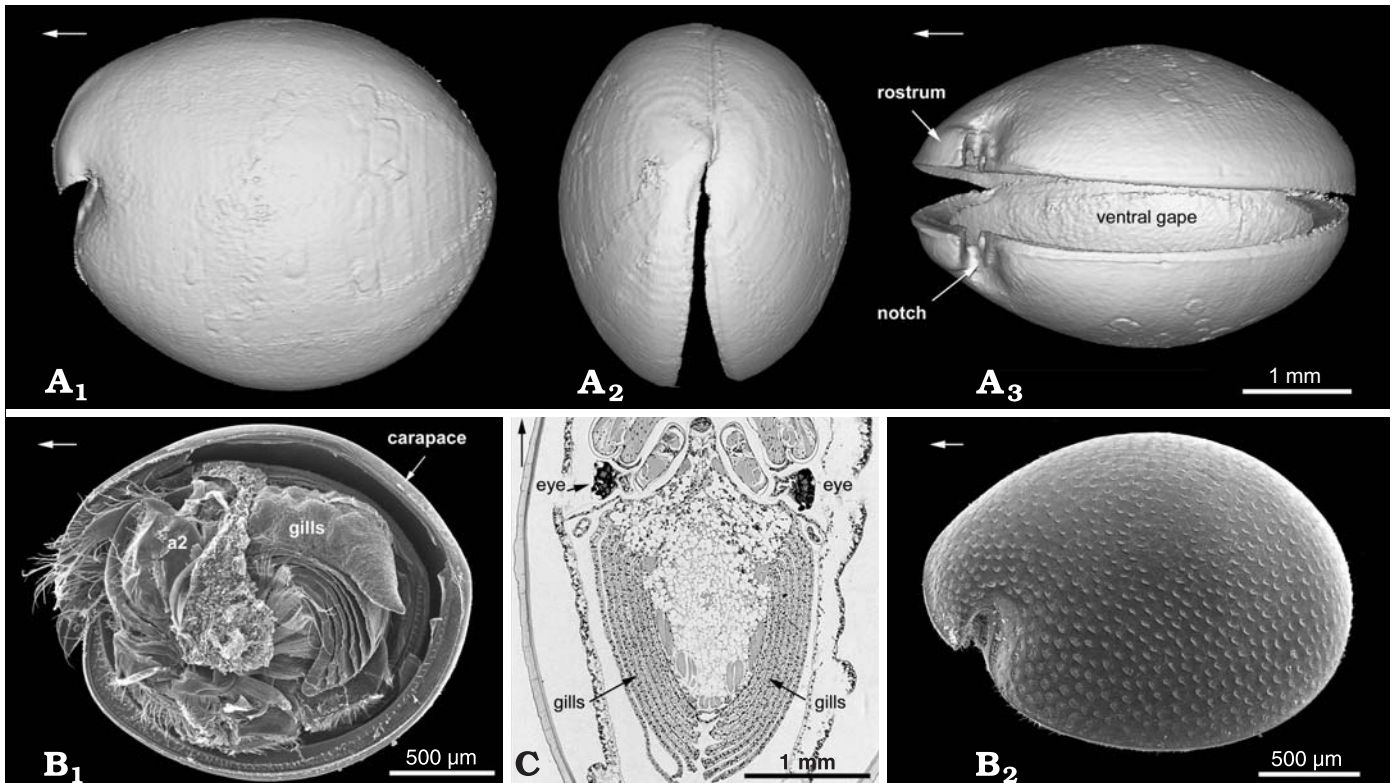


Fig. 8. General morphology of a present-day bivalved arthropods exemplified by the mydocopid ostracod *Leuroleberis surugaensis* (Cylindroleberididae) from the Pacific coast of Japan. *L. surugaensis* buries itself in sediment and can swim in the water column. **A.** X-Ray Microtomographs of the animal (specimen FSL 526005) in left lateral (**A<sub>1</sub>**), posterior (**A<sub>2</sub>**), and ventral (**A<sub>3</sub>**) views, complete specimen observed in life-position, immersed in 70% alcohol; body and appendages present but not detected by X-rays. **B.** SEM micrograph of body (**B<sub>1</sub>**, left valve removed) and external ornament (**B<sub>2</sub>**, left valve) of specimen FSL 526006. **C.** Longitudinal section through lateral eyes and gills (microtomized paraffin section); specimen FSL 526007. Abbreviation: a2, second antenna.

pods in Recent phyllocarids (Rolfe 1985; Vannier et al. 1997). The number of segments of the posterior region of the trunk may not have exceeded 8. The apparent series of 16 appendages that protrudes beyond the posterior margin of *Dollocaris* (Fig. 4A<sub>1</sub>) may actually be an artefact possibly produced by the post-mortem slippage of the two sets (right and left) of appendages along the same plane. This hypothesis needs to be confirmed by detailed observations of the three-dimensionally preserved specimens from La Voulte. The caudal termination of thylacocephalans is poorly documented. In some species (e.g., *Ainiktozoon*; Van der Bruggen et al. 1997) it may have borne a small caudal ramus.

The internal organs of thylacocephalans are rarely preserved except the foregut and a possible stomach pouch situated within the cephalic protuberance (e.g., *Ostenocaris*, *Protozoa*). The stomach contents of *Ostenocaris* (Pinna et al. 1985) preserves identifiable remains of fish (both Selachii and Teleostei), hooks of cephalopods, and carapaces of unidentified crustaceans and small thylacocephalans. Added to the presence of long chelate appendages, these gut contents clearly point to a predatorial or a scavenging feeding mode. The supposed ovarian eggs of *Ostenocaris* (Pinna et al. 1982) are actually vertebral elements of fish (see Rolfe 1985) making the hypothesis of reproductive organs located in the head highly improbable. Linear series of tubercles along the

lateral surface of the carapace of numerous species (Rolfe 1985) may suggest the presence of light organs (epidermal glands) comparable with those of modern deep-sea bioluminescent ostracods (Angel 1993). Some thylacocephalans may have used these supposed bioluminescent organs as lures (predatory or anti-predatory behaviour?) or for sexual communication.

