



**HAL**  
open science

## Les Pseudholaster (Echinoidea, Holasteroidea) du Crétacé de France

Jean-Christophe Dudicourt

► **To cite this version:**

Jean-Christophe Dudicourt. Les Pseudholaster (Echinoidea, Holasteroidea) du Crétacé de France. Annales de Paléontologie, 2021, 107 (4), pp.102519. 10.1016/j.annpal.2021.102519 . hal-03516291

**HAL Id: hal-03516291**

**<https://hal.science/hal-03516291>**

Submitted on 5 Jan 2024

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial 4.0 International License

## **Les *Pseudholaster* (Echinoidea, Holasteroidea) du Crétacé de France.**

The *Pseudholaster* (Echinoidea, Holasteroidea) from the Cretaceous deposits of France.

**Jean-Christophe DUDICOURT**

Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes cedex, France

### RESUME

Dans l'ordre des Holasteroidea, le registre fossile met en évidence une contradiction entre le genre *Pseudholaster* qui apparaît à l'Aptien, dont le plastron est protosterne proche des ancêtres jurassiques, et le genre *Holaster*, apparu au Valanginien-Hauterivien, dont le plastron méridosterne semble plus dérivé. Cette incohérence peut s'expliquer par la méconnaissance de l'architecture plastronale qu'en avaient les anciens auteurs. Une révision des espèces du genre *Pseudholaster* du Crétacé de France a donc été réalisée. L'objectif était de déterminer statistiquement les caractères morphologiques discriminants et d'étudier les modifications de l'architecture de l'interambulacre 5 de ces espèces et de celles incluses dans le genre *Holaster* de manière inappropriée par les anciens auteurs. La révision des espèces du genre *Pseudholaster* débute par une étude de l'ontogenèse de l'espèce *Holaster intermedius* Münster in Goldfuss, 1829, premier représentant du genre *Pseudholaster*, qui apparaît à l'Hauterivien dans le Bassin parisien et le Bassin rhodano-vocontien. Les modifications ontogénétiques concernent la morphologie, mais également l'architecture plastronale : le nombre de plaques plastronales augmente alors que le nombre de plaques situées entre le péristome et le périprocte reste fixe. Le plastron de cette espèce est protosterne et non méridosterne comme le signalait Lambert. Le labrum est cupuliforme en contact avec la seconde sternale 5b2 par une étroite digitation. Cette disposition diffère cependant de celle observée sur un plastron protosterne. Cette apomorphie de la forme du plastron, nommée « labrotaxienne » est retrouvée chez tous les *Pseudholaster* étudiés. L'étude de l'architecture de l'interambulacre 5 révèle aussi une diminution progressive du nombre de plaques préanales entre les espèces étudiées les plus anciennes (Hauterivien) et les plus récentes (Cénomaniens-Turonien inférieur). La plupart des espèces françaises ont été révisées, certaines mises en synonymie. Une nouvelle espèce, *P. neraudeaui* nov. sp. est le dernier *Pseudholaster* connu daté du Cénomaniens supérieur et du Turonien inférieur du Sud-Ouest de la France. L'étude montre que l'apparition du genre *Pseudholaster* est plus ancienne que celle du genre *Holaster*. *Pseudholaster intermedius*, d'âge Hauterivien, possède un plastron protosterne dérivé nommé ici « labrotaxien » et non méridosterne comme défini historiquement par Lambert. Il apparaît que le nombre de préanales diminue au cours des temps géologiques. Sur le plan paléobiogéographique, l'étude révèle l'expansion du genre *Pseudholaster* au Crétacé inférieur en Europe de l'Ouest, avec une diversification à l'Albien, sa disparition au Cénomaniens supérieur dans le bassin Parisien alors qu'il persiste encore dans le Bassin aquitain, sa prédilection pour les milieux circalitoraux.

*Mots clés* : *Pseudholaster*, plastron, ontogenèse, hétérochronie du développement, phylogenèse, Crétacé de France.

### ABSTRACT

In the order of Holasteroidea, the fossil record highlights a contradiction between the genus *Pseudholaster* that appears in the Aptian, whose plastron is prostostern close to the Jurassic ancestors and the genus *Holaster*, which appears in the Valanginian, whose meridostern plastron appears more derived. This inconsistency can be explained by the ignorance of the plastral architecture on the part of the early authors. A review of the species of *Pseudholaster* from the Cretaceous period of France was therefore carried out. The objective was to statistically determine the discriminating morphological characters, and to study the modifications of the architecture of the interambulacrum 5 of the French species belonging to this genus, as well as to the species included in the genus *Holaster* incorrectly by earlier authors. This review of the species of the genus *Pseudholaster* begins with a study of the ontogeny of the species *Holaster intermedius* Münster in Goldfuss, 1829, first representative of the genus *Pseudholaster*, which appears in the Hauterivian in the Parisian and Rhodano-vocontian basins. The modifications during growth concern the overall shape, but also the plastron architecture: the number of plastron plates increases while the number of plates located between the peristome and the periproct remains fixed. The plastron of this species is prosternal and not meridosternal as Lambert pointed out. The labrum is cupuliform in contact with the second sternal 5b2 by a narrow digitation. However, this arrangement differs from that observed on a prosternal breastplate. This apomorphism of the plastron plate pattern, called "labrotaxienne" is found in all the *Pseudholaster* studied, and the study of the architecture of the interambulacrum 5 also reveals a gradual decrease in the number of preanal plates between the oldest (Hauterivian) and the younger (Cenomanian-Lower Turonian) species studied. Most of the French species have been revised, with some synonyms. A new species, *P. neraudeaui*, is the last known *Pseudholaster* dated from the Upper Cenomanian and Lower Turonian of southwestern France. Our study illustrates the evolution of the genus *Pseudholaster* between the Hauterivian and the early Turonian in France. The interest of the study is to show that the appearance of the genus *Pseudholaster* is older than that of the genus *Holaster*. *Pseudholaster intermedius*, of Hauterivian age, possesses a derived prosternal plastron called here "labrotaxien" and not meridostern as defined historically by Lambert, and to reveal that the number of preanals decreases over geological time. This data is essential for future phylogenetic studies. On a palaeobiogeographical level, the study reveals the expansion of the genus *Pseudholaster* during early Cretaceous in western Europe, with diversification during the Albian, its disappearance during late Cenomanian in the Parisian basin while it still persists in the Aquitaine basin, its predilection for circalitoral environments.

*Keywords:* *Pseudholaster*, plastron architecture, ontogeny, heterochrony of development, phylogeny, Cretaceous, France

## 1. Introduction

L'étude cladistique de l'ordre des Holasteroidea Durham et Melville, 1957, entreprise par Smith et Wright (2003) et Smith (2004), a permis de le restreindre aux atélostomes (échinides sans mâchoires) possédant un appareil apical de type intercalaire (appareil apical allongé avec plaques génitales paires séparées par une paire de plaques ocellaires). Ainsi les Holasteroidea *sensu* Smith et Wright (2003) constituent le groupe frère des Spatangoida, atélostomes à appareil apical non intercalaire. Parmi les Holasteroidea, les Cardiasterina Pomel, 1883 constituent un groupe souche chez lequel le plastron est ancestral de type prostosterne. Le genre *Pseudholaster* Pomel, 1883 (p. 45) est le plus ancien représentant connu des Cardiasterina. Lors de sa création, Pomel y inclut cinq espèces dont certaines appartiennent au genre *Holaster*. Il ne désigne aucun type et définit ce nouveau genre sur des

caractères non pertinents. Gauthier (1889, p. 5), Lambert (1917, p. 196), puis Lambert & Thiéry (1924, p. 404) en font un sous-genre au sein du genre *Holaster* (Agassiz, 1836), mais Mortensen (1950, p. 58), puis Wagner & Durham (1966, U533), lui reconnaissent le statut de genre. *Holaster bicarinatus* Agassiz, in Agassiz & Desor, 1847 est finalement désignée par Lambert (1917, p. 196) comme l'espèce type du genre. Outre l'absence de fasciole qui le distingue des *Cardiasteridae* Lambert, 1917, ces auteurs insistent sur l'inégalité des zones porifères des ambulacres pairs formés de pores transverses très allongés et sur l'existence d'un sillon frontal profond bicaréné. Mais ces deux derniers caractères sont fréquemment rencontrés chez les *Holasteroidea* crétacés et ne constituent donc pas des caractères diagnostiques du genre. La diagnose du genre *Pseudholaster* est précisée en 2003 par Smith & Wright (p. 448), grâce à l'étude de l'architecture de son plastron, décrit comme protosterne, qui le distingue clairement du genre *Holaster* dont le plastron est méridosterne. Le plastron méridosterne est très dérivé par rapport aux ancêtres jurassiques (*Collyritidae* et *Dysasteridae*) dont le plastron est protosterne. Dans le registre fossile, les premiers représentants du genre *Holaster* sont attribués au Valanginien-Hauterivien avec l'espèce *H. intermedius* (Münster in Goldfuss, 1829) et les premiers représentants attribués avec certitude au genre *Pseudholaster* d'âge Aptien avec l'espèce *P. benstedii* (Forbes, 1852) en Angleterre (Smith et Wright, 2003) et *P. latissimus* (Agassiz, in Agassiz et Desor, 1847) en France (Lambert, 1892). Cette contradiction principalement liée à la méconnaissance du plastron d'espèces classées par les anciens auteurs dans le genre *Holaster* alors qu'ils appartiennent au genre *Pseudholaster*, a biaisé toutes les études phylogénétiques jusqu'alors réalisées dans l'ordre des *Holasteroidea* (David, 1988 ; Smith & Wright, 2003 ; Smith, 2004).

En France, les premiers représentants du genre *Pseudholaster*, initialement attribués au genre *Holaster*, apparaissent au Valanginien et à l'Hauterivien dans l'est du Bassin parisien et dans le Bassin rhodano-vocontien avec l'espèce *P. intermedius*, puis *P. prestensis* (Loriol, 1873), au Barrémien-Aptien. Le genre se diversifie nettement à l'Albien et au Cénomaniens, avec notamment les espèces *P. suborbicularis* (Defrance in Brongniart, 1822), *P. perezi* (Sismonda, 1843), *P. latissimus* (L. Agassiz, in Agassiz & Desor, 1847), *P. bicarinatus* (L. Agassiz, in Agassiz & Desor, 1847), *P. cenomanensis* (d'Orbigny, 1855), *P. sequanicus* (Bucaille, 1883), *P. tricarinatus* (Lambert & Thiéry, 1924). Les derniers *Pseudholaster* connus sont d'âge Cénomaniens. Une révision intégrant des mesures biométriques et des analyses statistiques robustes a été réalisée à partir des types et topotypes dans le but de préciser les variations morphologiques propres à chaque espèce. Ces précisions permettent de reconstituer l'évolution morphologique et l'extension paléobiogéographique du genre *Pseudholaster* au Crétacé en Europe de l'Ouest.

## 2. Matériel et méthodes

Chaque population de chaque espèce étudiée (Tableau 1) a fait l'objet de mesures quantitatives à partir desquelles ont été calculées douze variables linéaires permettant de définir neuf indices de forme (Tableau 2). Des analyses statistiques univariées et bivariées et une analyse factorielle en composantes principales ont été réalisées sur ces indices de forme afin de limiter l'analyse à quelques méta-variables suffisamment discriminantes appelées facteurs. L'analyse statistique a été effectuée avec le programme Statview. Les comparaisons entre espèces ont été effectuées uniquement sur des spécimens adultes.

Les plaques du plastron ont été désignées et numérotées selon le schéma de Lovén (1883) (Fig. 1), bien que ce schéma ne soit pas tout à fait adapté aux plastrons des *Holasteridae*. Ainsi, le labre ou labrum est la plaque unique, notée (5. 1), en contact avec le péristome ; il forme la lèvre péristomienne s'il se prolonge au-dessus du péristome. Suivent les plaques sternales (5a2 et 5b2), appartenant à chaque série de plaques a et b ; les plaques épisternales (5a3 et 5b3) ; les préanales, en nombre variable suivant les espèces et les

genres ; et se continuant sur la face postérieure, les plaques périproctales entourant le périprocte. Lorsque celui-ci s'ouvre à la face postérieure, elles deviennent étrangères au plastron.

Lorsque l'usure naturelle du test de l'oursin fossile ne permettait pas la visualisation des plaques, quelques artifices techniques ont pu être utilisés comme l'humidification du test à l'eau ou à l'alcool, la réfraction de la lumière par éclairage oblique, l'usure contrôlée du test par de l'acide chlorhydrique dilué ou par polissage. Les contours des plaques sont alors soulignés au crayon noir sous contrôle d'une loupe binoculaire, puis dessinés à la chambre claire. La même technique a été utilisée pour l'étude de l'appareil apical.

### 3. Etude systématique

Echinoidea Leske, 1778

Holasteroidea Durham & Melville, 1957

Labrotaxidae Smith & Jeffery, 2000 (= Pseudholasteridae Smith & Wright, 2003)

Genre *Pseudholaster* Pomel, 1893

= *Labrotaxis* Casey, 1960, p. 260.

1847 *Holaster* Agassiz, in Agassiz & Desor, p. 29.

1883 *Pseudholaster* Pomel, p. 45.

1889 *Pseudholaster*: Gauthier, p. 5.

1893 *Pseudholaster*: Lambert, p. 94.

1924 *Pseudholaster*: Lambert & Thiéry, p. 404.

1950 *Pseudholaster*: Mortensen, p. 58.

1960 *Labrotaxis* Casey, p. 260.

1966 *Pseudholaster*: Wagner & Durham in Moore, U533.

2003 *Pseudholaster*: Smith & Wright, p. 448.

**Espèce type.** *Holaster bicarinatus* Agassiz, in Agassiz & Desor, 1847, par désignation subséquente de Lambert (1917, p. 96).

#### Caractéristiques du genre :

*Forme générale du test.* En vue apicale et orale, le test est cordiforme. En vue latérale, la face apicale est convexe, présente une courbure formant une pente douce vers l'avant, latéralement jusqu'à l'ambitus, et vers l'arrière jusqu'à la face postérieure, laquelle présente un périprocte, ovale à grand axe vertical, situé haut sur la troncature postérieure. Le sillon frontal débute dès l'apex, s'élargit vers l'ambitus, échancre l'ambitus et se creuse à la face orale jusqu'au péristome. La face orale, plane, est bombée au niveau du plastron et déprimée par le sillon frontal en avant du péristome. Ce dernier est ovale à grand axe transverse, non labié.

*Ambulacres.* L'ambulacre impair est différent des ambulacres pairs ; il est formé d'isopores compartimentés disposés obliquement. Les ambulacres pairs, subpétaloïdes, sont à fleur de test, composés de deux rangées de diplopores. Il s'agit d'anisopores, le pore peradial étant allongé. Les pétales postérieurs sont beaucoup plus courts que les antérieurs. Les diplopores des pétales pairs postérieurs diminuent de largeur environ à mi-distance de l'ambitus, ceux des pétales pairs antérieurs aux trois-quarts de la distance apex-ambitus. Autour du péristome, chaque ambulacre porte des diplopores plus développés, spécialisés, appelés phyllochéens.

*Architecture.* Le plastron (Fig. 1) est protosterne. Il présente un labre cupuliforme, en contact avec les sternales 5b2 et 5a2. La ligne de suture entre les deux sternales est oblique. Les aires interambulacraires paires latérales sont également protosternes. L'appareil apical (Fig. 6F) est allongé, avec les deux plaques génitales paires antérieures séparées des deux génitales postérieures par une paire de plaques ocellaires, la madréporite étant en règle générale la plus grande plaque. Ce type d'apex est nommé intercalaire.

*Tuberculation.* Elle est formée de tubercules perforés et crénelés épars à la face apicale, plus rapprochés à l'ambitus, sur le plastron et le long de la gouttière antérieure. Une granulation miliaire fine recouvre l'ensemble du test.

***Pseudholaster intermedius*** (Münster in Goldfuss, 1829)

Figs 2-4, 5A-J; Tableaux 3- 4.

1829 *Spatangus intermedius* Münster in Goldfuss, p.149, pl. 46, fig.1 a-c.

1836 *Holaster L'Hardyi* Dubois, pl.1, fig. 8-10.

1836 *H. L'Hardyi*, Agassiz, p. 1.

1839 *H. L'Hardyi*, Agassiz, p. 12, pl. 2, fig. 4-6.

1851 *H. L'Hardyi*, Cotteau, p. 14.

1854 *H. intermedius*, d'Orbigny, p. 76-78, pl. 810, fig. 1-11.

1854 *H. conicus*, d'Orbigny, p. 79, pl. 811, fig. 1-4.

1857-1878 *H. intermedius*, Cotteau, p. 109, pl. 60, fig. 1-5, p. 114, pl. 60, fig. 6-10.

1873 *H. cordatus*, de Loriol, p. 311, pl. 26, fig. 4.

1893 *H. intermedius*, Lambert, p. 66, fig. 7.

1917 *H. intermedius*, Lambert, p. 199.

1924 *H. intermedius*, Lambert & Thiéry, p. 402.

1928 *H. cordatus*, Lambert & Jeannet, p. 173.

1986 *H. intermedius*, Maczynska, p. 129, pl. 1-2, fig. 1-7.

**Historique.** L'espèce nommée *Spatangus intermedius* par Münster a été représentée la première fois par Goldfuss en 1829 dans *Petrefacta Germaniae*. En 1836, L. Agassiz l'inclus dans son nouveau genre *Holaster*. L'espèce est nommée *H. L'hardyi* Dubois en 1851 par Cotteau du Néocomien de l'Yonne, puis représentée par d'Orbigny dans la *Paléontologie Française*.

**Matériel type.** Le type de *Spatangus intermedius* a été détruit pendant la seconde guerre mondiale. Le type d'*H. L'Hardyi* est conservé au Musée de Neuchâtel, Suisse, d'après Lambert et Jeannet (1928, p. 121).

**Étymologie.** Espèce de taille intermédiaire entre les quelques *Spatangus* connus à l'époque de Münster.

**Locus typicus.** Blaubeuren près d'Ulm District d'Alb-Donau, arrondissement Baden-Württemberg, Allemagne.

**Stratum typicum.** Hauterivien, Zone à *Acanthodiscus radiatus*.

**Diagnose éméndée.** *Pseudholaster* de taille inférieure à 4 cm, aussi large que long, à profil élevé (HH/LL = 62%), à bord postérieur oblique vers le haut, sillon frontal non caréné et peu creusé à l'ambitus, péristome très distant du bord antérieur situé au tiers médian, diplopores des pétales pairs d'égale largeur disposés en chevron, comportant huit plaques préanales.

**Description de la forme adulte à partir des 35 spécimens de Baudonvilliers, Meuse.**

*Forme générale du test.* Espèce de petite taille (LL médiane = 29 mm), aussi large que longue (LA/LL # 98% ± 2%), au profil élevé (HH/LL # 62% ± 3%). Le plus grand diamètre transversal est médian. L'ambitus arrondi est situé assez haut en vue latérale. L'appareil apical est antérieur (AX/LL # 42% ± 1%), le sommet est médian. La face postérieure est oblique avec un périprocte situé haut (HP/HH # 57% ± 4%), bien visible en vue apicale. Le sillon échancre légèrement l'ambitus (PS/LL # 3% ± 0,5%). Le péristome est très éloigné du bord antérieur du test (BB/LL # 41% ± 2%). L'holotype figuré par Goldfuss entre dans les

limites de nos mesures. La comparaison avec des *P. intermedius* d'autres gisements (Fig. 2) ne montre pas de différences significatives pour les paramètres mesurés.

*Ambulacres.* Les zones porifères des pétales pairs sont de même largeur, les diplopores non conjugués et disposés en chevrons.

*Architecture.* Le plastron est protosterne et les plaques préanales au nombre de huit. Les premières anales sont les plaques 5b8 et 5a8. Il existe huit plaques périproctales. Les aires interambulacraires paires latérales sont protosternes. Le madréporite est la plus grande plaque.

**Étude de la croissance.** La population de *P. intermedius* de l'Hauterivien de Nancy (Haute-Marne) sert de référence car elle répond à tous les critères nécessaires à une bonne étude : matériel autochtone, nombreux spécimens associant tous les stades intermédiaires entre des individus immatures et des adultes de grande taille. L'histogramme de distribution montre une distribution bimodale caractéristique d'une crise de croissance, telle que retrouvée dans le genre *Toxaster* (David, 1979) et le genre *Echinocardium* (David & Laurin, 1991) ou dans le genre *Hemiaster* (Néraudeau, 1990). Cette crise de croissance intervient entre 10 et 15 mm, c'est à dire entre le moment de l'ouverture des pores génitaux, et l'acquisition de leur diamètre adulte. Pour David (1979), à cette période le jeune oursin traverse plus rapidement un intervalle de taille, dont peu d'individus sont représentatifs, d'où l'impact démographique. Néraudeau (1990), dans son étude sur *Hemiaster cenomanensis*, affine cette crise de croissance en reconnaissant deux crises morphologiques successives : la première, au moment de l'acquisition de la maturité sexuelle (ouverture des gonopores), la seconde, au moment de l'acquisition de la morphologie adulte.

*Modifications morphologiques au cours de la croissance (Fig. 4) :*

- l'ambitus: sa forme reste circulaire et sa croissance est isométrique avec un rapport LA/LL moyen de 0,96 ;
- le profil est extrêmement variable avec des formes plutôt élevées (HH/LL # 0,66) et des formes aplaties (HH/LL # 0,56), indépendamment de la taille des individus.
- la ligne ocellaire antérieure : AX présente une croissance dysharmonique, puis harmonique à partir de 15 mm, le rapport de AX/LL restant alors voisin de 0,42 ;
- le périprocte se rapproche du bord inférieur, ce rapprochement est dysharmonique, puis isométrique ; sa forme reste en amande pendant toute la croissance, avec un rapport largeur/longueur voisin de 0,68 ;
- le péristome, circulaire chez les juvéniles, devient progressivement réniforme chez les adultes; il se rapproche du bord antérieur avec une croissance dysharmonique puis isométrique à partir de 15 mm ;
- le sillon antérieur, quasi inexistant chez les plus jeunes individus, se creuse progressivement au cours de la croissance ;
- les pores génitaux sont ouverts à 15 mm.

*Modification ontogénétiques de l'architecture de l'interambulacre 5 (Tableau 4) :*

- le nombre de plaques de l'aire interambulacraire 5 entre le péristome et le périprocte semble constant, égal à 15, quel que soit la taille de l'individu ;
- le nombre de plaques plastrales croît avec la taille ; cela correspond à la migration du périprocte, qui s'éloigne de l'apex au cours de l'ontogénèse.