Although a benthic mode of life for thylacocephalans has been envisaged by some authors (Secretan 1985, Schram 1990), the arthropods possess a number of features that would suggest capabilities for swimming and adaptation to dim-light environments. These are (1) the relatively thin non-mineralized carapace, (2) the well-developed rostral spines in some forms (e.g., *Protozoa*, *Pseuderichtus*; Schram et al. 1999) for possible buoyancy control (Vannier and Chen 2000), (3) the battery of pleopods for swimming, and (4) the remarkably large and prominent eyes that provided some species with a panoramic field of vision. Concerning vision, the presence of numerous small ommatidia distributed over huge eyes (e.g., *Dollocaris*; Fröhlich et al. 1992) reduces the interommatidial angle and possibly improved the ability of thylacocephalans to detect small objects (Land 1981; Rolfe 1985). The hypertrophy of eyes in numerous thylacocephalans may be interpreted as an adaptation to vision at low light intensities.

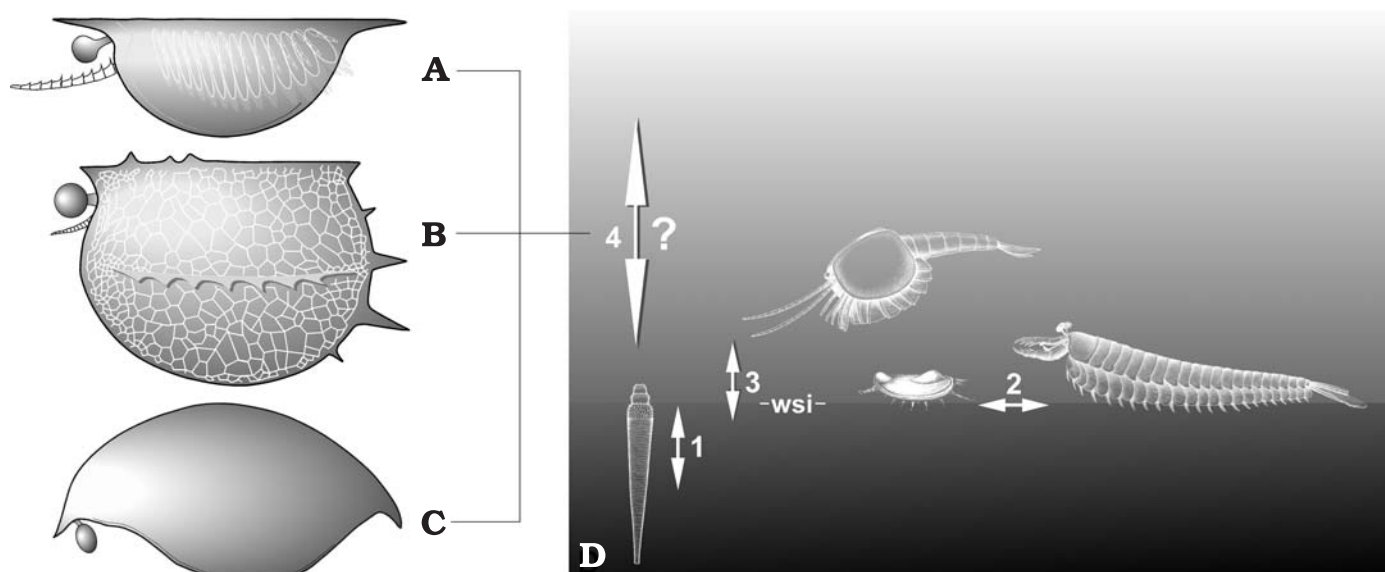


Fig. 9. Interpretation of possible Early Cambrian thylacocephalans as nektonic organisms living in the lowermost levels of the water column in a shelf marine habitat (max. bottom depth ca. 100–150 m). **A.** *Isoxys* (after Vannier and Chen 2000, modified; possible prehensile appendages after Hu 2005). **B.** *Tuzoia* (after Vannier et al. in press). **C.** *Zhenghecaris* gen. nov. Members of the benthic (1; selkirkiid worms), epibenthic (2; arthropods *Fortiforceps* and *Kunmingella*) and nektobenthic communities (3; waptiids); wsi, water-sediment interface. Not to scale.

## Affinities of thylacocephalans

The assumed relation of Thylacocephala to Crustacea has been the focus of different hypotheses including the cirriped, phyllocarid, malacostracan (hoplocarid), branchiopod, and maxillopod options (e.g., Briggs and Rolfe 1983; Schram 1990; Schram et al. 1999) but none of them brings conclusive arguments. Some anatomical features of the thylacocephalans may indeed indicate crustacean affinities. These are: (1) the two pairs of antennae of *Thylacocephalus* (Lange et al. 2001) that is the most satisfactory fossil evidence to date of a close relationship between the thylacocephalans and crustaceans, (2) the globular compound eyes with preserved ommatidia, crystalline cones, and retinula cells, that resemble modern hyperiid eyes, (3) the radial series of 8 pairs of probably phyllobranchiate gills attached to the trunk, (4) the body tagmosis (anterior trunk with prehensile limbs and gills; posterior trunk with serially repeated pleopod-like appendages), and (5) the crustacean-like design of the prehensile limbs. However, it is difficult to ascertain whether thylacocephalans are indeed crustaceans because of the lack of firm evidence concerning their post-antennal cephalic appendages. The carapace architecture of thylacocephalans (e.g., shield enclosing the body almost completely; anterior rostrum-notch complex) is close to that of Recent aquatic crustaceans such as Maxillopoda (typically Ostracoda, Ascothoracica and larval cirripeds) and Branchiopoda (e.g., Martin 1992). External resemblances between thylacocephalans, especially the Devonian concavicularids (Briggs and Rolfe 1983), and myodocopid ostracods are also worth mention (Fig. 8). However, it is highly probable that most of these resemblances are due to convergent evolu-

tion. The segmentation pattern of Recent crustaceans such as Maxillopoda (5-6-5 or 5-7-4; see Newman 1983; Waloszek and Müller 1998) seems to be fundamentally different from that of thylacocephalans (probably 5-3-8). No decision concerning the placement of thylacocephalans within or outside the Crustacea can be envisaged until detailed information on head appendages is made available (number, structure).