**Répartition stratigraphique et géographique.** Cette espèce est très courante à l'Hauterivien, où elle est associée au genre *Toxaster*. Dans le Bassin parisien, elle est très fréquente dans les « Marnes à Spatangues » de la Haute Marne, de la Meuse et de l'Yonne (Saucède et al., 2012 ; Benetti et al., 2013). On la retrouve, dans l'Hauterivien inférieur du Jura (Clavel, 1989), et du Bassin rhodano-vocontien (Clavel in Debrand-Passard, 1984, p. 294). Fréquente en Suisse et présente en Allemagne, elle est absente du Nord-Ouest de l'Europe ; dans la péninsule Ibérique, elle est signalée dans le Néocomien des Baléares et de la province d'Alicante (Devriès, 1972).

***Pseudholaster prestensis*** (de Loriol, 1873)

Figs 5K-O.

1869 *Cardiaster prestensis*, Desor in Jaccard, p. 131 *nomen nudum*.

1873 *Holaster prestensis*, Desor: de Loriol, p. 318-19, pl. 26, fig. 9a-d.

**Historique.** Citée par Desor (in Jaccard) en 1969 dans la *Description géologique du Jura vaudois et neuchâtelois*, sous le nom de *Cardiaster prestensis*, l'espèce n'a été décrite et figurée qu'en 1873, dans l'*Echinologie helvétique*, par de Loriol et rattachée au genre *Holaster* du fait de l'absence de fasciole.

**Matériel type.** Syntypes de la collection Campiche, de Loriol et Pictet non localisés.

**Étymologie.** Provient de La Presta, village du Canton de Neuchâtel en Suisse.

**Locus typicus.** La Presta, Canton de Neuchâtel et Sainte-Croix, Canton de Vaud en Suisse.

**Stratum typicum :** Aptien supérieur.

**Matériel étudié.** Mesures de la fig. 9a-d pl. 26, de Loriol et du spécimen EM13079 de l'Aptien de la Presta, du Canton de Neuchâtel étiqueté *Cardiaster prestensis* Desor, ex collection de l'école des Mines, Université de Villeurbanne. Collection Dudicourt : trois spécimens du Barrémien inférieur de Blauzac près d'Uzès, Gard : n°2781, 3867, 3868. Cinq spécimens du Barrémien inférieur de Vallerargues, Gard : 3349 à 3352 et 8142. Trois spécimens de l'Aptien de Tore Emberosa, Espagne : n°3340, 3347, 3348.

**Diagnose éméndée.** *Pseudholaster* de taille inférieure à 4 cm (médiane à 3,2 cm), aussi large que long, dont l'appareil apical est subcentral, le sillon frontal faiblement creusé et le péristome au tiers de la longueur, comportant six plaques préanales.

**Description de la forme adulte.**

*Forme générale du test* (n=14). Espèce de petite taille (LL médiane = 31,6 mm), un peu plus longue que large (LA/LL # 98% ± 4%), modérément élevée (HH/LL # 56% ± 6%). Le plus grand diamètre transversal est médian. Le dessus convexe, descend en pente douce en avant et latéralement jusqu'à l'ambitus situé assez haut, mais arrondi. La ligne ocellaire antérieure est subcentrale (AX/LL # 41% ± 3%). Le sommet est médian, la face aborale est en pente douce jusqu'à la face postérieure, laquelle est oblique permettant de visualiser le périprocte, situé haut, ovale à grand axe vertical. Le sillon frontal, caréné, débute dès l'apex, s'élargit et se creuse, échancrant légèrement l'ambitus (PS/LL # 4% ± 0,7%, n=13). La face orale plane est déformée par le plastron peu saillant et par le sillon frontal en avant du péristome. Ce dernier est ovale à grand axe transverse, non labié, situé à un peu plus du tiers du bord antérieur (BB/LL # 36% ± 2%, n=7).

*Ambulacres.* Les ambulacres pairs subpétaloïdes sont à fleur de test, composés de deux rangées de diplopores non conjugués disposés horizontalement. Il s'agit d'anisopores, le pore peradial étant légèrement allongé. Les branches porifères sont de même largeur.

*Architecture.* Le plastron (Fig. 5O) présente un labre cupuliforme, en contact avec les sternales 5b2 et 5a2. La ligne de suture entre les deux sternales est oblique. Il existe sur le topotype six préanales, les premières anales étant les plaques 5b7, 5a7.

**Discussion.** *P. prestensis* a un profil moins élevé que *P. intermedius* et se rapproche plutôt par sa forme et ses mesures du *P. perezii* de l'Albien du Sud-Est de la France et de Suisse qui possède le même nombre de préanales. Cependant, la qualité de l'échantillonnage ne permet pas de les mettre en synonymie. Un *Pseudholaster* de l'Aptien de l'île de Wight, *P. benstedii* (Forbes, 1852), a été étudié par Smith et Wright (2003), mais l'espèce possède 8 préanales et une ligne ocellaire antérieure située à 35% du bord antérieur.

**Répartition stratigraphique et géographique.** En France, cette espèce est retrouvée dans le Barrémien inférieur et l'Aptien du Jura et du Bassin rhodano-vocontien. Elle existe dans les mêmes niveaux en Suisse et dans l'Aptien d'Espagne.

*Pseudholaster bicarinatus* (L. Agassiz, in Agassiz & Desor, 1847).

Figs 6A-I, 7A-D.

1840 *Holaster bicarinatus*, Agassiz, p. 1 (*nomen nudum*).

1847 *H. bicarinatus* Agassiz, in Agassiz & Desor, p. 135.

1855 *Cardiaster bicarinatus*, d'Orbigny, p. 137-138, pl. 827-828.

1858 *C. bicarinatus*, Desor, p. 346.

1883 *Pseudholaster bicarinatus*, Pomel, p. 45.

1917 *P. bicarinatus*, Lambert, p. 210.

1924 *P. bicarinatus*, Lambert & Thiéry, p. 404-405.

1928 *Pseudholaster bicarinatus*, Lambert & Jeannet, p. 119.

1950 *P. bicarinatus*. Mortensen, p. 58, fig. 52.

?1960 *H. (Labrotaxis) cantianus*, Casey, p. 260-264, pl. 44.

1961 *P. bicarinatus*, Cayeux & de Villoutreys, p. 9, fig. 1.

2003 *P. bicarinatus*, Smith & Wright, p. 462-465, pl. 145, fig. 1-14, pl. 146, fig. 4-11, pl. 148, fig. 8-9, text-fig. 184, 185.

**Historique.** En 1840, Agassiz dans son *Synopsis* (p. 1) cite l'*Holaster bicarinatus* des Grès verts du Havre. L'espèce est de nouveau citée dans son *Catalogue Raisonné* (1847, p. 135), où il donne une description sommaire et comme origine le Gault du Havre. D'Orbigny (1855, pl. 827-828) figure sous le nom de *Cardiaster bicarinatus* un moule en plâtre transmis par Monsieur Valenciennes provenant des collections de Neuchâtel. L'étiquette d'Agassiz mentionne à la fois Ciplly en Belgique et Le Havre, de manière incorrecte d'Orbigny cite Ciplly comme localité type. L'erreur sera rectifiée par Lambert (1917, p. 210) qui réintègre l'espèce dans le sous genre *Pseudholaster*. Lambert & Jeannet (1928, p. 119) désignent le moule 29 comme lectotype provenant de la Gaize du Havre, Normandie.

**Matériel type.** Le type de l'espèce provient de la collection Michelin dont le spécimen n'a pas été localisé. Il correspond au moule 29 du catalogue des moules du Musée d'Histoire Naturelle de Neuchâtel, désigné comme lectotype par Lambert et Jeannet (1928).

**Étymologie.** Du latin *bicarinatus*, bicaréné, qui fait référence aux deux carènes limitant le profond sillon frontal.

**Locus typicus.** Le Havre, Normandie, France.

**Stratum typicum.** Marne sableuse grise de l'Albien supérieur qui correspond à la Zone à *Dispar* (Juignet, 1974, p. 113-114).

**Matériel étudié.** Le moule 29 désigné comme lectotype et les topotypes de l'Albien supérieur (zone à *Dispar*) du Bec de Caux, Seine Maritime. 10 spécimens de la collection Croisé conservés au Muséum du Havre : MHNH n° 714, n° 705 (3 spécimens), n° 706 (2 spécimens), n° 707 (2 spécimens), n° 732 (2 spécimens juvéniles). 3 spécimens de la collection Dudicourt : D8121, 8122 (juvénile), 8608. 4 spécimens adultes de la collection Cottard : n° 454, 456, 474, 1389 et un spécimen juvénile.

**Diagnose émendée.** Espèce dont la taille dépasse les 7 cm (médiane à 7,7 cm), plus large que longue, dont l'appareil apical est central (AX/LL # 48%), mais le sommet antérieur. Sillon frontal profond débutant dès le sommet, bicaréné. Pétales pairs bien développés et conjugués chez l'adulte, les colonnes postérieures plus larges que les antérieures. Sept préanales.

**Forme générale du test.**

*Description de la forme adulte* (14 spécimens mesurés). Cette espèce de grande taille (LL # 77,4 mm) est plus large que longue (L de 71,4 mm à 81,8 mm, LL/LA # 103% ± 0,8%). Les spécimens normands sont plus aplatis (HH/LL # 55% ± 0,2%) que les spécimens anglais (HH/LL # 60 à 70%). La ligne ocellaire antérieure est médiane (AX/LL # 48% ± 1%), mais le sommet est antérieur du fait de la saillie des berges du sillon frontal. Ce sillon débute dès l'apex et se creuse profondément à l'ambitus (PS/LL # 9%). De profil, la face apicale descend en pente douce jusqu'à la face postérieure, laquelle est très réduite et rentrante. Le périprocte, situé très bas (HP/HH # 18% ± 2%), est ovale à grand axe vertical. Le profil postérieur est tectiforme. Le péristome est très proche du bord antérieur (BB/LL # 27% ± 1,5%). A noter que les jeunes spécimens (23,3 mm à 43,9 mm) possèdent un ambitus circulaire formant un angle aigu avec la face inférieure plane ; le péristome est plus central (BB/LL # 33,8% ± 2,4%), le sillon frontal est peu profond (à l'ambitus PS/LL # 6% ± 1%), non caréné, la ligne ocellaire antérieure est plus antérieure (AX/LL # 40% ± 3%), le sommet est central.

*Ambulacres.* Les ambulacres pairs subpétaloïdes sont à fleur de test, composés de deux rangées de diplopores conjugués très larges, disposés horizontalement. Les branches antérieures et postérieures de ces pétales sont formées d'anisopores. Les branches postérieures sont près de deux fois plus larges. Les pétales antérieurs sont plus longs (un peu moins des deux tiers de la distance ocellaire-ambitus) que les postérieurs (un peu moins de la moitié), mais non flexueux. Chez les juvéniles, les pores des pétales pairs sont plus étroits, non conjugués.

*Architecture.* Le plastron (Fig. 6E) comporte un labre cupuliforme en contact avec les deux sternales. Ce contact est large avec la sternale 5b2, dont le bord antérieur épouse la concavité du labrum. Seule une digitation postérieure du labrum, adjacente à l'ambulacre V, vient au contact de la sternale 5a2. L'autre élément remarquable est la forme triangulaire des sternales et de la première épisternale 5b3. Ces trois plaques occupent toute la largeur de l'interambulacre 5 et réalisent une ligne de suture en zigzag. Il existe 14 plaques entre le péristome et le périprocte, dont sept plaques préanales, ainsi les premières plaques anales sont les plaques 5a7 et 5b8. Les assules ambulacraires adplastronales sont hautes, le labrum atteint deux plaques aux niveaux des ambulacres adjacents Ia et Vb. La sternale 5b2 atteint la troisième plaque Ia. Il existe huit plaques périproctales. L'architecture des interambulacres pairs est de type protosterne. L'appareil apical (Fig. 6F) est typiquement holastérien.

*Tuberculation.* La face apicale est couverte de tubercules crénelés et perforés régulièrement disposés, entourés d'une aréole lisse. Des tubercules plus gros sont disposés irrégulièrement le long de la gouttière frontale sur 2 rangées. La granulation miliare est très dense.

**Discussion.** L'espèce *P. bicarinatus* ressemble au *P. sequanicus*, mais elle est de plus grande taille (longueur médiane de 7,7 cm contre 4,6 cm), la ligne ocellaire antérieure est plus médiane (moyenne AX/LL à 48% contre 39%), enfin elle possède une préanale supplémentaire. Les juvéniles (LL < 45 mm) de l'espèce *P. bicarinatus* ne possèdent ni les diplopores très élargis des adultes, ni leur sillon frontal bicaréné, et ressemblent aux adultes de *P. intermedius* de l'Hauterivien.

**Répartition stratigraphique et géographique.** En France, l'espèce est fréquente dans les sables gris de l'Albien supérieur de Normandie (Zone à Dispar), de l'Aube et de l'Yonne. Elle est aussi présente dans le Cénomancien inférieur de Normandie (Zone à Carcitanense). Elle occupe les mêmes étages dans le Sud-Ouest de l'Angleterre. Elle est absente d'Espagne et du Portugal.

*Pseudholaster latissimus* (Agassiz, in Agassiz et Desor, 1847)

Figs 8A-F, M.

1840 *Holaster latissimus*, Agassiz, p. 2. (*nomen nudum*)

1847 *H. latissimus*, Agassiz in Agassiz et Desor, p. 27.

1854 *H. amplus*, d'Orbigny, p. 90, pl. 836.

1854 *H. latissimus*, d'Orbigny, p. 92, pl. 837-838.

1868 *H. latissimus*, Cotteau, p. 189, pl. 65, fig. 5-9.

1878 *Cardiaster latissimus*, Wright, p. 295, pl. 67, fig. 1, 2 a-h.

1892 *H. latissimus*, Lambert, p. 89, pl. 4, fig. 16.

1917 *H. latissimus*, Lambert, p. 202.

1924 *H. latissimus*, Lambert & Thiéry, p. 402.

1928 *H. latissimus*, Lambert et Jeannet, p. 119.

1961 *H. latissimus*, Cayeux & de Villoutreys, p. 8, fig. 9.

2003 *Pseudholaster latissimus*, Smith & Wright, p. 455-459, pl. 141, fig. 1-12, pl. 142, fig. 1-12, pl. 143, fig. 1-1, text-fig. 178-181.

**Historique.** Cette espèce est citée par Agassiz dès 1840 comme provenant du Gault de France, c'est-à-dire de l'Albien. Mais elle sera pour la première fois figurée par d'Orbigny dans la *Paléontologie française* (1854, pl. 837-838). Le spécimen représenté, recueilli par M. Ricordeau, provient de l'Albien de Segnelay (Yonne).

**Matériel type.** L'holotype désigné par Desor (1858, p. 337) est conservé au Musée de Berne. Lambert et Jeannet (1928, p. 119) précisent qu'il s'agit du moule 28 du Catalogue des moules d'Echinides fossiles du Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel, Suisse. Le spécimen MNHN-R62522, collection d'Orbigny correspond au moule 28.

**Étymologie.** Du latin *latus*, largeur, *latissimus* le superlatif faisant référence à sa très grande largeur.

**Locus typicus.** Cap de la Hève, Seine Maritime, France.

**Stratum typicum :** Marne sableuse grise de l'Albien supérieur qui correspond à la Zone à Dispar (Juignet, 1974, p. 113-114).

**Matériel étudié.** L'holotype MNHN-R62522, correspondant au moule 28 ; des topotypes de la collection Croisé conservés au MHNH proviennent du Bec de Caux, Seine Maritime : de l'Albien, MHNH n° 907, 911 et deux n°912 ; du Cénomaniens inférieur MHNH n°922. Deux spécimens de la collection Cottard de l'Albien du Bec de Caux : n°1460 et 1726. Un spécimen provenant de l'Albien inférieur de Saint Florent, Aube.

**Diagnose éendue.** Espèce de grande taille (médiane à 64 mm), plus large que longue (LA/LL moyen de 64 mm), à ambitus circulaire ; en vue de profil, l'espèce est aplatie (HH/LL # 50%), le bord postérieur est oblique regardant la face orale, le sillon frontal est bien marqué à l'ambitus (PS/LL # 5,4%), sept plaques préanales sont présentes.

**Description de la forme adulte (huit spécimens mesurés) :**

*Forme générale du test.* Espèce de grande taille (LL # 64,1 mm), plus large que longue (LA/LL # 105% ± 3%), très déprimée (HH/LL # 50% ± 5%), très rétrécie en arrière. Le plus grand diamètre transversal est nettement en avant de la moitié (GL/LL # 45%). La face apicale convexe, descend en pente douce en avant et latéralement jusqu'à l'ambitus arrondi. L'apex est antérieur (AX/LL # 44% ± 2%). La face postérieure est oblique regardant la face orale. Le périprocte est petit et en position basse (HP/HH # 42% ± 2%) au-dessus d'une aréa anale très échancrée. Le sillon frontal échancré modérément l'ambitus (PS/LL # 5% ± 0,6%). Sur la face orale, le plastron est nettement saillant, la gouttière antérieure peu creusée. Le péristome est très antérieur (BB/LL # 31% ± 2%).

*Ambulacres.* Les ambulacres pairs subpétaloïdes sont à fleur de test, composés de 2 rangées de diplopores non conjugués disposés légèrement en chevron.

*Architecture.* Le plastron est de type protosterne (Fig. 8F). Les premières plaques anales correspondent aux plaques 5a7 et 5b8. Ainsi, il existe 14 plaques entre le péristome et

le périprocte dont sept plaques préanales. Le labre est étendu postérieurement au niveau des deuxièmes plaques ambulacraires adjacentes Ia et Vb. La sternale 5b2 atteint la troisième plaque ambulacraire adjacente Ia. Il existe huit plaques périproctales. La madréporite est la plus grande plaque de l'appareil apical (Fig. 8B).

*Tuberculation.* La granulation miliaire est dense.

**Discussion.** Les espèces *P. latissimus* et *P. amplus*, initialement séparées par d'Orbigny (1854), ont été mises en synonymie par Desor (1858), puis Smith & Wright (2003). *P. amplus* est simplement une forme plus aplatie (HH/LL # 43%) comme pour le spécimen de Saint Florent, Aube (Fig. 8M). Cette espèce ressemble au *P. suborbicularis*, mais elle est plus large (LA/LL #104% pour 95%), et possède une ligne ocellaire antérieure médiane alors qu'elle est antérieure pour l'espèce *P. suborbicularis* (AX/LL # 44% contre 32%). La ressemblance est encore plus marquée avec l'espèce *P. perezi*, qui possède le même ambitus circulaire, mais sa taille est nettement inférieure (médiane de 2,9 cm contre 6,4 cm), son bord postérieur est vertical et non oblique et elle possède une plaque préanale de moins.

**Répartition stratigraphique et géographique.** Dans la « *Paléontologie Française* », d'Orbigny mentionne *P. latissimus* dans l'Albien supérieur du Havre (Seine-Maritime), l'Albien de Segnelay (Yonne) et de Grandpré (Meuse) que Lambert rapporte à l'Aptien (1892). L'espèce se trouve également dans les premières couches du Cénomanién inférieur au Havre. L'espèce fait sa première apparition dans l'Est du Bassin parisien à l'Aptien, dans les Sables verts de l'Aube (Colleté, 2010, p.77). Smith et Wright (2003, p. 462) citent l'espèce dans l'Albien inférieur et supérieur du Sud de l'Angleterre. Elle n'est pas présente en Espagne (Villalba Curras, 1993).

***Pseudholaster perezi*** (Sismonda, 1843)

Figs 8G-L.

1843, *Holaster Perezii*, Sismonda, p. 11, pl. 1, fig. 1-3.

1847, *H. Perezii*, Agassiz & Desor, p. 135.

1848, *H. Perezii*, A. Gras, p. 62.

1848 *H. bisulcatus*, A. Gras, p. 62, pl. 4, fig. 7-8.

1853, *H. Perezii*, d'Orbigny, p. 86-87, pl. 813, fig. 1-7.

1873, *H. Perezii*, de Loriol, p. 325, pl. 27, fig. 6-8.

1917, *H. Perezii*, Lambert, p. 202.

**Historique.** Cette espèce créée et bien figurée par Sismonda dont le nom mal latinisé (Code International de Nomenclature Zoologique) a été corrigé en *P. perezi* par Lambert (1917).

**Matériel type.** Non localisé, des mesures sont effectuées sur la figure de Sismonda.

**Etymologie.** Espèce dédiée au Docteur Adolfo Perez, qui avait fourni les échinides de Nizza à Sismonda.

**Locus typicus.** Nizza, ville du duché de Savoie, qui correspond à la ville de Nice, Alpes-Maritimes, depuis son rattachement à la France, sous Napoléon III en 1860.

**Stratum typicum.** Les grès verts de l'Albien.

**Matériel étudié :** La liste du matériel étudié est présentée dans le Tableau 5.

**Diagnose émendée.** Espèce de taille inférieure à 4 cm, aussi large que longue, à bords arrondis dont l'ambitus est situé à mi-hauteur, la face postérieure est verticale, le bord inférieur du périprocte est situé bas (HP/LL # 26%), possède six plaques préanales.

**Description** (Dix spécimens mesurés) :

*Forme générale du test.* Espèce de petite taille (LL # 29,4 mm), aussi large que longue (LA/LL # 99% ± 1%), déprimée (HH/LL # 57% ± 1%), très rétrécie en arrière. Le plus grand diamètre transversal est très antérieur (GL/LL # 42%). L'ambitus est assez haut. L'apex est

antérieur (AX/LL # 41%,  $\pm 1\%$ ). Le sommet est médian, la face postérieure est verticale. Le périprocte, situé bas (HP/LL # 26% ; HP/HH # 45%  $\pm 5\%$ ), échancre nettement le pourtour postérieur au-dessus d'une area anale très réduite. Le sillon frontal se creuse peu à l'ambitus (PS # 5,5%  $\pm 0,15\%$ ). Le péristome est situé au tiers du bord antérieur (BB/LL # 33%  $\pm 2\%$ ).

**Ambulacres.** Les ambulacres pairs, subpétaloïdes, sont composés de diplopores non conjugués disposés horizontalement.

**Architecture.** Le plastron (Fig. 8K) est protosterne. Il existe six préanales et huit plaques anales, les premières anales sont les plaques 5b7 et 5a8. L'appareil apical est typiquement holostérien (Fig. 8L).

**Discussion.** Cette espèce albienne se distingue par sa taille inférieure à 4 cm, ses contours globalement arrondis et son profil aplati (HH/LL # 26%). Elle ressemble à un *P. latissimus* de petite taille, à bord postérieur vertical et possède une préanale en moins.

**Répartition stratigraphique et géographique.** C'est une espèce albienne du Bassin rhodano-vocontien et du Jura franco-suisse : de Loriol (*in* Pictet, 1873, p. 327) la cite de l'Albien de Sainte-Croix (Canton de Vaud) ; de la Perte-du-Rhône (Ain) ; du Mont Saxonnet, de Fiz et Criou (Haute-Savoie) ; de Wannenalp, Oberalp (Waeggithal) ; Pfannenstoekli (Schwytz) ; de Cheville et Bossetan (Valais).

***Pseudholaster suborbicularis*** DeFrance *in* Brongniart, 1822

Figs 9A-O, 10, Tab. 6.

1821 *Spatangus suborbicularis*, DeFrance. Manuscrit (*nomen nudum*).

1822 *S. suborbicularis*, DeFrance *in* Brongniart, p. 88, pl. 5, fig. 5A-C.

1836 *Holaster suborbicularis*, Agassiz, p. 183.

*non* 1839 *H. suborbicularis* Agassiz, p. 21, pl. 3, fig. 11,13, (= *P. perezii*).

1854 *H. suborbicularis*, d'Orbigny, p. 93-97, pl. 814, fig. 7-8, pl. 815.

*non* 1869 *H. suborbicularis*, Cotteau *in* Cotteau & Triger, p. 198, pl. 33, fig. 1-6, (= *P. cenomanensis* d'Orbigny).

*non* 1873 *H. suborbicularis*, de Loriol, p. 328, pl. 27, fig. 9-10, (= *P. perezii*).

1881 *H. suborbicularis*, Wright, p. 314, pl. 74, fig. 1.

1917 *H. suborbicularis*, Lambert, p. 207.

1924 *H. suborbicularis*, Lambert & Thiéry, p. 403.

1961 *H. suborbicularis*, Cayeux & de Villoutreys, p. 8, fig. 3.

2003 *Pseudholaster suborbicularis*, Smith & Wright (*pars*), p. 470-474, pl. 149, fig. 6-12, pl. 150, fig. 8-12, texte-fig. 187-188C-D ; *non* pl. 149, fig.1-5, pl. 150, fig. 1-7 et 13-18 (= *P. cenomanensis*).

**Historique.** *Spatangus suborbicularis* est cité pour la première fois dans le manuscrit de DeFrance en 1921 et sera représenté par Brongniart en 1922. L'espèce est parfaitement figurée dans la *Paléontologie française* (pl. 814, fig. 6 et 7 et pl. 815, fig. 1 à 5). D'Orbigny (1854), puis Lambert (1917, p. 207), précisons les caractères de cette espèce typique de l'Albien supérieur de Normandie (Gaize des anciens auteurs) souvent confondue avec d'autres espèces comme *P. cenomanensis* et *P. perezii*.

**Type.** Le type illustré par Brongniart provenant du Cénomanien de Dives, localité voisine de Villers-sur-Mer, est perdu. Nous proposons de prendre pour lectotype le spécimen MNHN-R62497 du Cénomanien de Villers-sur-Mer, Calvados, France.

**Étymologie.** Du latin *sub*, presque, et *orbicularis*, circulaire ; fait référence à l'ambitus presque circulaire.

**Locus typicus.** La craie glauconieuse entre Villers sur Mer et Houlgate, Calvados.

**Stratum typicum.** Cénomanien inférieur (sous Zone à Carcitanense, Zone à Mantelli).

**Matériel étudié.** La liste des spécimens étudiés est présentée dans le Tableau 6.

**Diagnose éméndée.** *Pseudholaster* de forme subcirculaire et aplatie. Sommet très antérieur situé au tiers de la longueur. Périprocte visible en vue apicale chez l'adulte, échancrant nettement l'ambitus postérieurement. Zone plastronale très saillante en forme de quille. Sillon frontal peu creusé et non caréné, sept préanales sont présentes.

**Description de la forme adulte** (au maximum 23 spécimens mesurés).

*Forme générale du test.* Espèce de grande taille (LL # 56,7 mm, LL max de 72,1mm), plus longue que large (LA/LL # 95% ± 2%) moyennement déprimée (HH/LL # 57% ± 3%), très rétrécie en arrière. Le plus grand diamètre transversal est légèrement en avant de la moitié. Le dessus, peu convexe, descend en pente douce jusqu'à l'ambitus situé assez bas. L'apex est très antérieur (AX/LL # 0,32 ± 2% pour 21 spécimens). Le sommet est médian, la face postérieure est verticale. Le périprocte est situé haut (HP/HH # 57% ± 6% pour 17 spécimens) et échancre nettement le pourtour postérieur au-dessus d'une area anale très échancrée. Le sillon frontal se creuse très peu (PS/LL # 3,2% ± 0,7%, 12 spécimens mesurés). La face orale est plane à l'exception du plastron nettement saillant en forme de « quille » et du sillon frontal, en avant du péristome très antérieur (BB/LL # 33% ± 2%, n= 21 spécimens). A noter que les spécimens juvéniles étudiés (19,7 mm et 25,2mm) ont la même forme, mais présentent un profil plus élevé, avec une ligne ocellaire antérieure plus centrale (AX/LL # 40%), ce qui est la règle chez un juvénile. Paradoxalement, le sillon est plus creusé à l'ambitus.

*Ambulacres.* Les ambulacres pairs subpétaloïdes sont composés de deux rangées de diplopores conjugués disposés horizontalement. Les branches postérieures sont un peu plus larges.

*Architecture.* Le plastron (Fig. 9F) est protosterne. Les premières plaques anales correspondent aux plaques 5a7 et 5b8. Ainsi, il existe sept plaques préanales et huit périproctales. Le labrum est en contact avec deux plaques ambulacraires adplastronales et la sternale 5b2 avec 4 plaques. L'appareil apical est typiquement holastérien (Fig. 9J).

**Discussion.** Cette espèce, très bien représentée par Brongniart, a été mal identifiée par les anciens auteurs (Lambert, 1917, p. 207) et souvent confondue avec *P. perezii* et *P. cenomanensis*. Smith & Wright (2003, p. 470) commettent la même erreur et assimilent *P. suborbicularis* avec *P. cenomanensis* (d'Orbigny) et *H. tricarinatus* Lambert. Pourtant, *P. suborbicularis* diffère de *P. cenomanensis* par sa forte taille (médiane adulte à 5,6 cm pour 3,3 cm), son axe ocellaire antérieur beaucoup plus antérieur (AX/LL # 32% contre 40% pour *P. cenomanensis*), son sillon frontal bien moins creusé, non caréné (PS/LL # 3,2 contre 6%). Son périprocte est plus petit pour une taille identique, situé plus haut (HP/HH # 57% contre 48% pour *P. cenomanensis*), visible en vue apicale, il échancre nettement l'ambitus postérieur. Ces deux derniers caractères sont paedomorphiques et contrastent chez une espèce atteignant une si grande taille car chez tous les autres *Pseudholaster* étudiés le sillon frontal se creuse à l'ambitus et le périprocte s'éloigne de l'appareil apical par ajout de nouvelles plaques lors de la croissance de l'échinide. La vestiture de la face supérieure est totalement différente, formée de gros tubercules perforés et crénelés scrobiculés très régulièrement répartis et entourés d'une granulation miliaire très serrée, alors qu'elle est peu serrée pour l'espèce *P. cenomanensis*. *P. perezii* diffère par sa taille inférieure (médiane à 3 cm), ses flancs plus arrondis. L'espèce dont elle se rapproche le plus est *H. latissimus* du même étage, retrouvée dans les mêmes faciès, espèce plus large que longue dont l'ambitus est plus circulaire et dont le sommet ocellaire antérieur est médian. Certains spécimens d'*H. suborbicularis* présentent parfois un ambitus circulaire, mais dans tous les cas l'apex reste très antérieur (AX/LL # 32%).

**Répartition stratigraphique et géographique.** En France, *P. suborbicularis* est fréquent en Normandie, dans l'Albien supérieur du Havre, Gaize inférieure et Gaize

supérieure (Zone à Inflatum et Dispar) et se retrouve dans le Cénomaniens inférieur du Havre et de Villers-sur-Mer (Zone à Mantelli). Il occupe les mêmes étages dans le sud de l'Angleterre (Smith & Wright, 2003), mais ces derniers citent l'espèce au Cénomaniens moyen, ce qui est probablement erronée, résultant de la confusion avec l'espèce *P. cenomanensis*.

***Pseudholaster cenomanensis*** d'Orbigny, 1855

Figs 10, 11A-P, 12, 13L-N; Tab. 7.

1855 *Holaster cenomanensis* d'Orbigny, p. 111-112, pl. 819, fig. 7-12.

1869 *H. suborbicularis*, Cotteau & Triger, p. 198, pl. 33, fig. 1-6.

1873 *Holaster cenomanensis*, Quenstedt, p. 621, pl. 81, fig. 30-31.

1917 *H. cenomanensis*, Lambert, p. 207.

1917 *H. tricarinatus*, Lambert, p. 208.

1924 *H. cenomanensis*, Lambert & Thiéry, p. 403.

1924 *H. tricarinatus*, Lambert & Thiéry, p. 404, pl. 10, fig. 9-10.

1988 *Labrotaxis cenomanensis*, Smith et al., p. 158-161, pl. 33, fig. 1-2, pl. 34, fig. 1-4, fig. 62.

1988 *H. tricarinata*, Smith et al., p. 161-166, pl. 32, fig. 1-4, pl. 33, fig. 3, fig. 63-64.

2003 *Pseudholaster suborbicularis*, Smith & Wright, p. 470-474 (pars), pl. 149, fig. 1-5, pl. 150, fig. 1-7 et 13-18, *non* pl. 149, fig. 6-12 et pl. 150, fig. 8-12 (= *P. suborbicularis* (Brongniart, 1822)).

2015 *Pseudholaster cenomanensis*, Néraudeau, Pineau & Dudicourt *in* Morel, p. 223, fig. 167E.

**Historique.** L'histoire taxinomique de *Holaster cenomanensis* (d'Orbigny, 1855) est assez compliquée. Cette espèce créée et figurée par d'Orbigny à partir d'un spécimen juvénile fut attribuée à l'*H. suborbicularis* par Cotteau et Triger (1869, p. 198) et par Wright (1881, p. 314). Cependant, l'espèce sera réhabilitée par Lambert (1917, p. 207) qui en donnera les caractéristiques principales et précisera les figurations valides qui sont celles de d'Orbigny pour le stade juvénile (1955, pl. 819, fig. 7-12) et de Cotteau et Triger pour le stade adulte (1855-1869, pl. 33, fig. 1-6). En 1988, Smith et al. (p. 158, pl. 33, fig. 1-2 et pl. 34, fig. 1-4) reconnaissent l'espèce *H. cenomanensis* dans le Cénomaniens de Wilmington, mais l'attribuent au genre *Labrotaxis* (Casey, 1960) créé par ce dernier en raison de son architecture plastronale protosterne. Puis en 2003, Smith et Wright (p. 470) reviennent sur cette détermination spécifique. Le genre *Labrotaxis* est alors mis fort justement en synonymie avec le genre *Pseudholaster* (Pomel, 1893), mais ils considèrent à tort l'espèce *H. cenomanensis* comme un synonyme de *P. suborbicularis*.

**Type et matériel complémentaire.** Le syntype MNHN-F-R62539, de la collection d'Orbigny. La collection Lambert compte plusieurs spécimens du Cénomaniens du Mans identifiés par lui sous le nom *H. cenomanensis*. S'y ajoute le spécimen MNHN-F-A23751 (Collection Lambert L20172), l'étiquette indique Albien, *Holaster bisulcatus* A. Gras, de Sixt, Savoie, mais la morphologie, les dimensions et la gangue concordent avec *H. tricarinatus* Lambert et Thiéry, espèce créée et figurée en 1924, provenant du Cénomaniens de Villers-sur-Mer, Calvados. Il est probable qu'il y ait eu mélange d'étiquette.

**Etymologie.** De Cenomanum, nom de la ville gallo-romaine du Mans dans la Sarthe où a été trouvé le syntype. Cette ville a donné son nom au stratotype Cénomaniens.

**Locus typicus.** Le Mans, Sarthe, France.

**Stratum typicum.** Cénomaniens inférieur (Zone à Mantelli) et moyen (Zone à Rothomagensis).

**Diagnose éméndée.** *Pseudholaster* dont la taille médiane adulte est inférieure à 4 cm plus long que large, de profil rectangulaire, appareil apical en position centrale par rapport à la longueur, sillon frontal bicaréné assez profond à l'ambitus (PS/LL # 6%), dans la forme « *tricarinatus* » carènes saillantes à la face supérieure et quille plastronale très marquée, six préanales présentes.

**Matériel étudié :** La liste du matériel étudié est présentée dans le Tableau 7.

**Description de la forme adulte (17 spécimens mesurés).**

*Forme générale du test.* Le test de taille moyenne 34 mm (longueur maximale 49 mm), possède un profil caractéristique, rectangulaire, avec une face apicale plane ou oblique vers l'arrière, un bord postérieur tronqué verticalement, une face orale presque plane et une face antérieure quasi verticale. L'ambitus est situé bas, arrondi et subcirculaire (LA/LL # 95,5% ± 2,5%). La gouttière frontale est bien développée, bicarénée, échancré largement l'ambitus (7% ± 1% de la longueur à l'ambitus). Le péristome, qui s'ouvre selon un plan oblique est antérieur (BB/LL # 31% ± 1%). Le périprocte est à mi-hauteur (HP/HH # 47% ± 2%). La ligne ocellaire antérieure est légèrement antérieure (AX/LL # 38% ± 1,5%), avec un sommet antérieur au niveau des carènes. A noter que les jeunes spécimens (3 spécimens de 17,6 mm à 21,3 mm) présentent un profil plus arrondi, un périprocte situé plus haut échancrant le bord supérieur, un péristome moins excentré, un sillon frontal moins creusé à l'ambitus.

*Ambulacres.* Les ambulacres pairs sont composés d'anisopores non conjugués disposés en chevrons. L'asymétrie est plus prononcée au niveau des pétales pairs postérieurs. Les juvéniles ne présentent pas d'asymétrie.

*Architecture.* Le plastron (Fig. 11E) est saillant. Le labrum est prostosterne cupuliforme, les sternales 5b2 et 5a2 bien différenciées et de forme triangulaire occupent toute la largeur de l'interambulacre impair, et seule la plaque 5a2 contacte le labre. Les épisternales triangulaires occupent toute la largeur de l'interambulacre 5. Les plaques suivantes reprennent une disposition bisériée alterne. Il existe 13 plaques entre le péristome et le périprocte dont six préanales, seules les quatre premières préanales appartiennent au plastron. Les premières plaques anales sont les plaques 5b7 et 5a7. Le labrum s'étend jusqu'aux deuxièmes plaques au niveau des ambulacres adjacents Ia et Vb. La sternale 5b2 atteint la troisième plaque Ia. Il existe huit plaques périproctales. L'appareil apical est holastérien (Fig. 11P).

*Tuberculation.* Il semble exister chez certains spécimens bien conservés un profasciole sous anal.

**Discussion.** L'espèce *P. cenomanensis*, établie à partir d'un juvénile par d'Orbigny, a été traitée comme un *nomen dubium* par Smith & Wright (2003, p. 474). Cependant, le syntype MNHN-R06637 (collection d'Orbigny) correspond aux juvéniles des *Pseudholaster* rencontrés dans le Cénomanien de la Sarthe. Or, il n'existe dans la Sarthe qu'une seule espèce dont les adultes ont été figurés par Cotteau et Triger sous le nom d'*H. suborbicularis*. Ces figurés sont différents du *P. suborbicularis* (Defrance in Brongniart, 1822). Lambert (1917) avait formellement reconnu l'espèce *P. cenomanensis*. Nos mesures démontrent que les deux espèces sont morphologiquement différentes (Fig. 6). En effet, cette dernière est plus petite (LL moyenne 33 mm contre 57 mm), l'appareil apical est central alors qu'il est antérieur chez *P. suborbicularis*, enfin le sillon frontal est plus profond (PS/LL # 6% contre 3,2%). Les juvéniles de *P. cenomanensis* ressemblent aux adultes du *P. suborbicularis*, le sillon frontal est moins creusé et non caréné, le périprocte plus petit est bien visible en vue apicale, il échancré largement le bord postérieur. La forme adulte s'en éloigne par le creusement du sillon antérieur et la migration de l'apex vers le centre. Les *P. cenomanensis* provenant du Cénomanien inférieur de Villers-sur-Mer, Calvados présentent fréquemment une carène

plastronale plus marquée et une saillie des carènes du sillon frontal à la face apicale. Lambert avait créé *H. tricarinatus* Lambert & Thierry, 1924 pour cette forme qui s'inscrit dans la variabilité des *P. cenomanensis*.

**Répartition stratigraphique et géographique.** Cette espèce n'est pas rare dans le Cénomanien inférieur de Normandie (Juignet, 1974). Les associations de céphalopodes permettent de reconnaître les sous Zones à Carcitanensis et à Saxbii. Dans la Sarthe, le sédiment est plus détritique au sommet du Cénomanien inférieur (Lasseur, 2015) avec les Sables et grès de La Trugale et de Lamnay (Zone à Dixoni). Au Cénomanien moyen, la Craie de Théligny (Zone à Rhotomagense) contient encore quelques *P. cenomanensis*. L'espèce retrouvée à Rioux en Charente-Maritime par Néraudeau & Moreau (1989), dans un faciès marno-argileux du Cénomanien inférieur (sous unité B3), correspond également à *P. cenomanensis*. Tout comme les spécimens du Cénomanien inférieur (sous unité B1) de l'île d'Aix et de Piédemont, Charente-Maritime. En Angleterre l'espèce est retrouvée dans le Cénomanien inférieur (sous Zone à Carcitanensis) du Dorset et le Cénomanien moyen de Wilmington, Devon (Smith & Wright, 2003).

***Pseudholaster sequanicus*** (Bucaille, 1883)

Figs 13A-K; Fig. 12.

1883 *Cardiaster sequanicus* Bucaille, p. 23-25, pl. 3, fig. 1-4.

1924 *Holaster sequanicus*, Lambert et Thiéry, p. 404.

1988 *Labrotaxis tricarinata*, Smith et al., p. 161, pl. 32, fig. 2, 4, pl. 33, fig. 3.

2003 *Pseudholaster sequanicus*, Smith & Wright, p. 465-467, pl. 146, fig. 1-3, pl. 147, fig. 1-14, pl. 148, fig. 15-18, text-fig. 185, 186, 188, 189A, B.

**Historique.** Bucaille en 1883 crée et figure cette espèce rare du Cénomanien normand, mais l'intègre par erreur dans le genre *Cardiaster* Forbes. En effet, bien qu'il n'ait pas discerné de fasciole marginal, Bucaille la rapproche du genre *Cardiaster* en raison de sa forme et de la profondeur de son sillon frontal. Lambert et Thiéry (1924, p. 404) cite l'espèce et la réintègre dans le genre *Holaster*. En 2003, Smith et Wright reconnaissent aussi l'espèce *sequanicus* dans le Cénomanien d'Angleterre, mais la classe définitivement dans le genre *Pseudholaster* après étude de son plastron.

**Matériel type.** Les syntypes de l'espèce proviennent de la collection Bucaille déposée au Muséum de Rouen. Nous avons pu étudier six syntypes de la collection Bucaille (sur les huit signalés par l'auteur), mais aucun n'a les dimensions des deux spécimens mesurés par Bucaille (1883, p 23), ni ne correspond aux figures de sa planche 3. Parmi ces spécimens, nous désignons comme lectotype le spécimen 080409001 du Cénomanien de Rouen et comme paralectotypes trois spécimens numérotés 080409938 (exemplaires n°92, 452 et 453) provenant également du Cénomanien de Rouen, ainsi que le spécimen 080409944 du Cénomanien de Saint-Didier-des-Bois, Eure.

**Étymologie.** Du latin *sequanicus* qui désigne la Seine, fleuve qui traverse les deux départements, d'où sont originaires les types.

**Locus typicus.** Rouen, Seine-Maritime, et Saint-Didier-des-Bois, Eure, France.

**Stratum typicum.** Cénomanien supérieur d'après Bucaille. D'après l'aspect de la gangue, il pourrait s'agir du Cénomanien moyen, Zones à Rhotomagense et à Guerangeri de la côte Sainte-Catherine à Rouen.

**Matériel étudié.** La liste du matériel étudié est présentée dans le Tableau 8.

**Diagnose émendée.** *Pseudholaster* cordiforme très acuminé en arrière ; ambitus circulaire, appareil apical subcentral ; sillon frontal profond et étroit ; périprocte petit haut situé (HP/LL # 40%), péristome très antérieur (BB/LL # 28%).

**Description :**

*Forme générale du test.* Le test, de taille moyenne (médiane 47,6mm), est aussi long que large (LA/LL # 98% ± 2,5%), son ambitus circulaire est situé très bas et très acuminé en arrière. La plus grande largeur du test est située un peu en avant du centre. Le profil rectangulaire est tronqué en arrière par la face postérieure verticale et déclive en avant à partir du tiers antérieur. Le sommet assez élevé (HH/LL # 67%, sept spécimens mesurés), plat, correspond à l'appareil apical. En vue frontale, le test apparaît triangulaire, les flancs étant cependant arrondis à l'ambitus. Le sillon frontal débute dès l'apex, est étroit, possède des bords saillants et échancre profondément l'ambitus où sa profondeur moyenne est de 8% ± 1% (8 spécimens mesurés). Le périprocte est de petite taille, situé au sommet d'une aréa, son bord inférieur débute très haut à 47% de la base (4 spécimens mesurés). Le péristome est très antérieur (BB/LL # 28%). La ligne ocellaire antérieure est positionnée un peu en avant du centre (AX/LL # 39% ± 2%, n = 6).

*Ambulacres.* Les ambulacres pairs postérieurs sont plus courts (65% de la distance ocellaire-ambitus) que les antérieurs (85% de la distance ocellaire-ambitus). Les pétales pairs sont formés de diplopores transverses, non conjugués. Les branches postérieures sont plus larges que les antérieures.