## Other Cambrian thylacocephalans?

It is becoming clear that several Cambrian taxa of uncertain systematic position and affinities such as *Isoxys* Walcott, 1890, and *Tuzoia* Walcott, 1912, may find their place within the Thylacocephala. For example, the larger representatives of *Isoxys* (e.g., from the Maotianshan Shale biota; Vannier and Chen 2000; size frequently over 50 mm) have two pointed rostra, large spherical eyes, no projecting abdominal termination but instead a series of filamentous trunk limbs used for swimming. Small spiny lightly sclerotized forms such as *I. volucris* from the Sirius Passet Lagerstätte, Greenland (Williams et al. 1996) and similar unnamed arthropods from the Lower Cambrian deeper water black shales of South China (Zhu and Vannier, unpublished information) are convergent with *Isoxys* and most likely belong to a different group of possibly pelagic animals.

*Tuzoia* is a typical mid-Cambrian bivalved arthropod (size up to 180 mm long) with a non-mineralised dome-like carapace strengthened by prominent pointed features and often flanked by a spiny frill (Resser 1929; Briggs et al. 1994; fig. 6a; Lieberman 2003; Vannier et al. in press). It occurs also in the Lower Cambrian of China. *Tuzoia* had a pair of



large, stalked, spherical possibly compound eyes facing forward, comparable with those of *Isoxys*. Unfortunately, there is a lack of information concerning the anatomy of *Tuzoia*, particularly whether it possessed filamentous appendages or not. No trace of a posteriorly protruding segmented trunk was found in *Tuzoia*, whereas this feature is typical of numerous Lower Paleozoic bivalved arthropods (e.g., phyllocarid-like waptiids or *Yunnanocaris*; Fig. 5B). The major part of the body of *Tuzoia* is likely to have been enclosed within the carapace. The hypothesis that *Isoxys*, *Tuzoia*, and *Zhenghecaris* gen. nov. may belong to the same group of large bivalved arthropods, possibly the Thylacocephala, needs confirmation from soft part evidence.

Thylacocephala or bivalved arthropods that could be interpreted as such have no record in the Ordovician (see Table 1). The earliest post-Cambrian representatives of Thylacocephala are Silurian [*Ainiktozoon loganense* Scourfield, 1937 from Lower Silurian of Scotland (Scourfield 1937; Van der Bruggen et al. 1997) and an unnamed form from the Llandoverly of Wisconsin (Mikulic et al. 1985)]. Bivalved arthropods such as *Caryocaris* are recurrent faunal components of Ordovician graptolitic black shales (Vannier et al. 2003). Their abdominal morphology (flattened furcal rami, telescopic segments) suggests possible affinities with the crustacean phyllocarids. These phyllocarid features are present neither in *Ainiktozoon* nor in the unnamed form from Wisconsin (Mikulic et al. 1985) that has three geniculate, probably raptorial appendages comparable to those of some Mesozoic thylacocephalans (Fig. 3A, D). The absence of Thylacocephala in the Ordovician remains an enigma but may have a taphonomic origin such as the absence of fossil site in shallow water settings with suitable conditions for their preservation.

## Early Cambrian nektonic arthropods

The presumed pelagic lifestyle of *Isoxys* is deduced from its carapace design and appendage structure (Fig. 9A) and from comparisons with Recent pelagic crustaceans (e.g., halocypridid ostracods; Vannier and Chen 2000). However, the notion of a pelagic lifestyle needs to be clarified. By definition, planktonic organisms are too small for their own intrinsic movements to be able to overcome the dispersive effects of water movements (Reynolds 2001). The size of most modern zooplankton such as copepods, ostracods, and chaetognaths rarely exceeds 20 mm (mesozooplankton). Although many of them are capable of vertical migration through the water column, their movement is strongly constrained by viscosity. By contrast with plankton, nektonic organisms can swim and overcome the normal movement of water. Typical Recent nektonic crustaceans are the euphausiaceans (e.g., Antarctic krill; adult size ca. 50 mm) that are provided with powerful swimming appendages. Relatively large swimming arthropods such as *Isoxys* sensu stricto (see section on “Other Cam-

brian thylacocephalans?”) probably belong to this ecological category of animals, the nekton. Similarly, *Tuzoia* (Vannier et al. in press) and *Zhenghecaris* gen. nov. may have had a similar nektonic lifestyle although the presence of swimming appendages is not confirmed in these two arthropods. The presence of a pair of large, stalked, spherical possibly compound eyes facing forward (*Isoxys*, *Tuzoia*) or downward (*Zhenghecaris*) is consistent with a nektonic lifestyle that requires multidirectional vision (e.g., for food search and predator avoidance). Defining the exact habitat and bathymetry of *Zhenghecaris* and its allies within the water column remains speculative. “Bivalved” arthropods such as waptiids and numerous other forms present in the Maotianshan Shale biota (e.g., *Occacaris*, *Forfexicaris*, Fig. 9; *Clypecaris*, *Branchiocaris*, *Pectocaris*, *Oddaraia*, *Canadaspis*, see Hou et al. 2004), all provided with a flexible abdomen and paddle-like furcal rami, had obvious capabilities for swimming in the water column and possibly stirring up the sediment for food search or protection in a similar way to present-day phyllocarids (Vannier et al. 1997; Vannier and Chen 2005). Some of them had prehensile antennae and were probably predators (e.g., *Occacaris*, *Forfexicaris*). The large size and carapace design of *Zhenghecaris*, *Isoxys*, and *Tuzoia* are poorly consistent with such a “nektobenthic” lifestyle (e.g., sheltering in the flocculent layer at the water-sediment interface). Instead, we interpret these forms as free-swimmers possibly living in the lowermost levels of the water column. Recent taphonomical and sedimentological studies (Hu 2005) indicate that the Yu’an shan Formation was deposited under an approximate 50 to 200 m water depth along a NW-SE gradient (Eastern Yunnan). The localities where *Zhenghecaris*, *Isoxys*, and *Tuzoia* occur have an intermediate position along the gradient and are likely to have been within a bathymetrical range of 100–150 m. These estimates would suggest that the arthropods were living in the photic zone where, by definition, primary productivity occurs.