*Architecture.* Le plastron n'est visible sur aucun des spécimens de la collection Bucaille. Il est typiquement celui d'un *Pseudholaster* sur les dessins de Smith et Wright (2003, Texte-fig. 186 et 189B). L'appareil apical (Fig. 13G) est typiquement holastérien. La plaque génitale 3 est la plus petite, les plaques génitales 4 et 1 sont plus grandes que la madréporique.

*Tuberculation.* Elle n'est visible sur aucun des spécimens étudiés.

**Discussion.** Bucaille (1883, p. 24-25) le compare à *Cardiaster ananchytis* dont la position du sommet est plus centrale et qui possède un fasciole marginal. Pour Smith et Wright (2003, p. 468), cette espèce se rapproche du *Pseudholaster bicarinatus*, dont elle diffère par un test moins large que long, un profil plus élevé (HH/LL # 67% contre 56%), un appareil apical plus antérieur (AX/LL # 39% contre 48%), *P. suborbicularis* possède un appareil apical encore plus antérieur (AX/LL # 32%), et un sillon frontal peu creusé (PS/LL # 3,2% contre 8% pour *P. sequanicus*). L'espèce la plus proche est le *P. cenomanensis*. Les mesures (Fig. 12) montrent un profil plus élevé (HH/LL # 63% pour *P. cenomanensis*) et un péristome plus antérieur (BB/LL # 31% contre 28%).

**Répartition stratigraphique et géographique.** En Normandie, *P. sequanicus* semble très rare et cantonné au Cénomaniens. En Angleterre (Smith & Wright, 2003, p. 465), l'espèce est connue de l'Albien supérieur (Zone à Dispar) au Cénomaniens inférieur (Zone à Dixoni). Elle est plus rare dans le Cénomaniens moyen (Zone à Rhotomagense) et supérieur.

*Pseudholaster neraudeai* nov. sp.

Figs 14A-N, 15; Tab. 9.

1989 *H. trecensis*, Néraudeau & Moreau, p. 305-306, 324, fig. 2, 11, 15.

**Historique.** Dans l'inventaire des faunes d'échinides du Cénomaniens Nord-Aquitain les spécimens découverts par l'inventeur avaient été nommé *H. trecensis*.

**Matériel type.** Holotype IGR-23241, collection Néraudeau et paratypes IGR-23242, IGR-23243, et IGR-23260 de la même collection déposés dans les collections de Géoscience Rennes.

**Étymologie.** Espèce dédiée à l'inventeur, le Professeur Didier Néraudeau.

**Locus typicus.** Port-des-Barques, Charente-Maritime, France.

**Stratum typicum.** Calcaire marneux du Cénomaniens supérieur G2, Zone à Naviculare.

**Matériel étudié.** La liste du matériel étudié est présentée dans le Tableau 9.

**Diagnose originelle.** *Pseudholaster* de taille inférieure à 4 cm (médiane à 2,6 cm), aplati (HH/LL # 57%), à flancs arrondis, à sillon assez large et profond (PS/LL # 5,5%) sans carènes saillantes, munis de pétales pairs composés de diplopores transverses non conjugués ; six préanales sont présentes.

### **Description :**

*Forme générale du test adulte* (17 spécimens). Espèce de petite taille (LL # 26,1 mm), assez plate (HH/LL # 57% ± 3%), presque aussi large que longue (LA/LL # 97% ± 2%). La plus grande largeur du test est située un peu en avant du milieu. Le profil est rectangulaire, mais décline en avant du sommet et au bord postérieur lequel est tronqué par la face postérieure verticale. En vue frontale, le test apparaît rectangulaire mais décline vers les flancs, lesquels sont très arrondis à l'ambitus. Le sillon frontal est étroit, possède des arrondis, non saillants à la face supérieure ; il échancre profondément l'ambitus (PS/LL # 5,5% ± 0,7%, 13 spécimens mesurés). La ligne ocellaire antérieure est légèrement antérieure (AX/LL # 42% ± 2%, 16 spécimens mesurés). Le périprocte occupe la moitié supérieure de l'étroite face postérieure (HP/HH # 49% ± 4%, 12 spécimens mesurés). Le péristome s'ouvre au tiers antérieur du test et présente une orientation oblique vers l'avant (BB/LL # 32% ± 3%, n = 17). A noter que les jeunes spécimens (3 spécimens de 7,2 mm, 14,9 et 17,1 mm) présentent un profil plus élevé (HH/LL # 66%), un périprocte plus haut situé (HP/HH # 53%) échançant le bord apical, un péristome moins excentré (BB/LL # 40%), un sillon frontal moins creusé à l'ambitus (PS/LL # 4 %).

*Ambulacres.* Les pétales pairs sont formés de diplopores horizontaux non conjugués. Les branches postérieures sont plus larges que les branches antérieures.

*Architecture.* Le plastron (Fig. 14D) est formé d'un labre cupuliforme, de sternales occupant toute la largeur de l'interambulacre 5. Les épisternales reprennent une disposition bisériée alterne. Les premières plaques anales sont les plaques 5a7 et 5b7. Il existe six plaques préanales et huit plaques anales. L'appareil apical (Fig. 14N) est celui d'un *Pseudholaster*.

*Tuberculation.* La face aborale est recouverte de petits tubercules perforés et crénelés épars. Ils deviennent plus nombreux sous l'ambitus et de chaque côté de la gouttière frontale, où ils sont aussi plus gros.

**Discussion.** Cette espèce ressemble à *P. cenomanensis* avec un nombre de plaques préanales identique, mais elle est de plus petite taille, plus aplatie (HH/LL # 57% contre 63 %), possède un sommet plus central (AX/LL # 42% contre 39%), un sillon frontal large, assez creusé à l'ambitus dont les bords sont arrondis et non saillants à la face aborale. Les pétales pairs sont plus développés avec des diplopores horizontaux et non disposés en chevrons (Fig. 15).

**Répartition stratigraphique et géographique.** Cette espèce est connue au Cénomanien supérieur, Zone à Naviculare, et dans le Turonien inférieur, Zone à Nodosoides de Charente-Maritime. Elle est présente dans le Cénomanien supérieur et le Turonien inférieur de Vendée, gisement de Commequiers. Elle est également retrouvée dans le Cénomanien supérieur d'Espagne, à Los Condemnios, où elle a été nommée *H. suborbicularis* (Villalba Curras & Carretero Moreno, 1979).

## **4. Discussion**

### *4.1. L'Architecture du plastron et son évolution*

Chez les échinides post-paléozoïques, le développement ontogénétique se fait selon deux modalités : par genèse de nouvelles plaques à partir des plaques ocellaires situées au niveau de l'appareil apical et par accroissement tridimensionnel de chacune des plaques préexistantes (Raup, 1968; David, 1979, 1987). Lors du développement post larvaire, le taux

d'insertion de nouvelles plaques tend à diminuer (Devriès, 1957 ; Kier, 1974). Ainsi les deux processus concourent simultanément à l'augmentation de la taille de l'oursin, au moins jusqu'au stade pré-adulte, puis la genèse de nouvelles plaques diminue ou cesse (Kier, 1956 ; Smith, 1984). Il en résulte chez l'adulte un ralentissement de la croissance, laquelle est seulement assurée par l'augmentation de taille des plaques pendant toute la vie de l'oursin. Lors de la genèse d'une nouvelle plaque, celle-ci est ajoutée entre l'ocellaire et l'extrémité apicale des colonnes coronales. Les anciennes plaques sont déplacées radialement en direction adorale. Ainsi, au cours de l'ontogenèse, les plaques orales d'un échinide adulte ont occupé successivement une position adapicale, ambitale puis adorale. Dans la présente étude ontogénétique du plastron de *P. intermedius* le nombre de plaques entre le péristome et le périprocte reste fixé à 15, mais le nombre de plaques intégrées au plastron augmente avec la croissance de l'échinide, passant de six à dix pour des spécimens compris entre 9 et 40 mm. De manière concomitante le péristome s'éloigne de l'appareil apical.

L'étude de l'architecture de *P. intermedius* montre clairement le caractère protosterne du plastron de cette espèce et contredit l'interprétation de Lambert (1893, fig. 7) qui avait dessiné un plastron méridosterne dans ses « études morphologiques sur le plastron des spatangides » pour *P. intermedius*. Sur un plastron méridosterne, le labrum au contour en forme de bouteille entre en contact avec une seule sternale 5b2, de forme rectangulaire. La sternale suivante 5a2, triangulaire, a une taille identique aux épisternales (Fig. 16C). Dans un plastron protosterne, le labre cupuliforme est en contact avec les deux sternales de petite taille dont la forme triangulaire reste de taille et de forme identique aux épisternales (Fig. 16A). La présente étude démontre l'existence chez *P. intermedius* d'un type architectural original, non encore décrit et nommé ici « labrotaxien » : le labrum conserve une forme cupuliforme et reste en contact avec les deux sternales par l'intermédiaire d'une digitation postérieure, comme dans le plastron protosterne, mais la sternale 5b2 est différenciée, car elle occupe presque toute la largeur de l'interambulacre (Fig. 16B). Casey (1960, p. 260) avait d'ailleurs insisté sur la disposition tout à fait particulière du labre et des sternales de l'espèce *P. cantianus* nov. sp Smith & Wright, 2003. Il avait ainsi créé le genre *Labrotaxis* pour cette espèce, qui a depuis été mis en synonymie avec le genre *Pseudholaster* (Smith & Wright 2003, p. 448). Cette apomorphie des plaques sternales est ici nommée « labrotaxienne » en l'honneur de Casey qui est le premier à avoir souligné ce type d'architecture plastronale.

Maczynska (1986), réétudiant la morphologie de *P. intermedius* à partir de spécimens conservés pour la plupart au MNHN (collection stratigraphique et comparative, collections d'Orbigny, Cotteau et Lambert) observa à la fois l'architecture protosterne et méridosterne conduisant au caractère variable de l'architecture des plaques plastronales chez cette espèce. La présente étude, et notamment l'examen des spécimens du MNHN, montre au contraire que l'architecture du plastron est constante. L'erreur d'interprétation de Maczynska (1986) provient sans doute de difficultés d'observation des limites de plaques plastronales. Toutes les figures de Maczynska (1986) montrent d'ailleurs le contour cupuliforme, typique du labre des *Pseudholaster*, la digitation au contact de la deuxième sternale étant souvent difficile à visualiser. L'erreur de représentation de l'architecture du plastron a malheureusement été reprises par de nombreux auteurs (Mortensen, 1950 ; Devriès, 1960 ; David, 1988) biaisant l'interprétation des relations phylogénétiques au sein des Holasteridae.

Dans l'interambulacre 5, le caractère fixe du nombre de plaques comprises entre le péristome et le périprocte, et par voie de conséquence le nombre fixe de préanales, permet, lorsque cet élément est visible, d'aider à l'identification des espèces de *Pseudholaster* (Tab. 10). En effet, le nombre de plaques préanales se réduit au cours de l'évolution du genre. Ainsi, l'espèce la plus ancienne, *P. intermedius*, possède 15 plaques entre le péristome et le périprocte, dont huit préanales ; les espèces albiennes ne comportant que 14 plaques dont sept

préanales. Puis, au Cénomaniens, *P. cenomanensis* et *P. neraudeaui* nov. sp. ne possèdent que 13 plaques dont six préanales.

#### 4.2. Variation morphologique et clés d'identification des espèces de *Pseudholaster*

Cette étude, réalisée uniquement sur des spécimens adultes, met en évidence une grande variation de forme entre les espèces étudiées comme le montre le tableau comparatif des indices de forme (Tableau 11). La comparaison des indices de forme permet de facilement séparer cinq espèces : *Pseudholaster bicarinatus*, *P. latissimus*, *P. sequanicus*, *P. intermedius* et *P. suborbicularis* (Fig. 17A et 17B).

Ainsi, *P. intermedius* associe un périprocte situé très haut, un péristome sub-médian, et un sillon frontal peu creusé. *P. bicarinatus* est plus large que long, avec un périprocte bas, un péristome très antérieur et possède l'apex le plus médian et le sillon frontal le plus creusé ; *P. latissimus* est également plus large que long, avec le profil le plus aplati ; *P. suborbicularis* possède l'axe ocellaire antérieur le plus antérieur, le périprocte très haut et le sillon frontal le moins profond à l'ambitus ; enfin *P. sequanicus* est l'espèce au test le plus élevée avec un périprocte assez haut, un péristome très antérieur et un sillon frontal très creusé à l'ambitus. Les espèces *P. cenomanensis* et *P. perezi* ont des indices de forme assez proches, néanmoins le premier possède un profil latéral plus rectangulaire, un axe ocellaire antérieur plus excentré vers l'avant, un sillon frontal plus creusé. Le second est plus aplati et arrondi. *P. neraudeaui* nov. sp., dont l'architecture plastronale est identique à celle de *P. cenomanensis*, s'en éloigne par sa plus petite taille, sa forme plus aplatie, son axe ocellaire antérieur plus médian et son sillon moins profond non caréné. Il en résulte les clés de détermination présentées dans le Tableau 12.

Concernant les *Pseudholaster* de l'étage Cénomaniens (*P. cenomanensis*, *P. sequanicus* et *P. neraudeaui* sp. nov.) en se fondant uniquement sur les caractères architecturaux, c'est-à-dire la présence de six plaques préanales, on pourrait interpréter la variabilité morphologique comme l'expression d'un polytypisme. Ainsi, on pourrait parler de l'espèce polytypique *P. cenomanensis* et de ses multiples expressions phénotypiques : forme « *sequanicus* », forme « *tricarinatus* », forme « *neraudeaui* ». Cette variabilité est bien connue chez d'autres genres d'échinides comme les *Micraster* et les *Echinocorys* au Sénonien chez qui la forme générale est plus variable que l'architecture du squelette. Néanmoins, elle pourrait aussi correspondre à une période de spéciation majeure favorisée par la modification des habitats avec apparition de nouvelles niches écologiques au cours de l'ennoiement de la plate-forme continentale pendant la transgression cénomaniens.

Par ce travail, le nombre d'espèces nominales du genre *Pseudholaster* a été réduit à sept en France. L'étude de Smith & Wright (2003) sur les *Pseudholaster* d'Angleterre comptait également sept ou huit espèces, dont cinq sont communes aux deux domaines géographiques : *P. bicarinatus*, *P. latissimus*, *P. sequanicus* et *P. suborbicularis* et *P. cenomanensis*, présentes de l'Albien au Cénomaniens.

#### 4.3. Paleobiogéographie.

Cette étude met en évidence l'expansion géographique progressive du genre *Pseudholaster* au cours du Crétacé inférieur de l'Europe de l'Ouest. Le genre apparaît au passage Valanginiens-Hauteriviens dans le Bassin rhodano-vocontien avec l'espèce *P. intermedius* (Clavel in Debrand-Passard, 1984), retrouvée dans des faciès détritiques caractéristiques de milieux ciralittoraux (argiles silteuses, grés, argiles marneuses, gaize, calcaires bioturbés avec glauconie, nodules phosphatisés et ferruginisés). Lors de la transgression valanginiens, se forme à partir de la Mésogée, branche de la Téthys, un golfe peu profond de direction sud-est, nord-ouest ennoyant progressivement le Bassin parisien où l'espèce est fréquente dans les Calcaires à Spatangues (Courtinat et al., 2006 ; Saucède et al., 2012 ; Benetti et al., 2013). On la retrouve, dans l'Hauteriviens inférieur du Jura (Clavel,

1989), en Suisse et en Allemagne, elle est absente du Nord-Ouest de l'Europe où les dépôts d'âge Hauterivien manquent. Dans la péninsule Ibérique, elle est signalée dans le Néocomien des Baléares et de la province d'Alicante (Devriès, 1972).

A l'Aptien l'espèce *P. prestensis* est rare, retrouvée dans le Barrémien inférieur et l'Aptien du Jura français et suisse et dans le Bassin rhodano-vocontien. Elle est aussi présente dans l'Aptien d'Espagne. La première apparition de *P. latissimus* est signalée dans les sables verts de l'Aube (Bassin parisien), maintenant attribués à l'Aptien supérieur (Zone à *Hypacanthoplites milletioides*) (Colleté, 2010). Mais l'espèce est surtout fréquente à l'Albien dans le Bassin anglo-parisien. En Angleterre, où l'Aptien est bien représenté (Île de Wight, Kent, Surrey) d'autres espèces sont présentes *P. benstedii* et *P. caseyi* (Smith & Wright, 2003).

A l'Albien, la poursuite de la transgression met en communication la Méditerranée et la Mer Arctique, c'est-à-dire les domaines téthysien et boréal (Matrion et Colleté *in* Colleté, 2010). Une diversification du genre *Pseudholaster* intervient à cette époque, favorisée par l'envasement de la plate-forme continentale et la formation de nouveaux habitats. Les espèces colonisent les milieux circalittoraux, où elles sont associées aux spatanges. Le Bassin parisien, où les dépôts d'âge albien sont bien représentés, voit l'apparition des espèces *P. bicarinatus*, *P. suborbicularis* et *P. latissimus* dans les faciès détritiques de l'Albien de Normandie, de l'Aube et de l'Yonne. Elles occupent les mêmes étages dans le Sud-Ouest de l'Angleterre (Smith & Wright, 2003), où la diversification des *Pseudholaster* se poursuit avec les espèces *P. declivus* (Lambert, 1917), *P. cantianus* (Casey, 1960), *P. depressus* Smith & Wright, 2003, *P. blackdownensis* Smith & Wright, 2003. *P. perezi* a une répartition limitée à l'Albien du Jura franco-suisse et du Bassin rhodano-vocontien. Enfin, à l'Albien le genre *Pseudholaster* semble absent d'Espagne et du Portugal.

*P. suborbicularis* persiste au Cénomaniens dans le Bassin anglo-parisien, mais deux nouvelles espèces apparaissent : *P. sequanicus* et *P. cenomanensis*. La forte élévation du niveau marin au Cénomaniens permet la communication entre le Bassin parisien et le Bassin aquitain par le Seuil du Poitou, seuls émergent les Massifs armoricain et central (De Wever, *in* Colleté, 2010). Cette communication peut expliquer la présence de certaines espèces communes aux deux domaines comme *P. cenomanensis*. Le genre n'est plus présent au Turonien dans le Bassin parisien, où il sera remplacé par le genre *Protocardia* Smith & Wright, 2003 (Dudicourt, 2005) dont le plastron dérive de celui du genre *Pseudholaster*, avec un labre ancestral cupuliforme, mais la perte de contact avec la sternale 5a2 (Fig. 16D). Dans le Bassin aquitain, la dernière espèce connue *P. neraudeaui* nov. sp. disparaît au Turonien inférieur. Cette disparition du genre *Pseudholaster* peut s'expliquer par la modification de l'habitat avec augmentation importante de la tranche d'eau lors de la transgression turonienne.

## Remerciements.

Je remercie particulièrement le Professeur Néraudeau, qui m'a fourni la documentation et les précieux conseils pour mener à bien ce travail. Merci à ses étudiants, croisés au fil des années et qui m'ont permis de progresser dans l'utilisation des outils informatiques et statistiques. Un grand merci à mes amis professionnels et amateurs qui m'ont fourni des conseils et l'abondant matériel d'étude : Frédéric Boutin, Catherine Crosnier, Nicolas Cottard, Philippe Courville, Christian Marignac, Brigitte Martinez, Philippe Nicolleau, Thomas Saucède, Loïc Villiers. Mes remerciements vont à feu Maria Ménard qui a dégagé avec patience les populations de *P. intermedius* ayant servi à l'étude ontogénétique du plastron. Enfin, je remercie mes deux reviewers, Thomas Saucède et Loïc Villiers pour leurs nombreux conseils qui m'ont permis d'améliorer la qualité de cet article.

## Références

- Agassiz, L., 1836. Prodrôme d'une Monographie des Radiaires ou Echinodermes. Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel 1, 168-199.
- Agassiz, L., 1840. Catalogus Systematicus Echinodermatum fossilium Musei Neocomiensis, secundum ordinem zoologicum dispositus ; adjectis synonymis recentioribus, nec non stratis et locis in quibus reperiuntur. Sequuntur characteres diagnostici generum novorum vel minus cognitorum. Petitpierre Neuchâtel, 20 p.
- Agassiz, L., 1839-40. Description des Echinodermes fossiles de la Suisse. 1 - Spatangoïdes et Clypeasteroides. Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Neuchâtel 3(3), 1-101 (1839) ; 2- Cidarides. Loc. cit. 4, (2), 1-108
- Agassiz, L., Desor, E., 1846-47. Catalogue raisonné des familles, des genres et des espèces de la classe des Echinodermes. Annales des Sciences Naturelles 3eme Série, Zoologie, 6 (1846), 306-374; 7 (1847), 129-168; 8 (1847), 5-35 et 355-380.
- Benetti, S., Saucède, T., David, B., 2013. Fossil echinoid (Echinoidea, Echinodermata) diversity of the Early Cretaceous (Hauterivian) in the Paris Basin (France). ZooKeys 325, 65–75.
- Brongniart, B. G., 1822. Sur quelques terrains de Craie hors du Bassin de Paris. In: Cuvier, Recherches sur les Ossements fossiles 2, 316-337.
- Brongniart, A., 1823. Mémoire sur les terrains de sédiment calcaréo-trappéens du Vicentin et sur quelques terrains d'Italie, de France, d'Allemagne, etc. qui peuvent se rapporter à la même époque. Levrault, Paris, 86 p.
- Bucaille, E., 1872. Description et étude des Echinides Fossiles du département de la Seine-Inférieure. Bulletin de la Société géologique de Normandie 1, 1-136.
- Carretero Moreno, M.E., 1982. Estudios Paleontologia del Cretacico de la Serrania de Cuenca y de la Cordillera Central. Thèse Université Complutense Madrid (inédit)
- Casey, R., 1960. A new echinoid from the lower Cretaceous (Albien) of Kent. Palaeontology 3, 260-264.
- Cayeux, L., de Villoutreys, O., 1961. Répartition des échinides des étages Albien, Vraconien, et des zones remaniées du Cénomaniens inférieur du Bec de Caux. Bulletin de la Société géologique de Normandie 51, 1-13.
- Colleté, C., (Coord.) 2010. Stratotype Albien. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Biotope, Mèze, BRGM Orléans, 332 p.
- Cotteau, G., 1851. Catalogue méthodique des échinides recueillis dans l'étage néocomien du département de l'Yonne. Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne, 5, 1-7.
- Cotteau, G., Triger, V., 1855-1869. Echinides du département de Sarthe considérés au point de vue zoologique et stratigraphique. Baillièrre et Fils, Paris, 455 p.
- Cotteau, G., 1857-1878. Etudes sur les Echinides fossiles du département de l'Yonne. Tome II. Terrain Crétacé. Baillièrre, Paris, 511 p.
- Courtinat, B., Ferry, S., Courtinat, S., 2006. Les kystes de dinoflagellés des Argiles Ostréennes du Bassin de Paris, France. Revue de Micropaléontologie 49, 11–19.
- David, B., 1979. Les *Toxaster* (échinides, Spatangoïdes) de l'Eocrétacé subalpin de Castellane: Ontogénie, Systématique, Biostratigraphie, Paléoécologie. Thèse de Géologie, Université de Franche-Comté, 183 p. (Inédit).
- David, B., 1987. Echinides, ontogénèse et évolution. Bulletin de la Société de Sciences Naturelles Ouest France, Hors Série 9.