Relatively little is known of the functioning of the Early Cambrian pelagic ecosystem (Butterfield 1994, 1997, 2001) although potential inhabitants of the water column are diverse (e.g., phytoplankton, ctenophores, chaetognaths, medusa-like eldoniids, arthropods, chordates). Evidence for a mesozooplankton in the Early Cambrian are sparse however, and limited to rare chaetognaths (Chen and Huang 2002; Chen 2004; Chen et al. 2002; Hu 2005) and possible filter-feeding crustaceans (filter apparatuses from the Lower Mount Cap Formation, NW Canada; Butterfield 1994). Indeed this crucial ecological category in modern marine ecosystems (e.g., food source for nekton) is virtually absent from the major Lower Cambrian Lagerstätten, most probably due to unfavourable preservational conditions (e.g., small size, decay in the water column). The feeding mode of large bivalved arthropods such as *Zhenghecaris*, *Isoxys*, and *Tuzoia* remains hypothetical. It is uncertain whether these animals were feeding in the water column or on the substrate. However, the presence of a strong protruding, spiny, anterior appendage in *Isoxys* from both the Chengjiang (Hu 2005: pl. 12: 2) and the Burgess (Garcia-Bellido and Collins 2005) Lagerstätten support the hypothesis

that *Isoxys* was a pelagic predator and not a filter feeder. These appendages indeed resemble the typical “great appendages” of numerous Cambrian arthropods with assumed predatory habits (Maas et al. 2004). In addition, the hyper-developed spherical eyes of *Isoxys* (Vannier and Chen 2000) and *Tuzoia* (Vannier et al. in press) are also consistent with predatorial strategies that would have necessitated the detection and capture of mesozooplanktonic prey. However, at present, no such evidence from preserved prehensile appendages is available in *Tuzoia* and *Zhenghecaris*. Similar to modern environments, it is clear that the Early Cambrian water-sediment interface housed a diverse and potential food source (e.g., small prey, carcasses of various animals, detritus sinking down through the water column) for a variety of animals, amongst them numerous predators/scavengers (see Vannier and Chen 2005). Large arthropods such as *Zhenghecaris* and its allies, even though we suppose they were nektonic swimmers, may have found adequate amounts of food on the bottom and thus matching the definition of demersal animals.

## Acknowledgments

We are pleased to acknowledge the joint support provided by the NSFC (National Science Foundation of China, grant no. 40132010) and the National Department of Science and Technology of China (G200077700), the CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique, France; PICS 1068 Program) and the Association Franco-Chinoise pour la Coopération Scientifique et Technique (AFCRST; PRA 03-04). We thank Frederick Schram (University of Amsterdam, the Netherlands) and Ewa Olempska (Institute of Paleobiology, Polish Academy of Sciences, Warsaw, Poland) and Mark Williams (University of Portsmouth, UK) who reviewed our manuscript. JV is grateful to Noriyuki Ikeya and Akira Tsukagoshi (JV's visit to Shizuoka University, Japan, 2000), to SKYSCAN (Antwerpen, the Netherlands) and to Mr. Jean-Marc Chauvet (SYNERGIE 4) for access to X-Ray Microtomography facilities. Bernard Riou (Palaeontology Museum, La Voulte-sur-Rhône, France) and Jean-Michel Pacaud (Museum d'Histoire Naturelle, Paris, France) are acknowledged for access to fossil collections. This paper is a contribution to the team project of UMR 5125 PEPS (CNRS) on the structure and functioning of aquatic palaeoecosystems.

## References

- Alessandro, A., Arduini, P., Pinna, P., and Teruzzi, G. 1991. New observations on the Thylacocephala (Arthropoda, Crustacea). In: A.M. Simonetta and S. Conway Morris (eds.), *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*, 245–251. Cambridge University Press, Cambridge.
- Angel, M.V. 1993. Marine planktonic ostracods. *Synopses of the British Fauna (New Series)* 48: 1–240. Published by Field Studies Council, Shrewsbury for the Linnean Society of London and the Estuarine and Coastal Sciences Association, Leiden.
- Arduini, P. 1988. *Microcaris* and *Atropicaris*, two genera of the Class Thylacocephala. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 129: 159–163.