- David B., 1988. Origins of the deep-sea holasteroid fauna. In: Paul, C.R.C., Smith A.D. (Eds.), Echinoderm phylogeny and evolution biology, Clarendon Press, Oxford, 331-346.
- David, B., Laurin, B., 1991. L'ontogenèse complexe du spatangue *Echinocardium cordatum* : un test des standards des trajectoires hétérochroniques. *Géobios* 24, 569-583.
- Debrand-Passard, S., (collectif) 1984. Synthèse géologique du sud-est de la France. Volume 1 Stratigraphie et paléogéographie. Texte de synthèse coordonné par Serge Debrand-Passard S., Courbouleix S., Lienhardt M.J. Mémoire du Bureau de recherches géologiques et minières 125, 615 p.
- Desor, E., 1858. Synopsis des Echinides fossiles. Reinwald, Paris, 490 p.
- Devriès, A., 1955. Note sur le Genre *Heteraster*. Bulletin de la Société Géologique de France 6, 5, 315-323.
- Devriès, A., 1960. Contribution à l'étude de quelques groupes d'Echinides fossiles d'Algérie (*Toxaster*, *Heteraster*, Phymosomatidés). Publication du service de la carte géologique Algérie, nouvelle série 44, 46-88.
- Devriès, A., 1972. Contribution à l'étude des Echinides fossiles d'Espagne. Bulletin des Sciences de la Terre de l'Université de Poitiers 12, 3-60.
- Dubois Montpereux, F. de, 1843. Voyage autour du Caucase. Paris, 6, 461 p.
- Dudicourt J.C., 2005. Révision de *Cibaster bourgeoisanus* (d'Orbigny, 1853) et de la position du genre *Cibaster* Pomel, 1883 au sein des Holasteroidea. *Annales de Paléontologie*, 91, 153-166.
- Durham, W., Melville, R. V., 1957. A Classification of echinoids. *Journal of Paleontology* 31, 242-272.
- Gauthier, V., 1889. Description des Echinides fossiles recueillis en 1885 et 1886 sur des Hauts-Plateaux de la Tunisie par M. Philippe Thomas. Exploration scientifique de la Tunisie, Impimerie nationale, Paris, 116 p.
- Goldfuss, A., 1826-1833. Petrefacta Germaniae. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der Angränzenden Länder, unter Mitwirkung des Herrn Grafen Georg zu Münster, herausgegeben von August Goldfuss. Band 1 (1826-1833), Divisio prima. Zoophytorum reliquiae, pp. 1-114 ; Divisio secunda Radiarorum reliquiae, p. 115-221 [Echinodermata], Arnz and Co., Düsseldorf.
- Gras, A., 1848. Description des oursins fossiles du département de l'Isère. Bulletin de la Société de Statistique des Sciences Naturelles et des Arts Industriels du département de l'Isère 4, 289-380.
- Forbes, E., 1850. On *Cardiaster*, a new genus of Cretaceous Echinidae, allied to *Holaster*. *Annals and Magazine of Natural History* Série 2, 6, 442-444.
- Jaccard, S.A., 1869. Description géologique du Jura Vaudois et Neuchâtelois et de quelques districts adjacents du Jura Français et de la Plaine Suisse : (supplément). Beiträge zur geologischen Karte der Schweiz, Lif. VI & VII, Pts 1-4 & supp.
- Juignet, P., 1974. La transgression crétacée sur la bordure orientale du Massif armoricain. Aptien, Albien, Cénomaniens de Normandie et du Maine. Le stratotype du Cénomaniens. Thèse de doctorat Université de Caen, 2 tomes, 806 p. (Inédit)
- Juignet, P., Lebert, A., 1987. Notice explicative, feuille La Ferté-Bernard. BRGM Ed., Orléans. Carte géologique de France (1/50 000), n°323.
- Kier, P.M., 1956. Separation of interambulacral columns from the apical system in the Echinoidea. *Journal of Paleontology* 30, 971-974.

- Kier, P.M., 1974. Evolutionary Trends and Their Functional Significance in the Post-Paleozoic Echinoids. The Paleontological Society, Memoir 5, 1-95.
- Lambert, J., 1892. Recherches sur les Echinides de l'Aptien de Grandpré. Bulletin de la Société Géologique de France Série 3, 20, 38-100.
- Lambert, J., 1893. Etudes morphologiques sur le plastron des Spatangides. Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne 46, 55-98.
- Lambert, J., 1917. Notes sur quelques Holasteridae. Bulletin de la Société des Sciences historiques et naturelles de l'Yonne 70, 191-223.
- Lambert, J., Jeannot, A., 1928. Nouveau catalogue des moules d'échinides fossiles du Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel. Sous la direction de L. Agassiz & E. Desor. Mémoire de la Société Helvétique de Sciences Naturelles 64, 79-233.
- Lambert, J., Thiéry, P., 1909-1925. Essai de nomenclature raisonnée des Echinides. Librairie L. Ferrière, Chaumont, 607 p.
- Lasseur, E., 2015. Stratigraphie et Paléogéographie du Cénomaniens dans le bassin Parisien, in Morel, N., (coord.). Stratotype Cénomaniens. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Biotope, Mèze, 384 p.
- Leske, N.G., 1778. Jacobi Theodori Klein Naturalis dispositio Echinodermatum, edita et descriptionibus novisque inventis et synonymis acutorum aucta. Beer, Lipsiae, 278 p.
- Loriol, P. (de), 1873. Echinologie helvétique. Description des oursins fossiles de la Suisse. Deuxième partie, Echinides de la période Crétacée. In : Pictet, F.J. (Coord.), Matériaux pour la paléontologie Suisse, Georg, Geneva, 398 p.
- Lovén, S., 1883. On *Pourtalesia*. A genus of Echinoidea. Kongl Boktryckeriet, Stockholm, 95 p.
- Maczynska, S., 1986. History and morphology of *Holaster intermedius* L. Agassiz (Echinoidea) from the Neocomian of West Europe. Prace Muzeum Ziemi, 38, 129-134.
- Quenstedt, 1872-1874. Petrefactenkunde Deutschlands. 1 Abt, 3 Bd. Echinodermen (Echiniden). Leipzig, 719 p.
- Morel, N., (coord.) 2015. Stratotype Cénomaniens. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, Biotope, Mèze, 384 p.
- Moore, R.C., 1966. Treatise on invertebrate paleontology. Part U; Echinodermata 3. Geological Society America, University of Kansas Press, Volume 2.
- Mortensen, T., 1950. A monograph of the Echinoidea. Volume 1: Spatangoida. Reitzel, Copenhagen, 432 p.
- Néraudeau, D., 1990. Ontogenèse, Paléoécologie et Histoire des *Hemiaster*, échinides irréguliers du Crétacé. Thèse Université de Bourgogne, 194 p. (Inédit).
- Néraudeau, D., Moreau, P., 1989. Paléoécologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomaniens nord-aquitain (Charente-Maritime, France). Géobios 22, 293-324.
- Orbigny, A., (d'), 1854-1860. Paléontologie Française. Description des animaux invertébrés. Terrain Crétacé. Echinoides irréguliers, Volume 6. Masson, Paris, pp. 1-96 (1854), pp. 97-272 (1855), pp. 273-352 (1856), pp. 353-384 (1857), pp. 385-400 (1858), pp. 401-432 (1859), pp. 433-596 (1860).
- Pomel, A., 1883. Paléontologie et description des animaux fossiles de l'Algérie : Zoophytes, 2ème fascicule : Echinodermes. Généralités et Classification méthodique et Genera des échinides vivants et fossiles. Adolphe Jourdan, Alger, 132 p.
- Pomel, A., 1883. Généralités et Classification méthodique et Genera des échinides vivants et fossiles. Adolphe Jourdan, Libraire-Editeur, Alger, 120 p.
- Quenstedt, 1872-1874. Petrefactenkunde Deutschlands. 1 Abt, 3 Bd. Echinodermen (Echiniden). Leipzig, 719 p.

- Rat, P., Magniez-Janin, F., Chateauf, J-J, Damotte R., Destombes P., Fauconnier, D., Feuillée, P., Manivit, H., Mongin D & Odin, G., 1979. L'Albien de l'Aube. Les stratotypes français 5, C.N.R.S., Paris, 446 p.
- Raup, D.M., 1968. Theoretical morphology of echinoid growth. *Journal of Paleontology* 42(2), supplement 5, 50-63.
- Raup, D. M., Stanley, S.M., 1978. *Principles of Paleontology*. Second Edition, Freeman & Co. San Francisco, 388 p.
- Saucède, T., Dudicourt, J.C., Courville, P., 2012. Description of two fossil echinoids (Echinodermata, Echinoidea) from the Early Hauterivian (Early Cretaceous) of the Paris Basin (France). *Zootaxa* 3512, 75-88.
- Sismonda, E., 1843. *Memoria Geo-Zoologica Sugli Echinidi Fossili del Contado Di Nizza*. Torino, Stamperia Real., 71 p.
- Smith, A.B., 1984. Echinoid Palaeobiology. *Special Topics in Palaeontology*, Allen & Unwin, 190 p.
- Smith, A.B., Jeffery, C.H., 2000. Maastrichtian and Palaeocene echinoids: a key to world faunas. *Special Papers in Palaeontology* 63, 1-406.
- Smith, A.B., Paul, C.R.C., Gale, A.S., Donovan, S.K., 1988. Cenomanian and Lower Turonian echinoderms from Wilmington, South-east Devon, England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology)* 42, 1-245.
- Smith, A.B., Wright, C.W., 2003. British Cretaceous Echinoids. Part 7, Atelostomata, 1. Holasteroidea. *Monograph of the Palaeontographical Society*, London, pp. 440-568.
- Villalba Curras, M. P., Carretero Moreno, M. F., 1979. Avance del estudio de la Paleontología del Cretácico de « Los Condemios (Guadalajara) ». *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Geológica* 77, 67-90.
- Villalba Curras, M.P., 1993. *Revisión de los equinidos del Cretácico inferior y medio español*. Thèse de la Universidad Complutense de Madrid, 568 p. (Inédit)
- Wright, T., 1864-1882. A monograph on the British fossil. Echinodermata from the Cretaceous Formations. I : The Echinoidea. *Palaeontographical Society Monographs*, 371 p.

## Légendes des Figures

### Figure Captions

Fig. 1. Dessin à la chambre claire du plastron protosterne d'un spécimen de *Pseudholaster suborbicularis* (Brongniart, 1822) avec numérotation des plaques selon le schéma de Lovén. Barre d'échelle = 1cm.

*Camera lucida drawing of a protosternous plastron of Pseudholaster suborbicularis (Brongniart, 1822) with plate numbering according to Lovén's diagram. Scale bar = 1cm.*

Fig. 2 - A-C. Comparaison d'une population de *P. intermedius* adultes de l'Hauterivien de Baudonvilliers, Meuse avec le type de Goldfuss et avec des populations d'autres gisements de France. A : distance trivium-bord antérieur sur longueur du test. B : distance base du périprocte-base de l'oursin sur la longueur du test. C : profondeur du sillon frontal à l'ambitus sur la longueur du test.

*A-C. Comparison of an adult P. intermedius Hauterivian population from Baudonvilliers, Meuse, with the Goldfuss type and with population from other sites in France. A: distance between trivium-anterior edge along the length of the test. B: distance base-lower edge of the periproct along the length of the test. C: depth of the frontal sulcus at the ambitus along the length of the test.*

Fig. 3 - A-B. Distribution des valeurs de largeur du test de populations de *P. intermedius* (Hauterivien). A : Nancy, formes juvéniles et adultes. B : Baudonvilliers, formes uniquement adultes.

A-B. Population distribution histograms of the Hauterivian *P. intermedius*. A: from Nancy, juvenile and adult form. B: from Baudonvilliers, adult form only.

Fig. 4 - A-C. Etude de la croissance d'une population de *P. intermedius* de l'Hauterivien de Nancy, Haute-Marne, comportant des juvéniles. Les courbes de régression logarithmique mettent en évidence l'allométrie de croissance chez les juvéniles et préadultes. A : distance bord antérieur-trivium sur longueur du test. B : distance base-bord inférieur du périprocte sur la longueur du test. C : distance bord antérieur-bord postérieur du péristome sur longueur du test.

A-C. Study of the growth of a population of *P. intermedius* from the Hauterivian of Nancy, Haute-Marne, including juveniles. The logarithmic regression curves show the growth allometry in juveniles and pre-adults. A: distance between trivium-anterior edge along the length of the test. B: distance base-lower edge of the periproct along the length of the test. C: distance anterior edge to posterior edge of the peristome along the length of the test.

Fig. 5. *Pseudholaster intermedius* (Münster in Goldfuss, 1829) - A-D. Spécimen n°1, (LL= 39,3 mm, LA= 37,7 mm), collection Dudicourt, Hauterivien de Baudonvilliers, Meuse. A, vue apicale, B, vue de profil, C, vue antérieure, D, vue postérieure. E. vue des plaques orales du spécimen n°29, (LL= 27,4 mm, LA= 27,5), collection Dudicourt, Hauterivien de Nancy, Haute-Marne. Les aires interambulacraires ont été grisées. F. Dessin à la chambre claire de l'appareil apical (Echelle = 1mm) du spécimen n°2, (LL= 27,9 mm, LA= 27,4 mm), collection Dudicourt, Hauterivien de Baudonvilliers, Meuse. G-J. Juvenile (LL= 8,6 mm, LA = 8 mm), collection Dudicourt, de Hauterivien de Nancy, Haute-Marne. G, vue apicale, H, vue orale, I, profil, H, vue postérieure (Echelle 0,5 cm). *Pseudholaster prestensis* (Desor, 1873). K-O. Topotype EM13079, de l'Aptien de la Presta, Suisse (LL= 36 mm, LA= 37 mm). K, vue apicale, L, profil, M, vue antérieure, N, vue postérieure, O, vue orale avec le dessin des plaques plastronales. Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster intermedius* (Münster in Goldfuss, 1829) - A-D. Specimen n° 1, (LL = 39.3 mm, LA = 37.7 mm), Dudicourt collection, Hauterivian of Baudonvilliers, Meuse. A, apical view, B, profile, C, anterior view, D, posterior view. E. view of oral plates of specimen n° 29, (LL = 27.4 mm, LA = 27.5), Dudicourt collection, Hauterivian of Nancy, Haute-Marne. Interambulacral zones shaded. F. Camera lucida drawing of the apical disc (Scale bar = 1mm) of specimen n° 2, (LL = 27.9 mm, LA = 27.4 mm), Dudicourt collection, Hauterivian of Baudonvilliers, Meuse. G-J. Juvenile (LL = 8.6 mm, LA = 8 mm), Dudicourt collection, Hauterivian from Nancy, Haute-Marne. L, apical view, H, oral view, I, profile, H, posterior view (Scale 0.5 cm). *Pseudholaster prestensis* (Desor, 1873) K-O. Topotype EM13079, Aptian of La Presta, Switzerland (LL = 36 mm, LA = 37 mm). K, apical view, L, profile, M, anterior view, N, posterior view, O, oral view with drawing of plastron plate pattern. Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.

Fig. 6. *Pseudholaster bicarinatus* (Agassiz in Agassiz & Desor, 1847). A-F. *Pseudholaster bicarinatus* MHNLH n°707, (LL= 77,2 mm, LA= 80,6 mm), collection Croisé: A, vue apicale, B, vue postérieure, C, vue antérieure, D, vue de profil, E, vue orale avec détails des plaques, les aires interambulacraires ont été grisées, F, dessin à la chambre claire de l'appareil apical (Echelle = 1mm). G-I, spécimen n°732, (LL= 32,8, LA= 33,3 mm), collection Croisé: G, vue apicale, H, profil, I, vue antérieure (Echelle 2 cm). Les deux spécimens provenant de

l'Albien supérieur du Havre, Seine Maritime, France (Zone à Dispar). Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster bicarinatus* (Agassiz in Agassiz & Desor, 1847). A-F. *Pseudholaster bicarinatus* MNHLH n°707, (LL = 77.2 mm, LA = 80.6 mm), Croisé collection of: A, apical view, B, posterior view, C, anterior view, D, profile, E, oral view with plate details, interambulacral areas have been shaded, F, camera lucida drawing of the apical disc (Scale bar = 1mm). G-I, specimen n°732, (LL = 32.8, LA = 33.3 mm), Croisé collection : L, apical view, H, profile, I, anterior view (Scale bar = 2 cm). Both specimens from the Upper Albian of Le Havre, Seine Maritime, France (Zone à Dispar). Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.

Fig. 7 - A-D - Dessin à la chambre claire des diplopores des ambulacres pairs de *P. bicarinatus* n°707. A: branche postérieure du pétale pair antérieur. B: branche antérieure du pétale pair antérieur. C: branche postérieure du pétale pair postérieur. D: branche antérieure du pétale pair postérieur (Barre d'échelle = 1 mm).

A-D - Camera lucida drawing of diplopores of paired ambulacra of *P. bicarinatus* n°707. A: posterior branch of the anterior paired petal. B: anterior branch of the anterior paired petal. C: posterior branch of the posterior paired petal. D: anterior branch of the posterior paired petal (Scale bar = 1 mm).

Fig. 8. *Pseudholaster latissimus* (Agassiz in Agassiz et Desor, 1847). A-C, F. Spécimen MNHLH n° 911, collection Croisé du (LL= 62,8 mm, LA= 64,9 mm). A, vue apicale, B, dessin à la chambre claire de l'appareil apical (Echelle = 1mm) ; C, vue antérieure, F : dessin à la chambre claire de la face orale. D-E, spécimen n°907, collection Croisé (LL= 62,4, LA= 63,9 mm). D, vue postérieure, E, vue de profil. Les 2 spécimens provenant de l'Albien supérieur du Havre, Seine Maritime, France (Zone à Dispar) (Echelle 1cm). M, vue de profil de la forme *amplus* d'Orbigny, 1854, spécimen de l'Albien de Saint-Floran, Aube (LL= 7,41 cm, LA= 74,5 mm) (Echelle = 1 cm). *Pseudholaster perezii* (Sismonda, 1843). G-J. Spécimen MNHN.F.A23844 (L20264), de l'Albien de Rencurel, Isère, (LL et LA= 35,5 mm). G, vue apicale, H, vue de profil, I, vue postérieure, J, vue antérieure. L, dessin à la chambre claire de l'appareil apical de MNHN.F.R67384, Albien d'Escragnoles, Alpes Maritimes, collection Requin (Echelle = 1mm). K : dessin à la chambre claire de la face orale du spécimen MNHN.F. A23841 (L20261) (LL et LA = 20,2 mm), Albien de La Lubi Mons, Var. Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster latissimus* (Agassiz in Agassiz et Desor, 1847) - A-C, F. Specimen MNHLH n° 911, Croisé collection (LL = 62.8 mm, LA = 64.9 mm). A, apical view, B, camera lucida drawing of the apical disc (Scale bar = 1mm); C, anterior view, F: camera lucida drawing of the oral surface. D-E, specimen n°907, Croisé collection (LL = 62.4, LA = 63.9 mm). D, posterior view, E, profile. The 2 specimens from the Upper Albian of Le Havre, Seine Maritime, France (Zone à Dispar) (Scale 1cm). M, profile view of the *amplus* form of d'Orbigny, 1854, specimen from the Albian of Saint-Floran, Aube (LL = 7.41 cm, LA = 74.5 mm) (Scale = 1 cm). *Pseudholaster perezii* (Sismonda, 1843). G-J. Specimen MNHN.F.A23844 (L20264), from the Albian of Rencurel, Isère, (LL and LA = 35.5 mm). L, apical view, H, profile, I, posterior view, J, anterior view. K, camera lucida drawing of the apical disc of MNHN-Sciences de la Terre R67384, Albian of Escragnoles, Alpes Maritimes, collection Requin (Scale bar = 1mm). L: camera lucida drawing of the oral side of specimen MNHN.F.A23841 (L20261), (LL and LA = 20.2 mm), Albian of La Lubi Mons, Var. Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.

Fig. 9. *Pseudholaster suborbicularis* (Defrance in Brongniart, 1822). A-F. Spécimen MHNLH n°726, collection Croisé, (LL= 44,9 mm, LA= 42,2 mm), Albien supérieur (Zone à *Dispar*) du Bec de Caux, Seine Maritime, France. A, vue apicale, B, vue orale, C, profil, D, vue frontale, E, vue postérieure, F, dessin à la chambre claire du plastron du même spécimen, les aires interambulacraires ont été grisées. G, vue apicale du topotype n°5936, collection Dudicourt, Cénomaniens inférieurs (Zone à Mantelli) de Villers sur Mer, Calvados, (LL= 52,7 mm, LA= 48,2 mm). H-J. Spécimen n°724, collection Croisé, (LL et LA= 63 mm), Albien supérieur (Zone à *Dispar*) du Bec de Caux, Seine Maritime, France, H, vue apicale, I, profil, J, dessin à la chambre claire de l'appareil apical, la génitale 2 a été grisée (Echelle = 1mm). K-O. Juvenile n°2152, collection Dudicourt, Albien supérieur (Zone à *Dispar*) de Cauville, Seine Maritime, France, (LL=19,7 mm, LA= 18,8 mm). K, vue apicale, L, vue orale, M, profil, N, vue frontale, O, vue postérieure. Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster suborbicularis* (Defrance in Brongniart, 1822. A-F. Specimen MHNLH n°726, Croisé collection, (LL = 44.9 mm, LA = 42.2 mm), Upper Albian (Zone à *Dispar*) of Bec de Caux, Seine Maritime, France. A, apical view, B, oral view, C, profile, D, frontal view, E, posterior view, F, camera lucida drawing of the plastron of the same specimen, the interambulacral areas have been shaded. G, apical view of topotype n°5936, Dudicourt collection, Lower Cenomanian (Mantelli zone) from Villers-sur-Mer, Calvados, (LL = 52.7 mm, LA = 48.2 mm). H-J. Specimen n°724, Croisé collection, (LL and LA = 63 mm), Upper Albian (*Dispar* Zone) of Bec-de-Caux, Seine-Maritime, France, H, apical view, I, profile, J, camera lucida drawing of the apical disc, genital 2 has been shaded (Scale bar = 1mm). K-O. Juvenile n°2152, Dudicourt collection, Upper Albian (*Dispar* Zone) of Cauville, Seine Maritime, France, (LL = 19.7 mm, LA = 18.8 mm). K, apical view, L, oral view, M, profile, N, frontal view, O, posterior view. Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.