- Arduini, P. 1990. Thylacocephala from Lower Trias of Madagascar. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 131: 197–204.
- Arduini, P., and Brasca, A. 1984. *Atropicaris*: nuovo genere della classe Thylacocephala. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 125: 87–93.
- Arduini, P., Pinna, G., and Teruzzi, G. 1980. A new and unusual Lower Jurassic cirriped from Osteno in Lombardy: *Ostenia cypriformis* n. g. n. sp. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 121: 360–370.
- Arduini, P., Pinna, G., and Teruzzi, G. 1984. *Ostenocaris* nom. nov. pro *Ostenia arduini*, Pinna and Teruzzi, 1980. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 125: 48.
- Bowman, T.E. and Gruner, H.-E. 1973. The families and genera of Hyperiidea (Crustacea: Amphipoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 146: 1–64.
- Briggs, D.E.G., Erwin, D.H., and Collier, F.J. 1994. *The fossils of the Burgess Shale*. 238 pp. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Briggs, D.E.G. and Rolfe, W.D.I. 1983. New Concavicularia (new Order: ?Crustacea) from the Upper Devonian of Gogo, Western Australia, and the palaeoecology and affinities of the group. *Special Papers in Palaeontology* 30: 249–276.
- Butterfield, N.J. 1994. Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada. *Nature* 369: 477–479.
- Butterfield, N.J. 1997. Plankton ecology and the Proterozoic–Phanerozoic transition. *Paleobiology* 23: 247–262.
- Butterfield, N.J. 2001. Ecology and evolution of Cambrian plankton. In: A.Y. Zhuravlev and R. Riding (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*, 201–215. Columbia University Press, New York.
- Chen, J.-Y. 2004. *The Dawn of Animal World* [in Chinese]. 366 pp. Jiangsu Publishing House of Science and Technology, Nanjing.
- Chen, J.-Y. and Huang, D.-Y. 2002. A possible Lower Cambrian chaetognath. *Science* 298: 187.
- Chen, L.-Z., Luo, H.-L., Hu, S.-X., Yin, J.-Y., Jiang, Z.-W., Wu, Z.-L., Li, F., and Chen, A.-L. 2002. *Early Cambrian Chengjiang fauna in Eastern Yunnan, China* [in Chinese with English abstract]. 129 pp. Yunnan Science and Technology Press, Kunming.
- Chlupac, I. 1963. Phyllocarid crustaceans from the Silurian and Devonian of Czechoslovakia. *Palaeontology* 6: 97–118.
- Dames, W. 1886. Über einige Crustaceen aus den Kreideablagerungen des Libanon. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 38: 551–575.
- Fröhlich, F., Mayrat, A., Riou, B., and Secrétan, S. 1992. Structures rétinienues phosphatisées dans l'oeil géant de *Dollocaris*, un crustacé fossile. *Annales de Paléontologie* 78: 193–204.
- García-Bellido, D.C. and Collins, D. 2005. *Isoxys* with soft parts from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Acta Micropalaeontologica Sinica* 22 (Supplement): 50.
- Glaessner, M.F. 1931. Eine Crustaceenfauna aus den Lunzer Schichten Niederösterreichs. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 81: 467–486.
- Hou, X.-G. 1987. Early Cambrian large bivalved arthropods from Chengjiang, eastern Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica* 26: 286–298.
- Hou, X.-G. 1999. New rare bivalved arthropods from the Lower Cambrian Chengjiang fauna, Yunnan, China. *Journal of Paleontology* 73: 102–116.
- Hou, X.-G. and Sun, W.-G. 1988. Discovery of Chengjiang fauna at Meichucun, Jinning, Yunnan. *Acta Palaeontologica Sinica* 27: 1–12.
- Hou, X.-G., Aldridge, R.J., Bergström, J., David J. Siveter, Derek J. Siveter, and Feng, X.-H. 2004. *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China*. 233 pp. Blackwell Publishing, Oxford.
- Hou, X.-G., Bergström, J., and Xu, G.-H. 2004. The Lower Cambrian crustacean *Pectocaris* from the Chengjiang biota, Yunnan, China. *Journal of Paleontology* 78: 700–708.
- Hu, S.-X. 2005. Taphonomy and palaeoecology of the Early Cambrian Chengjiang biota from Eastern Yunnan, China. *Berliner Paläobiologische Abhandlungen* 7: 1–197.
- Huang, D.-Y. 2005. *Early Cambrian Worms from SW China: Morphology, Systematics, Lifestyles and Evolutionary Significance*. 247 pp. Ph.D dissertation, Université Claude Bernard, Lyon 1.
- Kobayashi, T. 1937. An occurrence of a new Permian phyllocarid in South Korea. *Journal of the Geological Society of Japan* 44: 337–340.
- Land, M.F. 1981. Optics of the eyes of *Phronima* and other deep-sea amphipods. *Journal of Comparative Physiology* 145: 209–226.