Fig. 10 - A-C. Comparaison biométrique des *Pseudholaster* albiens et de *P. cenomanensis*. A : distance bord antérieur - trivium sur longueur du test. B : distance base - bord inférieur du périprocte sur longueur du test. C : profondeur du sillon frontal à l'ambitus /longueur du test. A-C. *Biometric comparison of Albian Pseudholaster with P. cenomanensis*. A : distance between trivium-anterior edge along the length of the test. B: distance base-lower edge of the periproct along the length of the test. C: depth of the frontal sulcus at the ambitus along the length of the test.

Fig. 11. *Pseudholaster cenomanensis* (d'Orbigny, 1855) - A-D. Spécimen n°8617 de la collection Dudicourt, (LL= 33,4 mm, LA= 31,7), Cénomaniens moyens (Zone à Rhotomagense) de la Vallée, La Perrière, Orne. A, vue apicale, B, profil, C, vue antérieure, D, vue postérieure. E. Dessin à la chambre claire du plastron du spécimen n°421, collection Dudicourt (LL= 30,9), Cénomaniens moyens de Saint-Ulphace, Sarthe. F-J. Spécimen n°110 de la collection Dudicourt (LL= 39,6 mm, LA= 39,3 mm), Cénomaniens inférieurs (Zone à Mantelli) de Gonnevillè, Calvados. F, vue apicale, G, profil, H, vue antérieure, I, vue postérieure, J, vue inférieure. K, vue apicale de l'holotype MNHN.F.R62739 (LL= 11,4 mm, LA = 11 mm) du Cénomaniens inférieurs du Mans, Sarthe. L-M. Spécimen n°5, collection Dudicourt (LL= 18,8 mm, LA= 18 mm), Cénomaniens inférieurs (Zone à Mantelli) de Gonnevillè, Calvados. L, vue apicale, M, profil. N-O. Spécimen n° SU2 de la collection Dudicourt (LL= 25,6 mm, LA= 25 mm), provenant du Cénomaniens inférieurs (Zone à Dixoni) de Saint-Ulphace, Sarthe. N, vue apicale, O, profil. P, dessin à la chambre claire de l'appareil apical du spécimen n°1554 du Cénomaniens moyen, (Zone à Rothomagense) de Saint-Ulphace, 72, (Echelle 1 mm). Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster cenomanensis* (d'Orbigny, 1855)- A-D. Specimen n°8617, Dudicourt collection, (LL = 33.4 mm, LA = 31.7), Middle Cenomanian (Rhomagense zone) from La Vallée, La Perrière, Orne. A, apical view, B, profile, C, anterior view, D, posterior view. E. Camera lucida of the plastron of specimen n ° 421, Dudicourt collection (LL = 30.9), middle Cenomanian of Saint-Ulphace, Sarthe. F-J. Specimen n ° 110 from the Dudicourt collection (LL = 39.6 mm, LA = 39.3 mm), Lower Cenomanian (Mantelli Zone) of Gonneville, Calvados. F, apical view, G, profile, H, anterior view, I, posterior view, J, inferior view. K, apical view of holotype MNHN.F.R62739 (LL = 11.4 mm, LA = 11 mm) from the Lower Cenomanian of Le Mans, Sarthe. L-M. Specimen n°5, Dudicourt collection (LL = 18.8 mm, LA = 18 mm), Lower Cenomanian (Mantelli Zone) of Gonneville, Calvados. L, apical view, M, profile. N-W. Specimen n ° SU2, Dudicourt collection (LL = 25.6 mm, LA = 25 mm), Lower Cenomanian (Dixoni Zone) of Saint-Ulphace, Sarthe. N, apical view, O, profile. P, Camera lucida drawing of the apical disc of specimen n°1554, Middle Cenomanian, (Rothomagense area) from Saint-Ulphace, 72, (Scale bar = 1 mm). Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.

Fig. 12 - A-C. Comparaison des populations de *P. cenomanensis* de Charente-Maritime, de la Sarthe et de Villers sur Mer, Calvados avec *P. sequanicus* et le type de *P. tricarinatus*. A : distance bord antérieur-trivium sur longueur du test. B : distance base-bord inférieur du péripacte sur la longueur du test. C : distance bord antérieur-bord postérieur du péristome sur longueur du test.

A-C. Comparison of *P. cenomanensis* from Charente-Maritime, Sarthe and Villers-sur-Mer, Calvados with *P. sequanicus* and the type of *P. tricarinatus*. A: distance between trivium-anterior edge along the length of the test. B: distance base-lower edge of the periproct along the length of the test. C: distance anterior edge to posterior edge of the peristome along the length of the test.

Fig. 13. *Pseudholaster sequanicus* (Bucaille, 1883) - A, vue apicale du paralectotype MHNR n°080409938(92), collection Bucaille (LL et LA= 52,5 mm). G, dessin à la chambre claire de l'appareil apical du même spécimen (Echelle = 1mm). B, vue apicale du paralectotype MHNR n°080409938(452), collection Bucaille (LL= 46,8 mm, LL= 44 mm). C-F. Paralectotype MHNR n°080409001, collection Bucaille, (LL= 48,6 mm, LA= 48,4 mm). C, vue postérieure, D, vue orale, E, profil, F, vue frontale. Les trois spécimens proviennent du Cénomaniens moyen ou supérieur de la Côte Sainte Catherine, Rouen, Seine Maritime, France. H-J. Spécimen n°8095 (LL= 42,6 mm, LA= 41,3 mm). H, vue apicale, I, vue postérieure, J, profil. K., vue antérieure du spécimen n°119 (LL= 50,4 mm, LA= 50,6). Les deux spécimens de la collection Dudicourt, provenant du Cénomaniens inférieur (Zone à *Mantelli*) de Villers sur Mer, Calvados. *Pseudholaster cenomanensis* forme *tricarinatus* (Lambert, 1917). L-N. Holotype MNHN.F.A23751 (L20172), (LL= 32, 2 mm, LA= 31,2 mm), Cénomaniens inférieur (Zone à *Mantelli*), Villers-sur-Mer, Calvados. L, vue apicale, M, vue antérieure, N, profil. O-Q. Spécimen n°5939 de la collection Dudicourt, (LL= 34,4 mm, LA= 34,3 mm), Cénomaniens inférieur (Zone à *Mantelli*), de Houlgate, Calvados. O, vue apicale, P, vue antérieure, Q, profil. Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster sequanicus* (Bucaille, 1883) - A, apical view of paralectotype MHNR n°080409938 (92), Bucaille collection (LL and LA = 52.5 mm). G, camera lucida drawing of the apical disc of the same specimen (Scale bar = 1mm). B, apical view of paralectotype n°080409938 (452) MHNR, Bucaille collection (LL = 46.8 mm, LL = 44 mm). C-F. Paralectotype MHNR n ° 080409001, Bucaille collection, (LL = 48.6 mm, LA = 48.4 mm). C, posterior view, D, oral view, E, profile, F, frontal view. The three specimens come from the

*middle or upper Cenomanian of Côte Sainte Catherine, Rouen, Seine-Maritime, France. H-J. Specimen n°8095 (LL = 42.6 mm, LA = 41.3 mm). H, apical view, I, posterior view, J, profile. K., anterior view of specimen no.119 (LL = 50.4 mm, LA = 50.6). The two specimens from the Dudicourt collection, Lower Cenomanian (Mantelli Zone) of Villers-sur-Mer, Calvados. Pseudholaster cenomanensis tricarinatus (Lambert, 1917). L-N. Holotype MNHN.F. A23751 (L20172), (LL = 32.2 mm, LA = 31.2 mm), from the Lower Cenomanian (Mantelli Zone), Villers-sur-Mer, Calvados. L, apical view, M, anterior view, N, profile. O-Q. Specimen n°5939, Dudicourt collection, (LL = 34.4 mm, LA = 34.3 mm), Lower Cenomanian (Mantelli Zone), from Houlgate, Calvados. O, apical view, P, anterior view, Q, profile. Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.*

Fig. 14. *Pseudholaster neraudeaui* nov. sp. - A-C. Holotype Géoscience Rennes IGR-23241 (LL= 31,7 mm, LA= 31,1 mm) collection Dudicourt, Cénomaniens supérieur G2, Port-des-Barques, Charente-Maritime. A, vue apicale, B, profil, C, vue postérieure. D, dessin à la chambre claire des plaques de la face orale (les aires interambulacraires ont été grisées) du spécimen n°1082 (LL= 32,5 mm, LA=31,1 mm), collection Nicolleau, Cénomaniens supérieur de Commequiers, Vendée. E-I. Paratype Géoscience Rennes IGR-23242 (LL= 14,9 mm, LA= 13,6), collection Néraudeau Faculté de Rennes, Cénomaniens supérieur G2, Port-des-Barques, Charente-Maritime. E, vue apicale, F, profil, G, vue postérieure, H, vue orale, I, vue antérieure. J-M. Paratype IGR-23243 (LL= 26,1 mm, LA= 25,5 mm), collection Néraudeau Faculté de Rennes, Cénomaniens supérieur, La Vallée, Charente-Maritime. J, vue apicale, K, profil, L, vue postérieure, M, vue antérieure. N, dessin à la chambre claire de l'appareil apical (Echelle 1mm) du paratype IGR-232... (LL= 21,2 mm, LA= 20,5 mm), collection Néraudeau du Cénomaniens supérieur G2, Piphrez, lieu dit Grand-Jean, Charente-Maritime. Sauf indication spécifique, barre d'échelle = 1 cm.

*Pseudholaster neraudeaui* sp. nov. - A-C. Holotype Géoscience Rennes IGR-23241 (LL = 31.7 mm, LA = 31.1 mm) Dudicourt collection, Upper Cenomanian G2, Port-des-Barques, Charente-Maritime. A, apical view, B, profile, C, posterior view. D, camera lucida drawing of the oral surface plates (the interambulacral areas have been shaded) of specimen n°1082 (LL = 32.5 mm, LA = 31.1 mm), Nicolleau collection, Upper Cenomanian of Commequiers, Vendée. E-I. Paratype Géoscience Rennes IGR-23242 (LL = 14.9 mm, LA = 13.6), Néraudeau collection, Upper Cenomanian G2, Port-des-Barques, Charente-Maritime. E, apical view, F, profile, G, posterior view, H, oral view, I, anterior view. J-M. Paratype IGR-23243 (LL = 26.1 mm, LA = 25.5 mm), Néraudeau collection University of Rennes, Upper Cenomanian of La Vallée, Charente-Maritime. J, apical view, K, profile, L, posterior view, M, anterior view. N, camera lucida drawing of the apical adisc (Scale 1mm) of paratype IGR-23260 (LL = 21.2 mm, LA = 20.5 mm), Néraudeau collection of the Upper Cenomanian, G2, Piphrez, lieu dit Grand-Jean, Charente -Maritime. Unless otherwise specified, scale bar = 1 cm.

Fig. 15 - A-C. Comparaison biométrique entre la population de *P. neraudeaui* nov. sp. et les populations de *P. cenomanensis* du Cénomaniens moyen et inférieur. A : distance bord antérieur-trivium sur longueur du test. B : hauteur sur longueur du test. C : profondeur du sillon frontal à l'ambitus sur la longueur du test.

A-C. Biometric comparison of the species *P. neraudeaui* sp. nov. and *P. cenomanensis*. A: distance between trivium-anterior edge along the length of the test. B: height over length of the test. C: depth of the frontal sulcus at the ambitus along the length of the test.

Fig. 16 – A-D. Types de plastron. A : plastron protosterne de *Collyrites dorsalis*. B : plastron labrotaxien de *Pseudholaster bicarinatus*. C : plastron méridosterne de *Holaster nodulosus*. D : plastron pseudolabrotaxien de *Cibaster bourgeoisanus*.

*A-D. Plastron plate pattern. A : protostern plastron of Collyrites dorsalis. B : labrotaxian plastron of Pseudholaster bicarinatus. C : meridostern plastron of Holaster nodulosus. D : pseudolabrotaxian plastron of Cibaster bourgeoisanus.*

Fig. 17 - A-F. Comparaison biométrique des différentes espèces de *Pseudholaster* de France. A : largeur sur longueur du test. B : hauteur sur longueur du test. C : distance bord antérieur-trivium sur longueur du test. D : distance base-bord inférieur du périprocte sur la longueur du test. E : distance base-bord inférieur du périprocte sur la hauteur du test. F : distance bord antérieur-bord postérieur du péristome sur longueur du test.

*A-F. Biometric comparison between the different species of Pseudholaster from France. A: width over length of the test. B: height over length of the test. C: distance between trivium-anterior edge along the length of the test. D: distance base-lower edge of the periproct along the length of the test. E: distance between base and lower edge of the periproct over the height of the test. F: distance anterior edge to posterior edge of the peristome along the length of the test.*

## **Légendes des Tableaux**

### ***Table Captions***

Tableau 1. Tableau des espèces étudiées dans cette étude, avec leur provenance et l'étage où elles peuvent être récoltées.

*Studied Pseudholaster species with sampling location and stage.*

Tableau 2. Définition des mesures linéaires et indices de forme utilisés.

*Linear measurements and calculated shape indices.*

Tableau 3. Liste des spécimens de *Pseudholaster intermedius* étudiés, selon leurs précédentes attributions génériques.

*List of studied specimens of "Holaster" intermedius and their previous generic assignment.*

Tableau 4 : nombre de plaques de l'interambulacre 5 chez *P. intermedius* en fonction de la taille.

*Plate number in interambulacrum 5 in P. intermedius as a function of size.*

Tableau 5. Liste des spécimens de *P. perezii* étudiés.

*List of studied specimens of P. perezii.*

Tableau 6. Liste des spécimens de *P. suborbicularis* étudiés.

*List of studied specimens of P. suborbicularis.*

Tableau 7. Liste des spécimens de *P. cenomanensis* étudiés.  
*List of studied specimens of P. cenomanensis.*

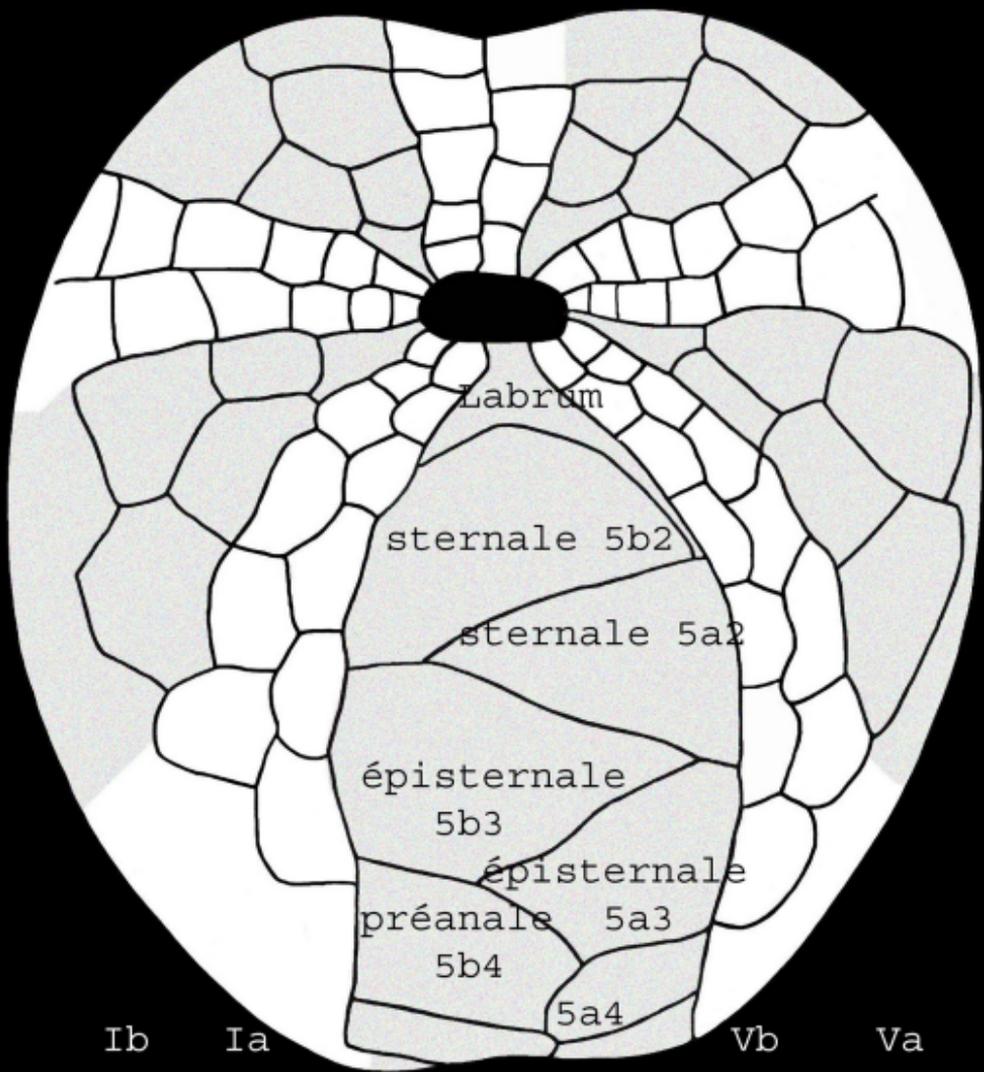
Tableau 8. Liste des spécimens de *P. sequanicus* étudiés.  
*List of studied specimens of P. sequanicus.*