- Lange, S., Hof, C.H.J., Schram, F.R., and Steeman, F. 2001. New genus and species from the Cretaceous of Lebanon links the Thylacocephala to the Crustacea. *Palaeontology* 44: 905–912.
- Lieberman, B.S. 2003. A new soft-bodied fauna: the Pioche Formation of Nevada. *Journal of Paleontology* 77: 674–690.
- Martin, J.W. 1992. Branchiopoda. In: F.R. Harrison and A.G. Humes (eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Volume 9, Crustacea*, 25–224. Wiley-Liss, New York.
- Maas, A., Waloszek, D., Chen, J.Y., Braun, A., Wang, X.-Q., and Huang, D.-Y. 2004. Phylogeny and life habits of Early arthropods – Predation in the Early Cambrian Sea. *Progress in Natural Science (Special Issue)*: 124–132.
- Mikulic, D.G., Briggs, D.E.G., and Kluessendorf, J. 1985. A new exceptionally preserved biota from the Lower Silurian of Wisconsin, U.S.A. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 311: 75–85.
- Newman, W.A. 1983. Origin of the Maxillopoda; urmalaacostracan ontogeny and progenesis. In: F.R. Schram (ed.), *Crustacean Issues 1: Crustacean Phylogeny*, 105–120. Balkema, Rotterdam.
- Peng, S.-C., Babcock, L.E., and Zhu, M.-Y. 2001. Post-conference field excursions. *Palaeoworld* 13: 216–218.
- Pinna, G. 1974. I crostacei della fauna Triassica di Cene in Val Seriana (Bergamo). *Memoria della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 21: 5–34.
- Pinna, G., Arduini, P., Pesarini, C., and Teruzzi, G. 1982. Thylacocephala: una nuova classe di crostacei fossili. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 123: 469–482.
- Pinna, G., Arduini, P., Pesarini, C., and Teruzzi, G. 1985. Some controversial aspects of the morphology and anatomy of *Ostenocaris cypriformis* (Crustacea, Thylacocephala). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 373–379.
- Polz, H. 1989. *Clausocaris* nom. nov. pro *Clausia* Oppenheim 1888. *Archaeopteryx* 7: 73.
- Polz, H. 1990. *Clausocaris lithographica* (?Crustacea, Thylacocephala). *Archaeopteryx* 8: 93–109.
- Polz, H. 1992. Zur Lebensweise der Thylacocephala (?Crustacea). *Archaeopteryx* 10: 1–12.
- Polz, H. 1993. Zur Metamerie von *Clausocaris lithographica* (?Crustacea, Thylacocephala). *Archaeopteryx* 11: 105–112.
- Polz, H. 1994. *Mayrocaris bucculata* gen. nov. sp. nov. (Thylacocephala, Conchyliocarida) aus den Solnhofener Plattenkalk. *Archaeopteryx* 12: 35–44.
- Polz, H. 1997. Der Carapax von *Mayrocaris bucculata* (Thylacocephala, Conchyliocarida). *Archaeopteryx* 15: 59–71.
- Resser, C.E. 1929. New Lower and Middle Cambrian Crustacea. *Proceedings of the U.S. National Museum* 76: 1–18.
- Reynolds, C.S. 2001. Status and role of plankton. In: S.A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity, Vol. 4*, 569–599. Academic Press, San Diego.
- Rolfe, W.D.I. 1969. Phyllocarida. In: R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part R, Arthropoda 4, Vol. 1*, 296–331. The Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence.
- Rolfe, W.D.I. 1985. Form and function in Thylacocephala, Conchyliocarida and Concavocarida (?Crustacea): a problem of interpretation. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 391–399.
- Schram, F.R. 1990. On Mazon Creek Thylacocephala. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 3: 1–16.
- Schram, F.R., Hof, C.H.J., and Steeman, F.A. 1999. Thylacocephala (Arthropoda: Crustacea?) from the Cretaceous of Lebanon and implications for thylacocephalan systematics. *Palaeontology* 42: 769–797.
- Scott, H.V. 1961. Shell morphology of Ostracoda. In: R.C. Moore (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part. Q. Arthropoda 3. Crustacea, Ostracoda*, Q21–Q43. The Geological Society of America and the University of Kansas, Lawrence.
- Scourfield, D.J. 1937. An anomalous fossil organism, possibly a new type of chordate from the Upper Silurian of Lesmahagow, Lanarkshire—*Aniktozoon* loganense gen. et sp. nov. *Proceedings of the Royal Society London B* 121: 533–547.
- Secrétan, S. 1983. Une nouvelle classe fossile dans la super-classe des Crustacés: Conchyliocarida. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris* 296: 437–439.
- Secrétan, S. 1985. Conchyliocarida, a class of fossil crustaceans: relationships to Malacostraca and postulated behaviour. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 381–389.
- Secrétan, S. and Riou, B. 1983. Un groupe énigmatique de crustacés, ses représentants du Callovien de la Voulte-sur-Rhône. *Annales de Paléontologie* 69: 59–97.
- Shen, Y.-B. 1983. A new genus *Yangzicaris* (phyllocarids) in the Middle Triassic of China. *Acta Palaeontologica Sinica* 22: 346–352.
- Sutton, M., Briggs, D.E.G., Siveter, D.J., and Siveter, D.J. 2001. A three-dimensionally preserved fossil polychaete worm from the Silurian Herefordshire, England. *Proceedings of the Royal Society London B* 268: 1–9.
- Taylor, H.H. and Taylor, E.W. 1992. Gills and lungs: the exchange of gases and ions. In: F.R. Harrison and A.G. Humes (eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates, 10, Crustacea (Decapoda)*, 203–293. Wiley-Liss, New York.
- Tintori, A., Bigi, E., Crugnola, G., and Danini, G. 1986. A new Jurassic Thylacocephala *Rugocaris indunensis* gen. n. sp. n. and its palaeoecological significance. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 92: 239–250.
- Van der Bruggen, W., Schram, F.R., and Martill, D. 1997. The fossil *Ainiktozoon* is an arthropod. *Nature* 385: 589–590.
- Van Straelen, V. 1923. Les Mysidacés du Callovien de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche). *Bulletin de la Société Géologique de France, Notes et Mémoires* 23: 431–439.
- Vannier, J. and Chen, J.-Y. 2000. The Early Cambrian colonization of pelagic niches exemplified by *Isoxys* (Arthropoda). *Lethaia* 33: 295–311.
- Vannier, J. and Chen, J.-Y. 2005. Early Cambrian Food Chain: New Evidence from Fossil Aggregates in the Maotianshan Shale Biota, SW China. *Palaaios* 20: 3–26.
- Vannier, J., Abe, K., and Ikuta, K. 1996. Gills of cylindroleberidid ostracodes exemplified by *Leuroleberis surugaensis*. *Journal of Crustacean Biology* 16: 453–468.
- Vannier, J., Boissy, P., and Racheboeuf, P.R. 1997. Locomotion in *Nebalia bipes*: a possible model for Palaeozoic phyllocarid crustaceans. *Lethaia* 30: 89–104.
- Vannier, J., Caron, J.B., Yuan, J.-L., Briggs, D.E.G., Collins, D., Zhao, Y.-L., and Zhu, M.-Y. (in press). *Tuzoia*: morphology and lifestyle of a large bivalved arthropod of the Cambrian seas. *Journal of Paleontology*.
- Waloszek, D. and Müller, K.J. 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian “Orsten” fossils”. In: G.D. Edgecombe (ed.), *Arthropod Fossils and Phylogeny*, 185–231. Columbia University Press, New York.
- Williams, M., Siveter, D.J., and Peel, J.S. 1996. *Isoxys* (Arthropoda) from the Early Cambrian Sirius Passet Lagerstätte, North Greenland. *Journal of Paleontology* 70: 947–954.
- Zhang, X.-L., Shu, D.-G., Li, Y., and Han, J. 2001. New sites of Chengjiang fossils: crucial windows on the Cambrian explosion. *Journal of the Geological Society, London* 158: 211–218.
- Zhu, M.-Y., Li, G.-X., Zhang, J.-M., Steiner, M., Qian Y., and Jiang, Z.-W. 2001. Early Cambrian stratigraphy of east Yunnan, Southwestern China: a synthesis. *Acta Palaeontologica Sinica* 40: 4–39.
- Zhu, M.-Y., Zhang, J.-M., Steiner, M., Yang, A.-H., Li, G.-X., and Erdtmann, B.D. 2003. Sinian and Early Cambrian stratigraphic frameworks from shallow-to deep-water facies of the Yangtze Platform: an integrated approach. *Progress in Natural Science* 13 (12): 951–960.
- Zhu, M.-Y., Babcock, L.E., and Steiner, M. 2005. Fossilization modes in the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian of China): testing the role of organic preservation and diagenetic alteration in exceptional preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 220: 31–46.