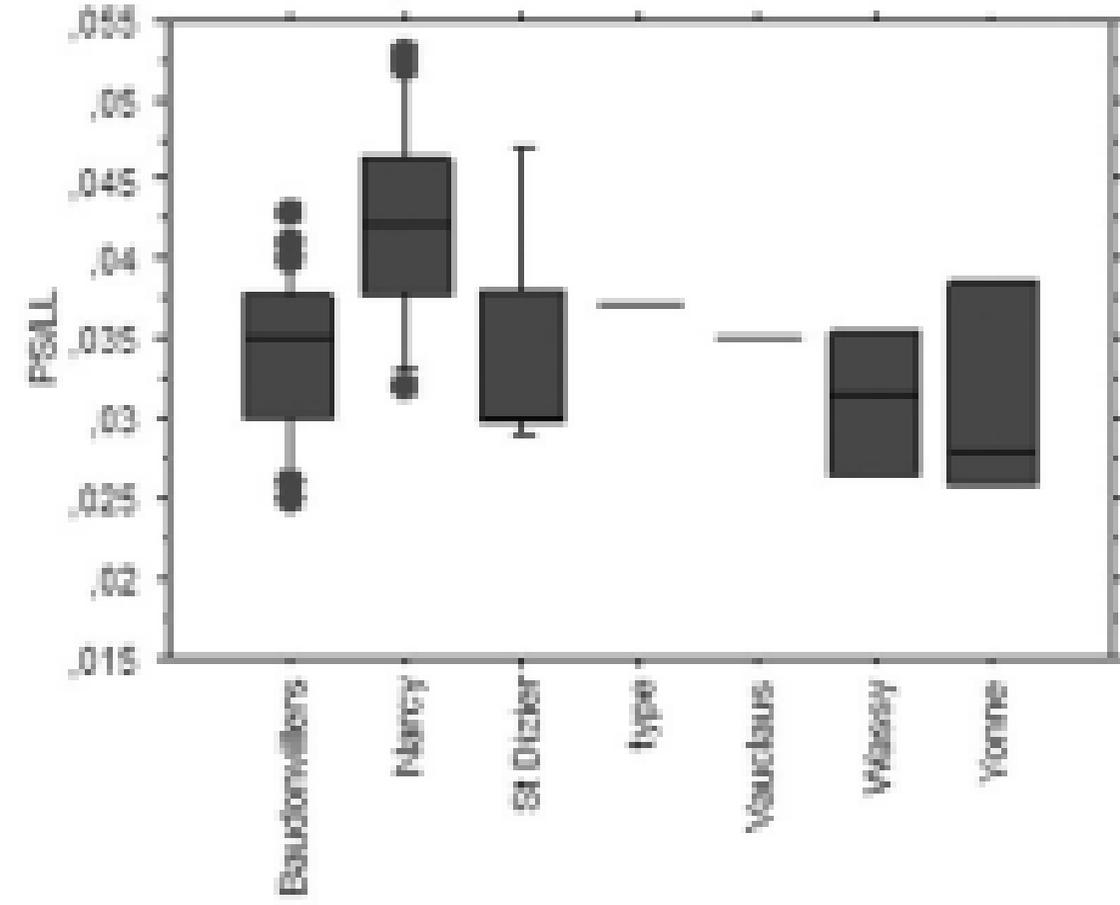
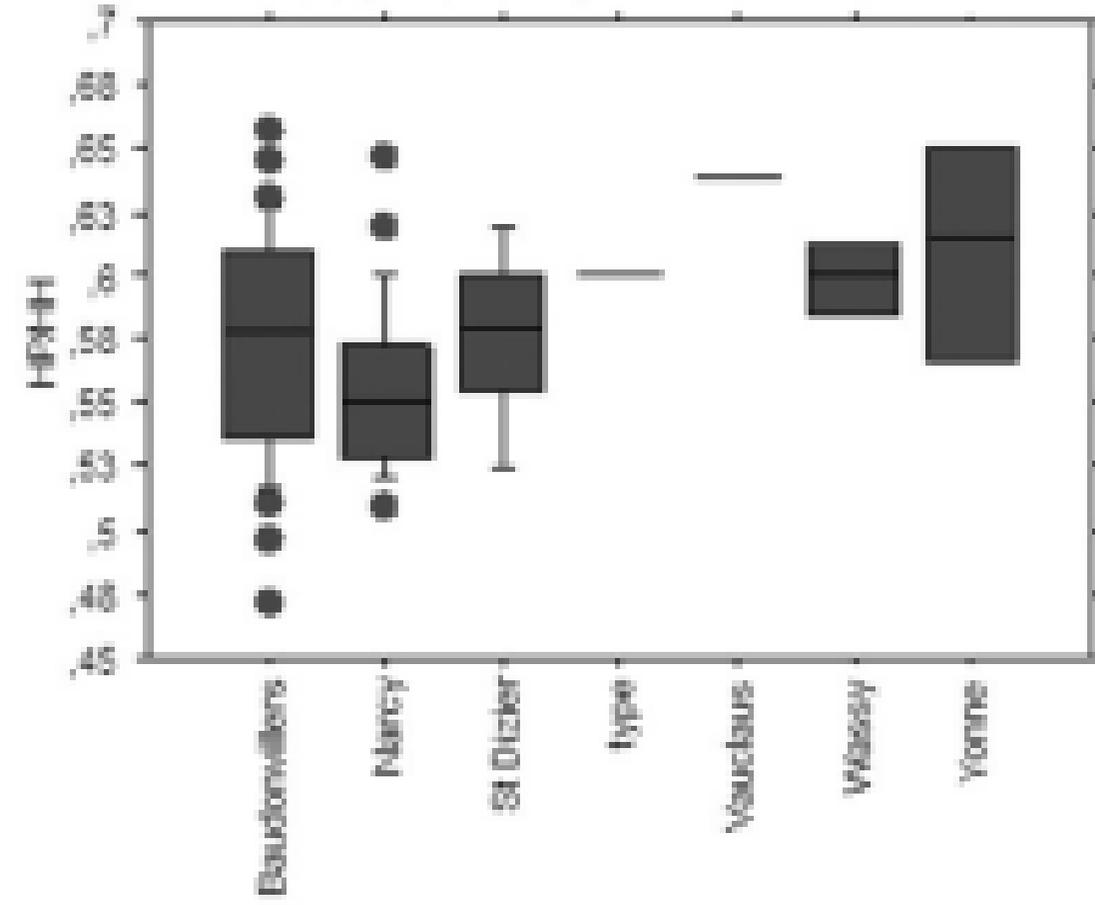
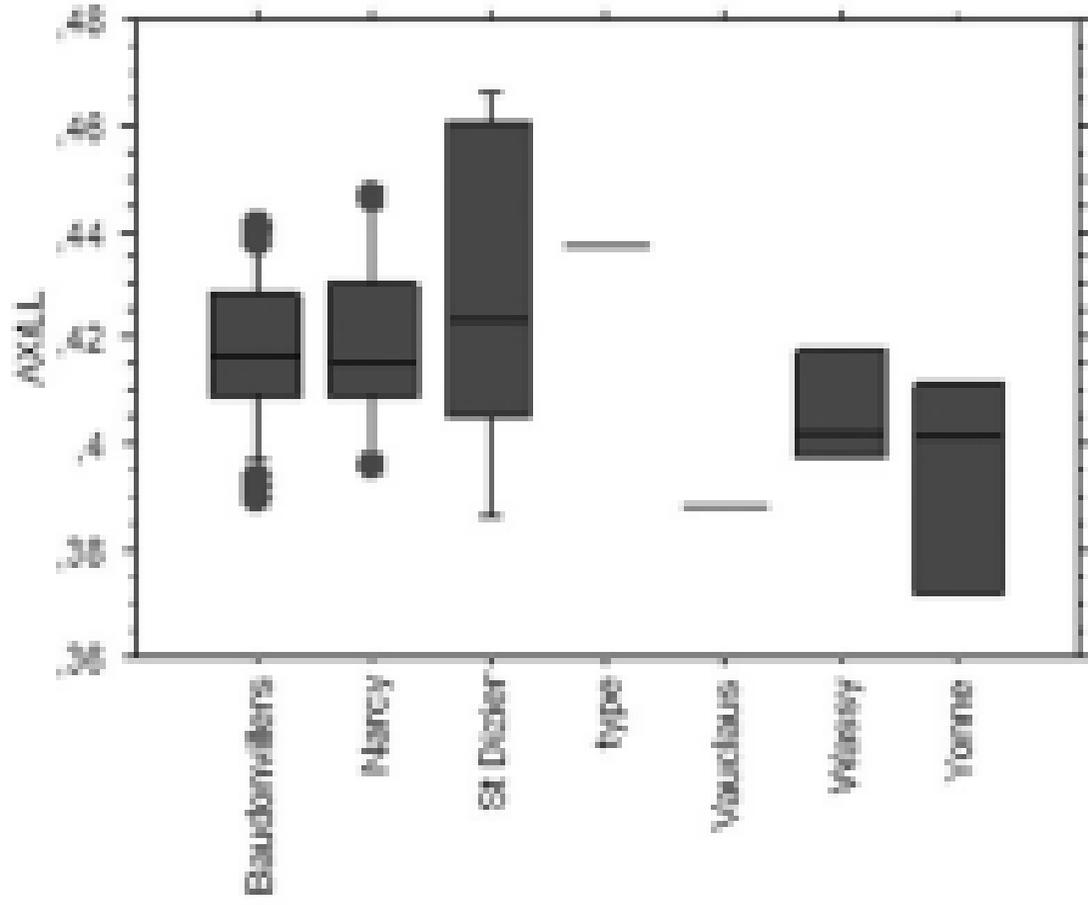
Tableau 9. Liste des spécimens de *P. neraudeaui* nov. sp. étudiés.  
*List of studied specimens of P. neraudeaui nov. sp.*

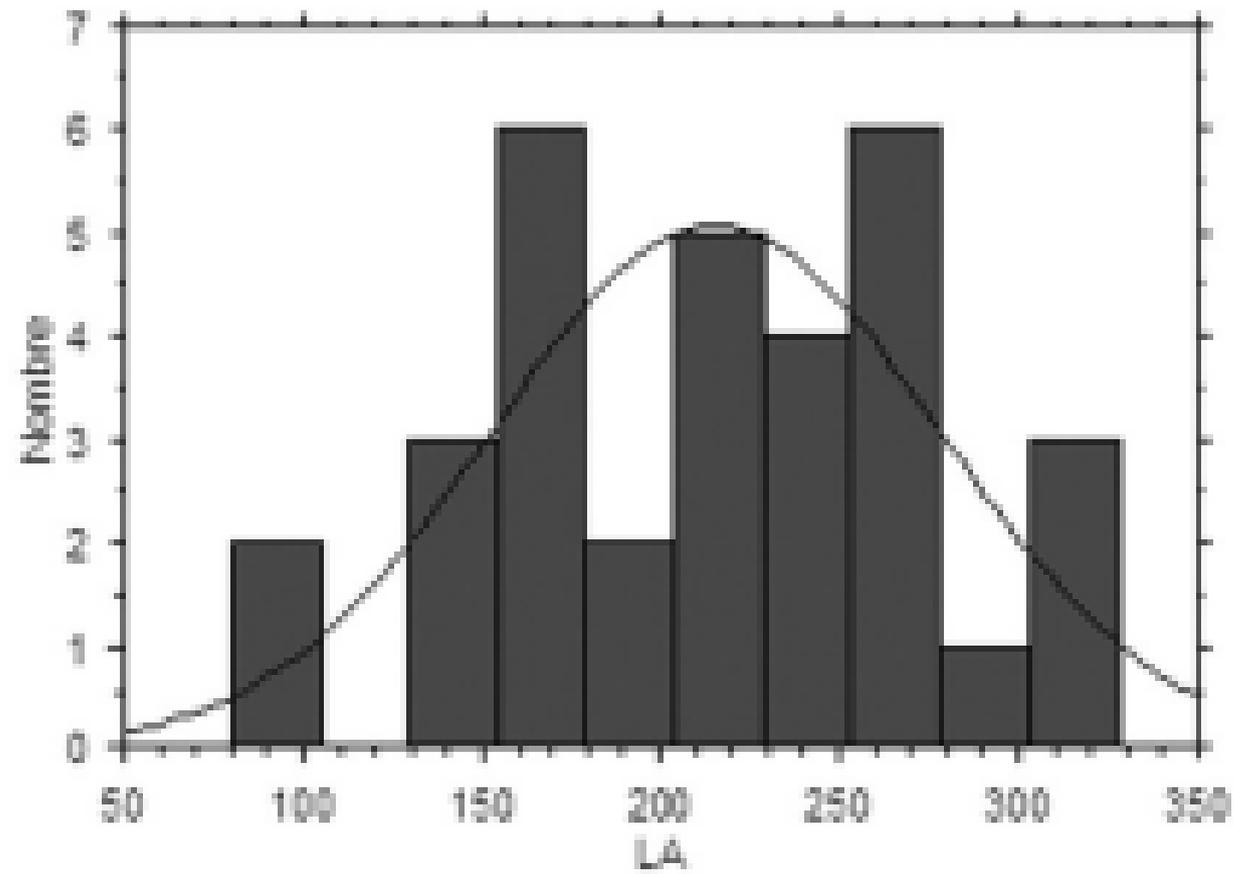
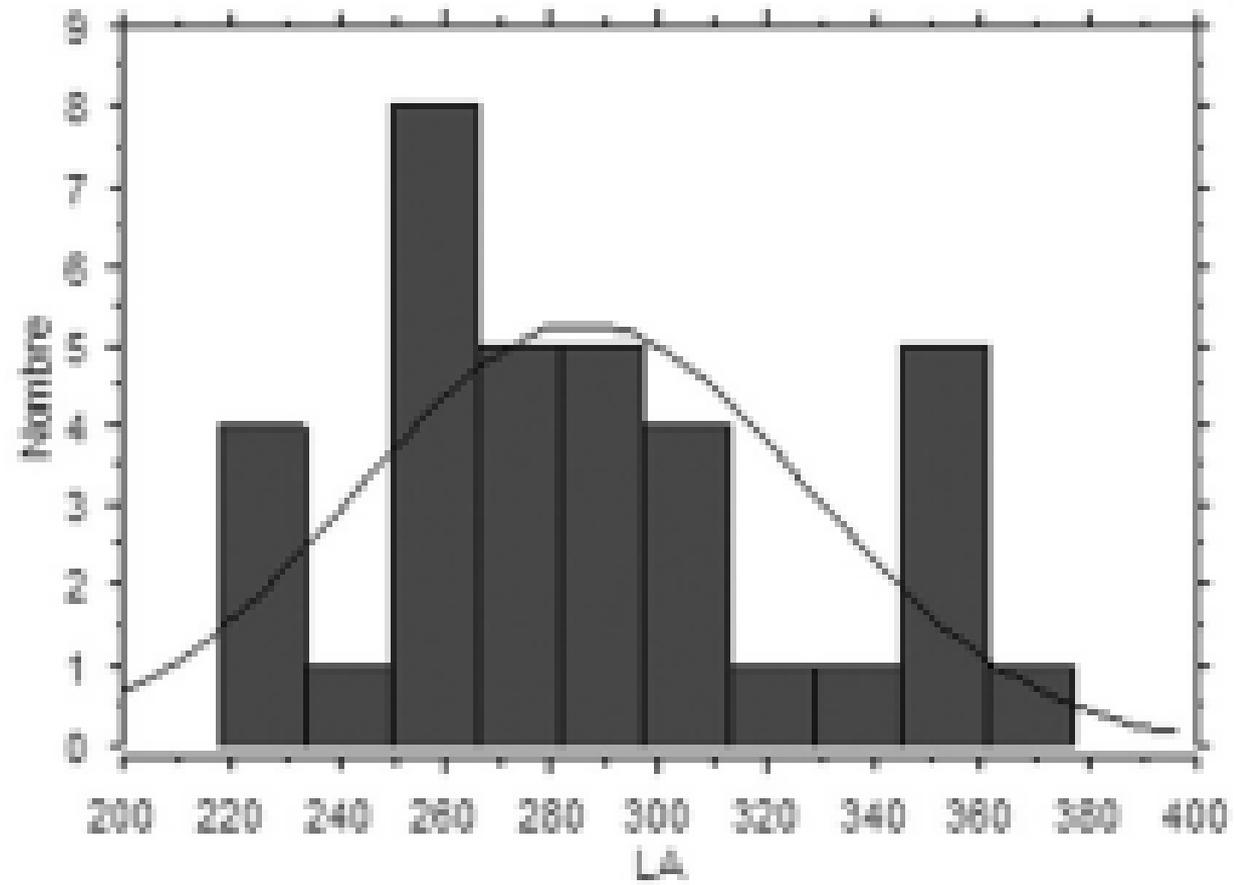
Tableau 10 : architecture des plaques des faces orale et postérieure, chez les espèces de *Pseudholaster* de France.  
*Plate architecture of oral and posterior sides, in Pseudholaster species from France.*

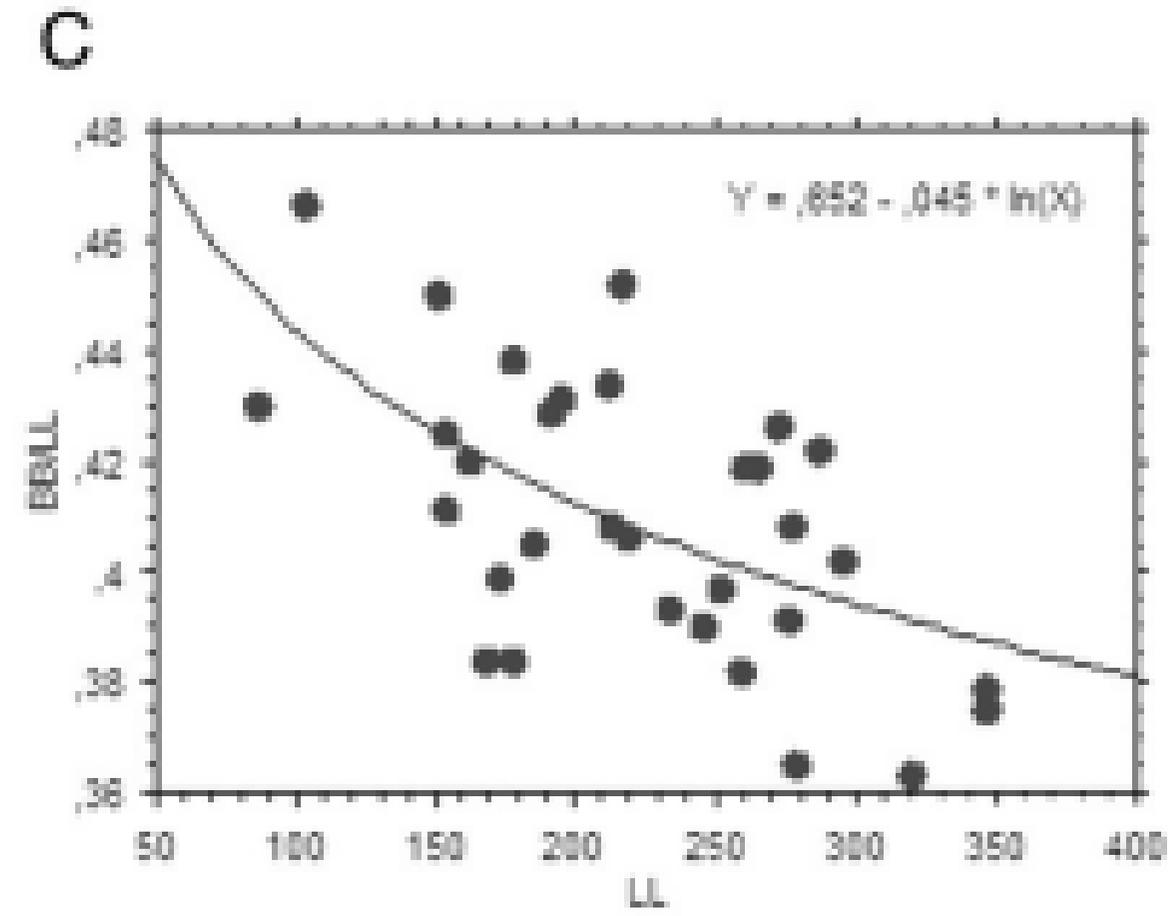
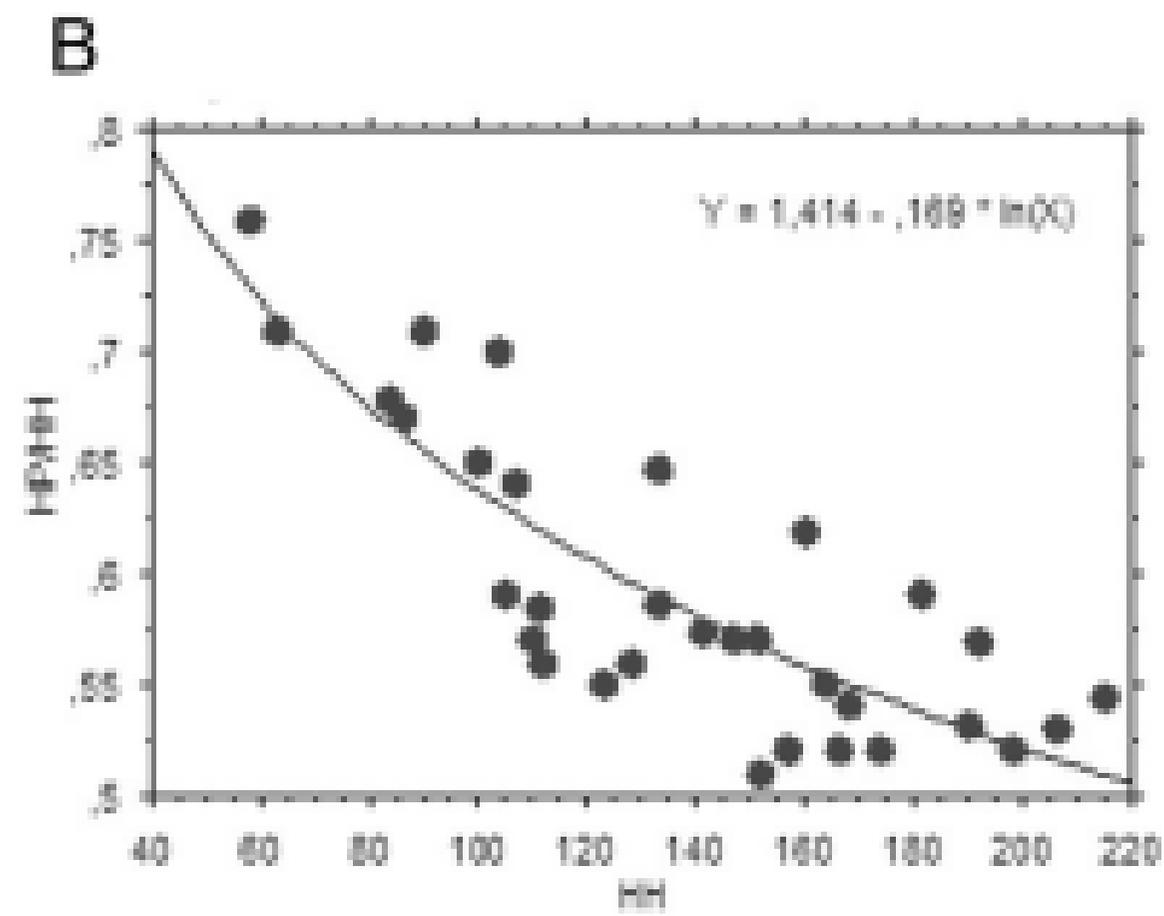
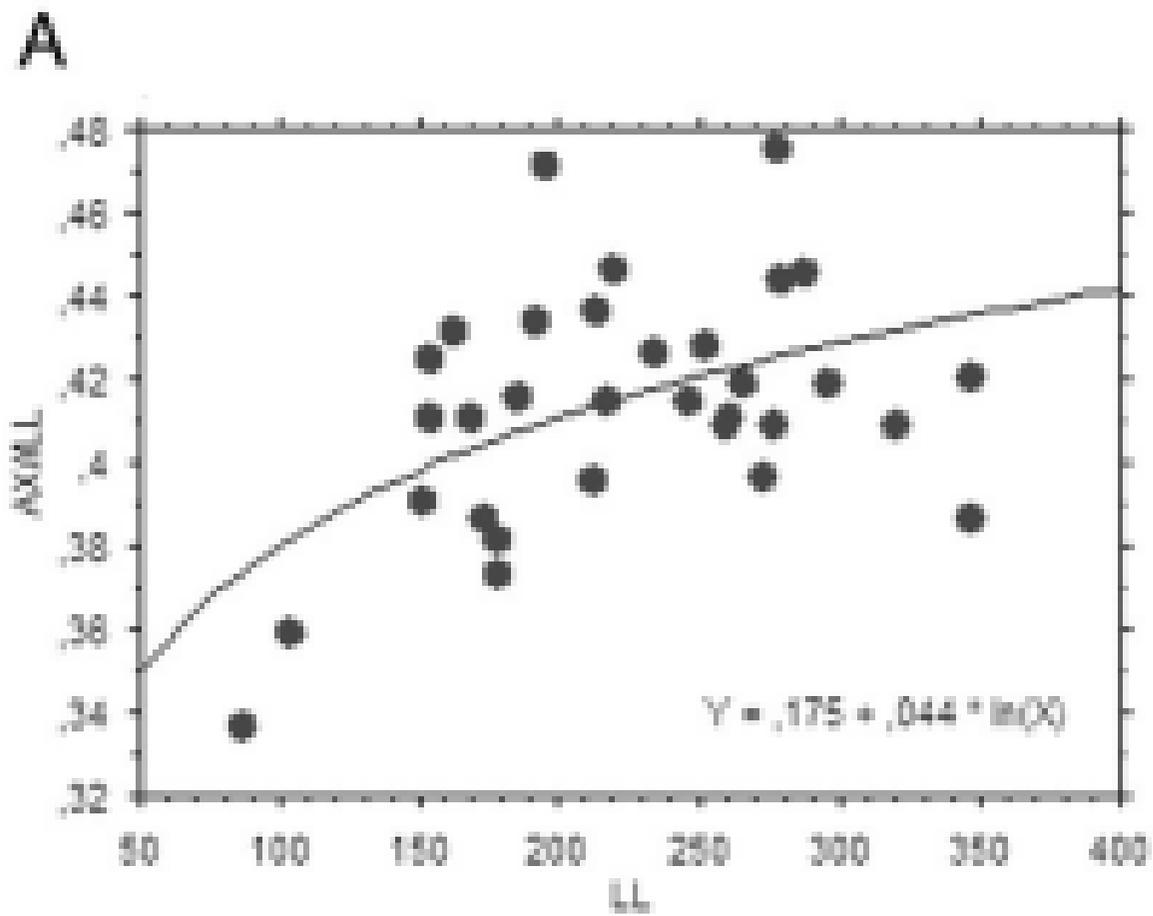
Tableau 11. Tableau comparatif des indices de forme des différences espèces de *Pseudholaster* étudiées (spécimens adultes).  
*Comparative table of shape indices between the different studied Pseudholaster species (adult specimens).*