# ANNEXE 9

## Congrès APF Paléontologie : à l'interface des Sciences de la Terre et de la Vie (Digne-les-Bains, 2007)

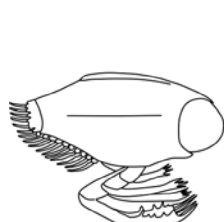
### Communication orale

Charbonnier, S., Vannier, J., Hantzpergue, P., Gaillard, C., 2007. Les crustacés de La Voulte-sur-Rhône (France, Jurassique) : la faune des nodules. Congrès APF Association Paléontologique Française, 3-5 mai 2007, Digne-les-Bains. Journal de l'APF 52, p. 52.

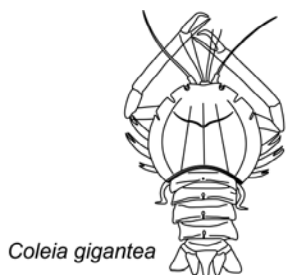
#### Les crustacés de La Voulte-sur-Rhône (France, Jurassique) : la faune des nodules

Sylvain CHARBONNIER, Jean VANNIER, Pierre HANTZPERGUE, Christian GAILLARD  
UMR 5125 PEPS, CNRS, France ; Université Lyon 1, Campus de la Doua, Bâtiment Géode, 69622 Villeurbanne  
Cedex, France. [sylvain.charbonnier@univ-lyon1.fr](mailto:sylvain.charbonnier@univ-lyon1.fr)

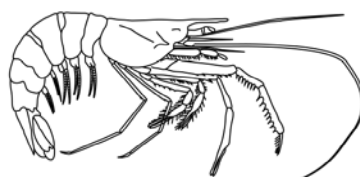
Le Lagerstätte de La Voulte (Callovien) est réputé depuis le XIX<sup>e</sup> siècle pour la diversité et la conservation exceptionnelle de sa faune. Parmi les organismes découverts (ex : ophiures, calmars, annélides), les crustacés constituent un groupe particulièrement abondant et diversifié. Ils sont fossilisés soit sous forme d'empreintes phosphatées et pyritisées, soit en volume dans des nodules sidéritiques. Ceux préservés dans les nodules sont l'objet de cette étude préliminaire qui porte sur plus de 380 échantillons. Environ 25 espèces sont identifiées. Elles se répartissent dans une douzaine de familles ainsi que dans le groupe d'arthropodes énigmatiques des Thylacocéphales. Quatre groupes sont majoritairement représentés : (1) les Thylacocéphales (33% des spécimens), (2) les Solenoceridae (23%), (3) les Coleiidae (15%) et (4) les Penaeidae (9%). Parmi les Thylacocéphales, l'espèce dominante est *Dollocaris ingens*. Il s'agit d'un arthropode possédant une paire d'yeux volumineux et de robustes appendices munis d'épines. Les organes visuels hypertrophiés de cette espèce ressemblent à ceux des crustacés des grandes profondeurs et suggèrent un milieu de vie sans lumière. Solenoceridae et Penaeidae sont représentées respectivement par les crevettes *Archeosolenocera straeleni* et *Aeger brevirostris*. La première espèce est proche du genre actuel *Solenocera* dont de nombreuses formes sont bathyales. La seconde, avec un corps pouvant dépasser 20 cm de longueur, est l'une des plus grandes espèces de crevettes fossiles. Les Coleiidae sont principalement représentés par *Coleia gigantea* qui possède une large carapace aplatie et une première paire de pattes armées de longues pinces. *C. gigantea* fait partie des Eryonoidea dont toutes les espèces actuelles vivent à grandes profondeurs. Ces organismes suggèrent un milieu de vie localisé dans la zone bathyale, ce qui est également montré par d'autres crustacés (ex : Cumacea, Polychelidae) et d'autres organismes typiquement bathyaux (ex : vampyromorphes, pycnogonides). Ces observations confirment le caractère profond du paléoenvironnement de La Voulte.



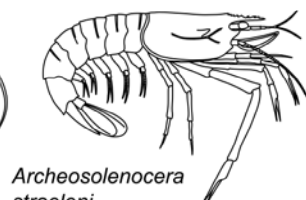
*Dollocaris ingens*



*Coleia gigantea*



*Aeger brevirostris*



*Archeosolenocera straeleni*







---

## TITRE

Le Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (France, Callovien) : paléoenvironnement, biodiversité et taphonomie

---

## RESUME

Le Lagerstätte de La Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France) est un gisement à conservation exceptionnelle daté du Callovien inférieur (Jurassique moyen, env. 160 Ma). Il appartient à la marge passive de la bordure occidentale du bassin du Sud-Est, diverticule de l'océan téthysien. L'ensemble du secteur de La Voulte est à cette époque sous le contrôle tectonique étroit de paléostructures hercyniennes. Les failles sont à l'origine d'un compartimentage des fonds marins sous la forme d'une mosaïque structurale de blocs basculés. La paléotopographie sous-marine résultante est caractérisée par des escarpements et des abrupts rocheux. Dans ce contexte physiographique particulier se mettent en place des sédiments très fins (calcaires argileux, marnes) dont le milieu de dépôt est relativement calme mais peut être sporadiquement perturbé par des glissements gravitaires (slumps) confirmant qu'une partie de la sédimentation est tributaire d'une topographie escarpée.

Ces dépôts contiennent d'abondants fossiles dont la nature et la qualité de préservation sont variables suivant les deux sites principaux étudiés, à savoir le Ravin du Chénier et le Ravin des Mines qui comprend le Lagerstätte de La Voulte. La faune du Ravin du Chénier est composée d'organismes préservés dans des alternances marno-calcaires sous forme de squelettes plus ou moins complets. Il s'agit essentiellement d'éponges siliceuses (Hexactinellides : 11 espèces, Lithistides : 6 espèces) et de crinoïdes pédonculés appartenant au groupe des Cyrtocrinidés (7 espèces). L'analyse paléoécologique de ces organismes, se basant sur des comparaisons avec leurs analogues actuels, indique un milieu de vie probablement situé dans la zone bathyale.

La faune du Ravin des Mines est composée d'organismes fossilisés soit sous forme d'empreintes phosphatées et pyritisées dans des niveaux marneux, soit en volume dans des nodules sidéritiques. La biodiversité et la préservation de cette faune sont remarquables. Une soixantaine d'espèces y sont recensées (arthropodes, céphalopodes coléoïdes, vers marins, échinodermes, vertébrés, bivalves et brachiopodes). Les organismes dominants sont les arthropodes (50 % des espèces), les céphalopodes coléoïdes (10 %) et les échinodermes (10 %). Parmi les arthropodes, quatre groupes prédominent : les Thylacocéphales (33 % des spécimens), les Solenoceridae (23 %), les Coleiidae (16 %) et les Penaeidae (9 %). Ces arthropodes par leur composition et leur anatomie fonctionnelle (ex : organes lumineux, yeux hypertrophiés) suggèrent, eux aussi, un milieu de vie profond où la luminosité est très faible voire nulle. Les céphalopodes coléoïdes (octopodes cirrantes, vampyromorphes, teuthoïdes géants) et d'autres organismes décrits ici pour la première fois (pycnogonides, astérides) sont très vraisemblablement des organismes vivant dans une tranche d'eau nettement supérieure à 200 m et donc bathyaux comme leurs descendants actuels.

Le gisement de La Voulte est probablement un des rares Lagerstätten jurassiques, sinon le seul, à renfermer une faune de milieu marin profond apportant ainsi des informations-clé et inédites sur la biodiversité de la zone bathyale à cette époque. La présence à La Voulte de dépôts métallifères et de minéraux inhabituels en milieu sédimentaire (ex : galène, baryte, blende, célestine) suggère la remontée de fluides hydrothermaux (événements, suintements froids ?). La faune du Lagerstätte, par sa composition, sa préservation et la concentration *in situ* des organismes, évoque certaines communautés fauniques actuelles associées à des sources hydrothermales sous-marines. Elle s'en distingue par l'absence de benthos sessile (ex : gros bivalves, vers) mais s'en rapproche par l'originalité et l'abondance remarquable des crustacés. Le Lagerstätte de La Voulte, gisement exceptionnel à plus d'un titre, pourrait apparaître ainsi comme un type particulier d'oasis de vie marine profonde liée à l'hydrothermalisme sous-marin.

---

**DISCIPLINE** Sciences de la Terre – Paléontologie

---

**MOTS-CLES** La Voulte-sur-Rhône, France, Callovien, Jurassique, Lagerstätte, fossiles, biodiversité, bathyal, taphonomie, conservation exceptionnelle, éponges siliceuses, crinoïdes, crustacés, céphalopodes, hydrothermalisme.

---

## U.F.R. ET LABORATOIRE

U.F.R. des Sciences de la Terre  
UMR CNRS 5125 Paléoenvironnements & Paléobiosphère  
Université Claude Bernard Lyon 1 – Campus de La Doua  
2, rue Raphaël Dubois – Bâtiment Géode  
F-69622 VILLEURBANNE Cedex

---

**TITLE**

The La Voulte Lagerstätte (France, Callovian): palaeoenvironment, biodiversity and taphonomy

---

**ABSTRACT**

The La Voulte Lagerstätte (Ardèche, France) is characterized by a diverse and exceptionally well-preserved fauna that dates back to the Lower Callovian (Middle Jurassic, ca 160 Myr). It is located along the western margin of the South East Basin that belongs to the Tethyan Ocean. During the Jurassic, this margin was characterized by a complex submarine palaeotopography of tilted blocks generated by a series of faults inherited from the Hercynian tectonics. The submarine relief was steep and corresponded to a major break in the marine bottoms. The sedimentation was dominated by marls and calcareous mudstones suggesting a low energy and deep-water depositional environment. These deposits may be affected by local sedimentary slides (slumps) originating from the fault-controlled escarpment and thus confirming the strong tectonic control.

These sediments are rich in fossils whose composition and quality of preservation differ in the two main localities studied here: the Chénier Ravine and the Mines Ravine where the La Voulte Lagerstätte crops out. The fossils from the Chénier Ravine consist exclusively of biomineralized skeletons that occur in alternations of marls and marly limestones. The fauna is dominated by siliceous sponges (Hexactinellids: 11 species, Lithistids: 6 species) and stalked crinoids (Cyrtocrinids: 7 species). Palaeoecological comparisons with Recent representatives of the two groups indicate a deep-water palaeoenvironmental setting probably located in the bathyal zone.

The fauna from the La Voulte Lagerstätte contains both numerous sideritic nodules with frequently 3D-preserved crustaceans and marly horizons rich in more or less flattened soft-bodied fossils. The updated faunal inventory recognizes about 60 species distributed within arthropods, coleoid cephalopods, marine worms, echinoderms, vertebrates, bivalves and brachiopods. The major components of the fauna are the arthropods (50% of the species), the coleoid cephalopods (10%) and the echinoderms (10%). Among the arthropods, four groups dominate in numerical abundance: the thylacocephalans (33% of the specimens), and the Solenoceridae (23%), the Coleiidae (16%) and the Penaeidae (9%) crustaceans. The composition and some anatomical features (e.g. bioluminescent organs, hypertrophy of eyes) of these arthropods suggest a relatively deep-water environment characterized by dim-light conditions. The coleoid cephalopods (cirrate octopods, vampyromorph squids, giant teuthoid squids) and other organisms described here for the first time (sea spiders, sea stars), have Recent analogues that all live in deep water niches always exceeding 200 m. The fauna as a whole bears the characteristic features (composition, adaptive features) of the present-day bathyal fauna.

The La Voulte Lagerstätte may be one of the rare Jurassic Lagerstätten, if not the unique, to have fossilized a deep marine fauna. It brings key-information and original data on the biodiversity of an assumed bathyal environment during the Middle Jurassic. The presence of both thick iron deposits and unusual sedimentary minerals (e.g. galena, sphalerite, barite, celestite) may indicate hydrothermal processes (vents, cold seeps?), in possible relation with the activity of the La Voulte fault. The fauna from the Lagerstätte, by its composition, preservation and remarkable *in situ* concentration of benthic organisms shows some resemblances with Recent faunal communities living in the vicinity of hydrothermal vents. The main difference with these present-day hydrothermal communities is the absence of characteristic sessile benthos (ex: giant bivalves, tubeworms) but the originality and the remarkable abundance of the crustaceans reinforce the hydrothermal hypothesis. The La Voulte Lagerstätte, exceptional on several accounts, might be considered as a very particular deep-sea oasis possibly linked to marine hydrothermal site.

---

**SPECIALITY** Earth Sciences – Palaeontology

---

**KEY-WORDS** La Voulte, France, Callovian, Jurassic, fossil-Lagerstätte, biodiversity, bathyal, taphonomy, exceptional preservation, siliceous sponges, stalked crinoids, crustaceans, cephalopods, hydrothermal.

---

**INSTITUTION**

U.F.R. des Sciences de la Terre  
UMR CNRS 5125 Paléoenvironnements & Paléobiosphère  
Université Claude Bernard Lyon 1 – Campus de La Doua  
2, rue Raphaël Dubois – Bâtiment Géode  
F-69622 VILLEURBANNE Cedex