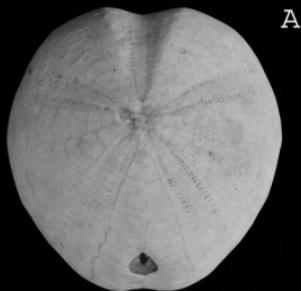
Tableau 12. Clé diagnostique des espèces de *Pseudholaster*.  
*Diagnostic key for Pseudholaster species.*



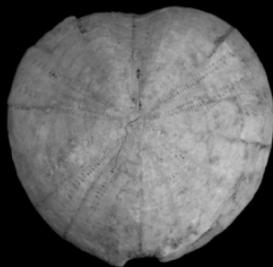


**A****B**





A



K



F



B



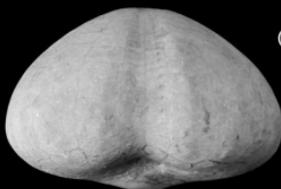
G



L



C



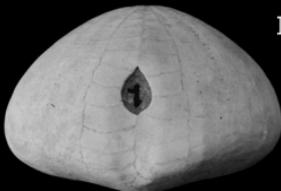
H



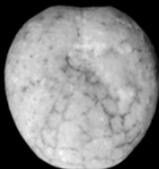
M



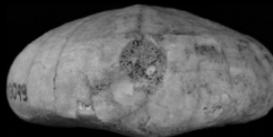
D



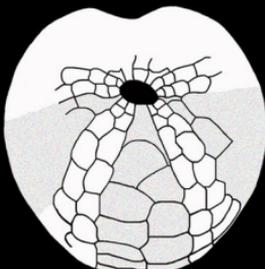
I



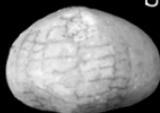
N



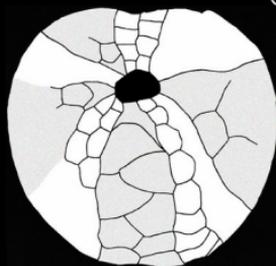
E

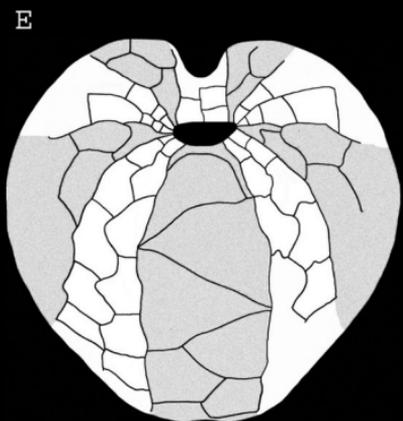
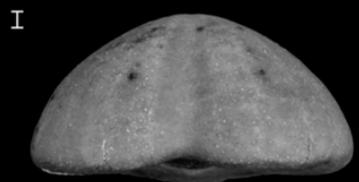
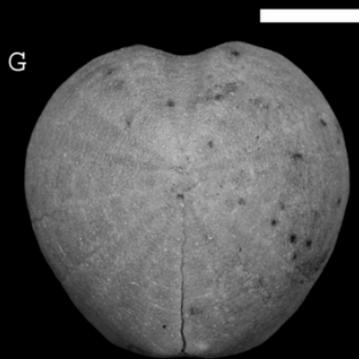
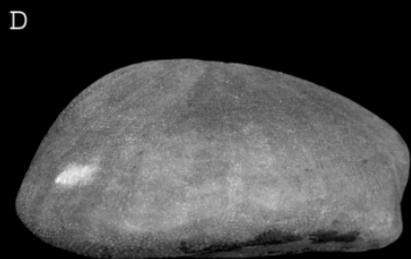
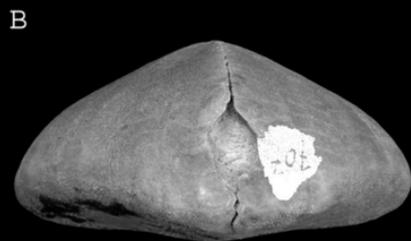
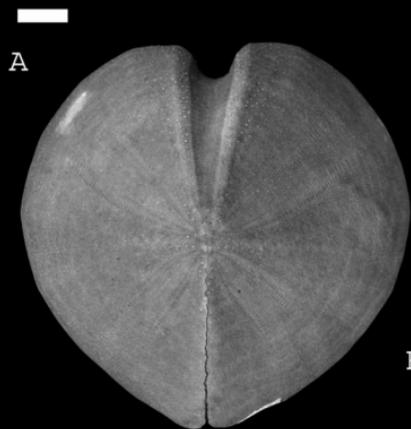


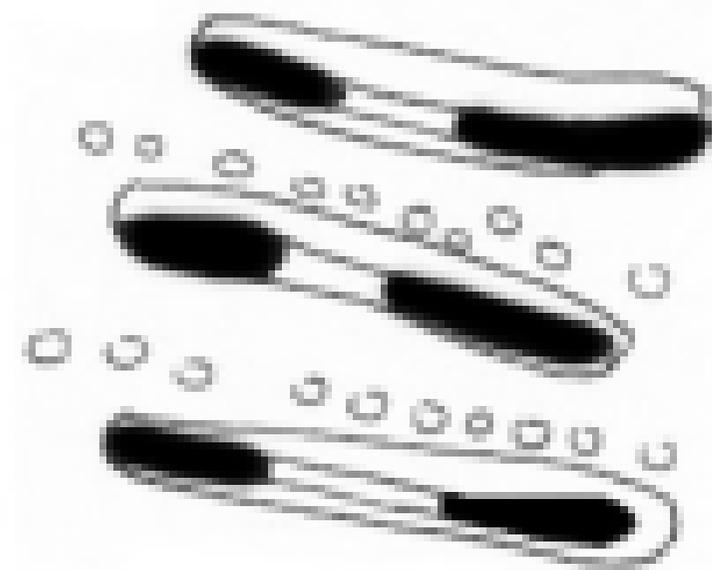
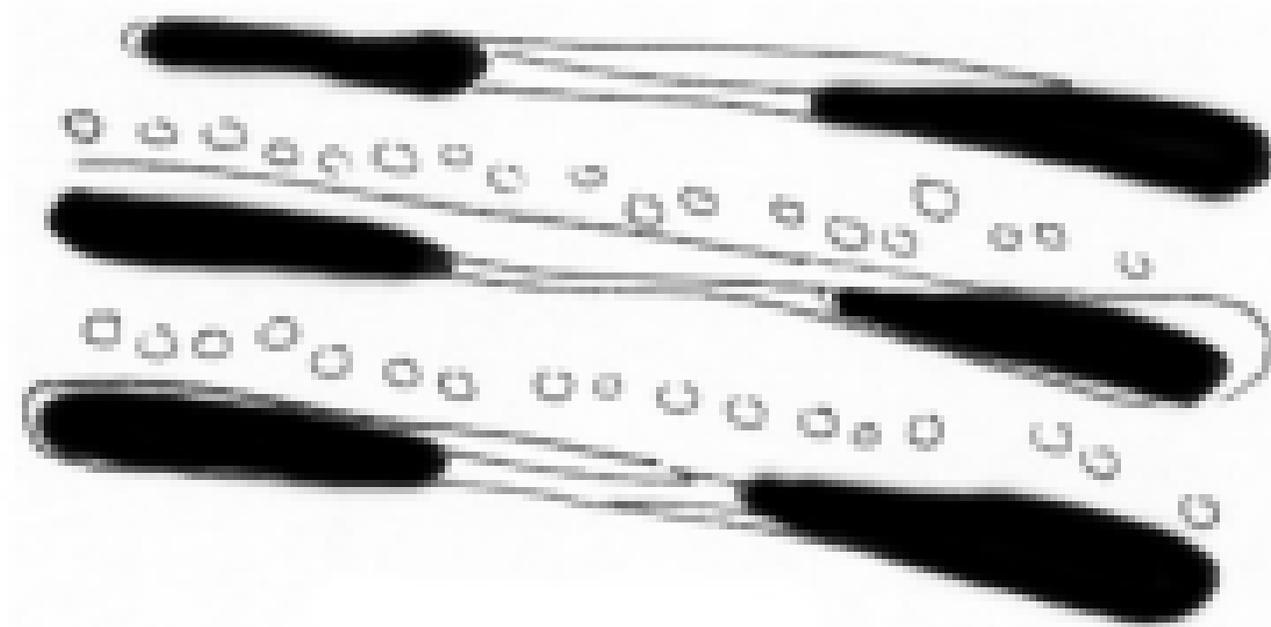
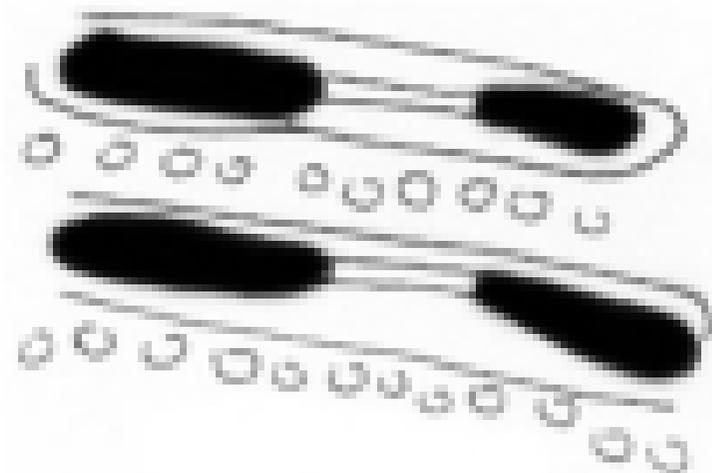
J

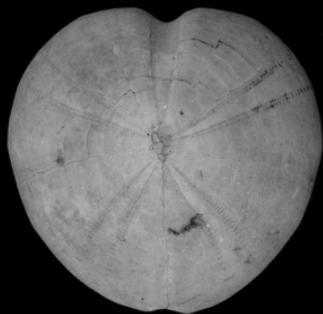


O

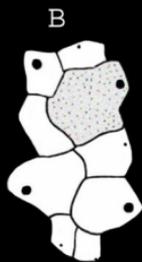




**A****B****C****D**



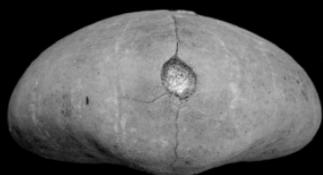
A



B



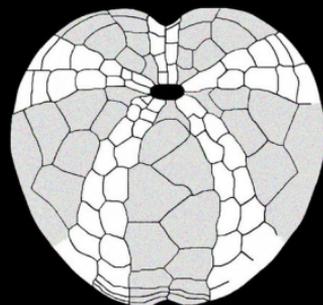
C



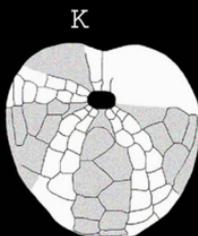
D



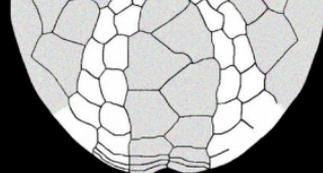
E



F



K



L



G



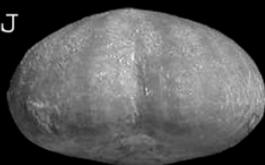
H



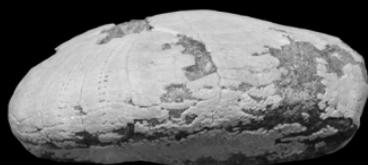
I

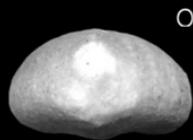
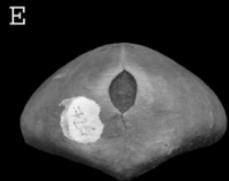
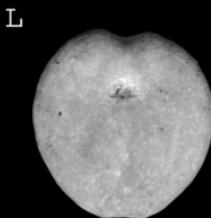
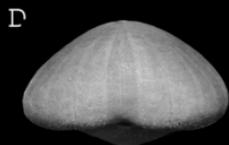
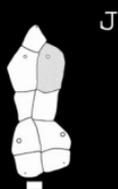
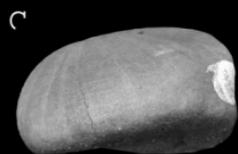
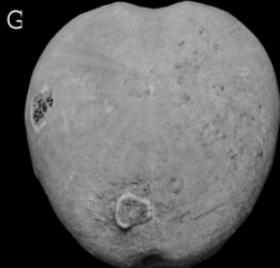
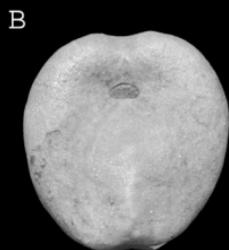
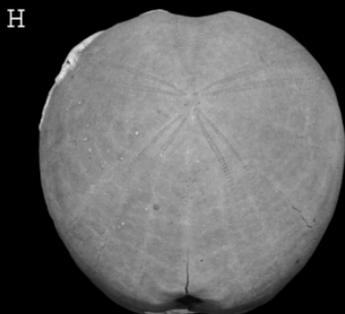
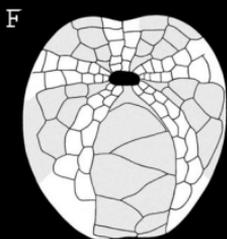


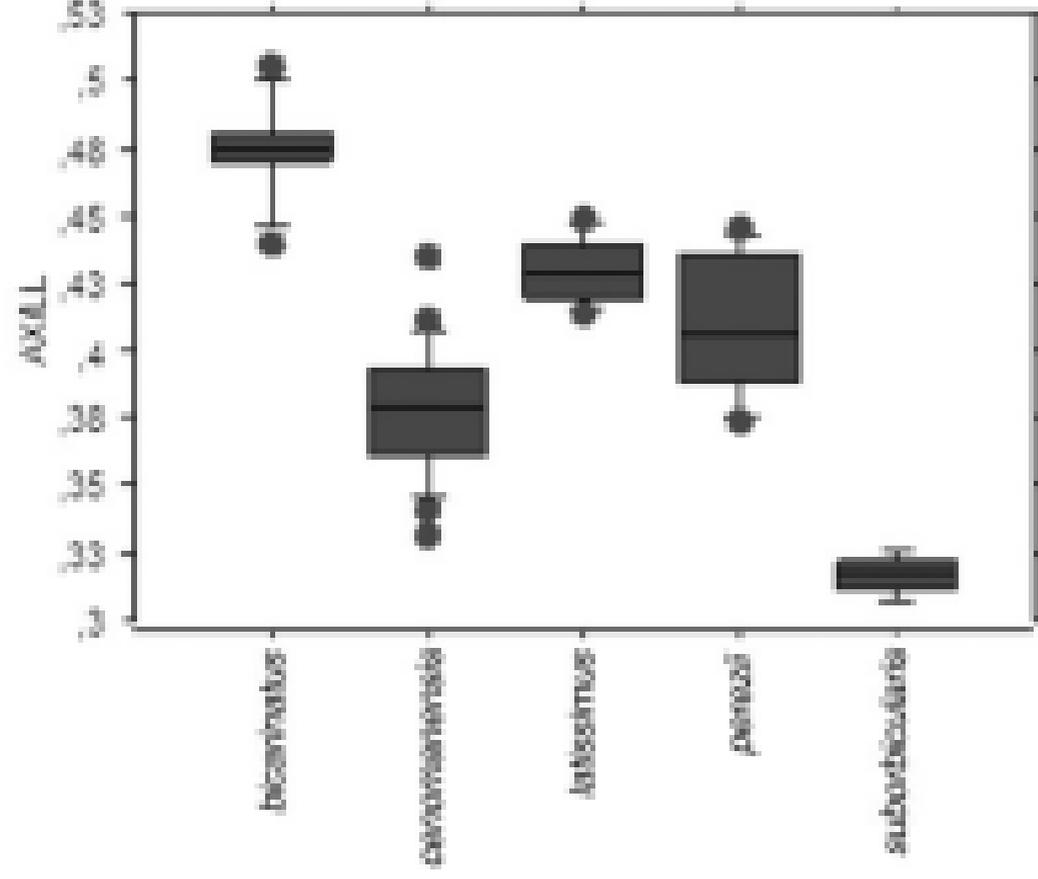
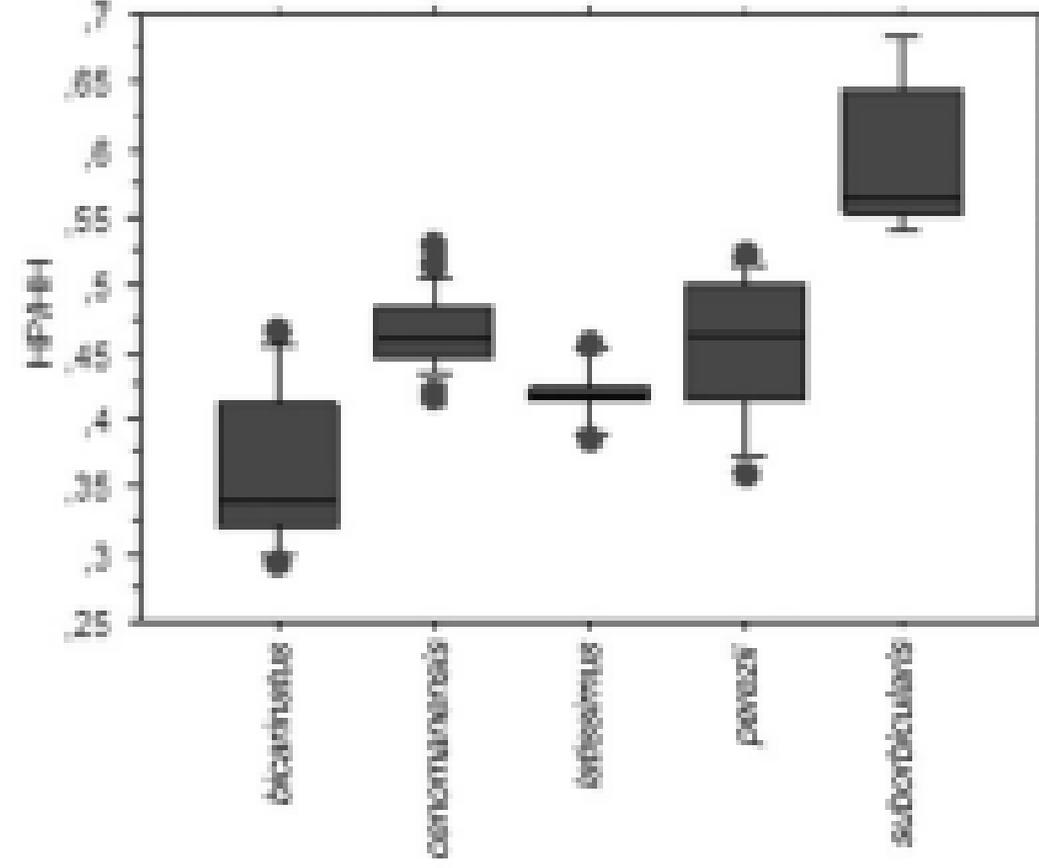
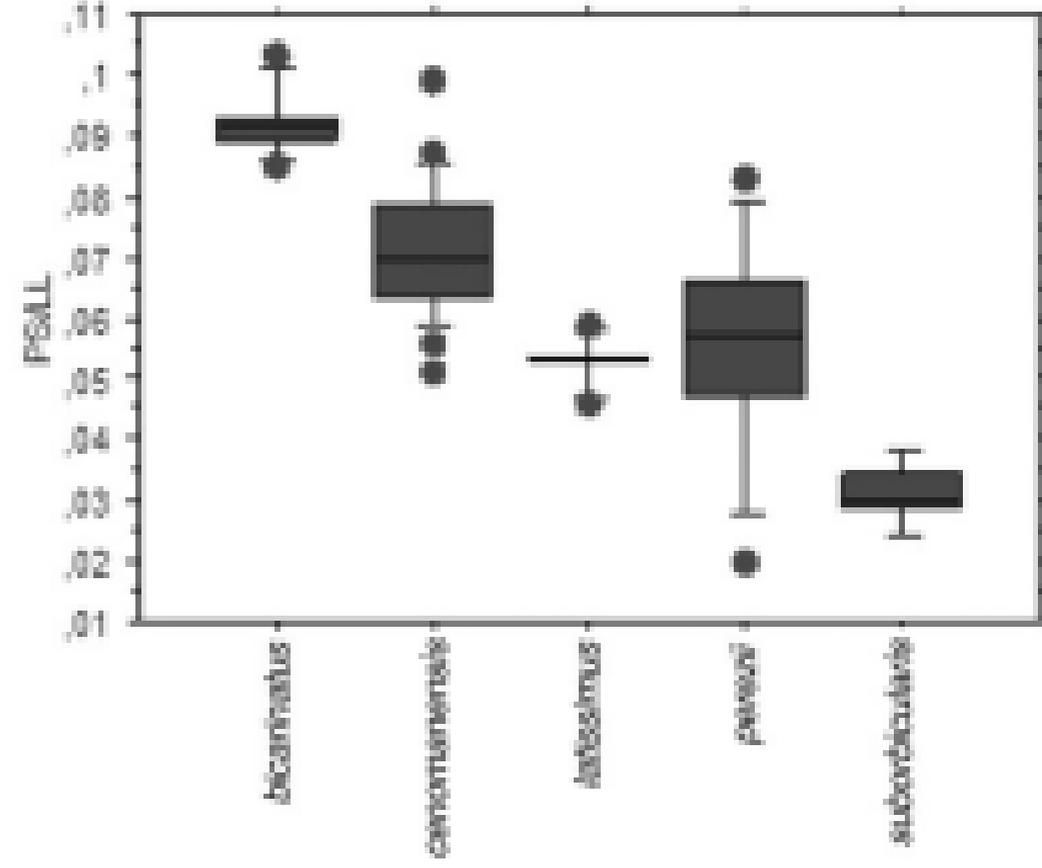
J



M

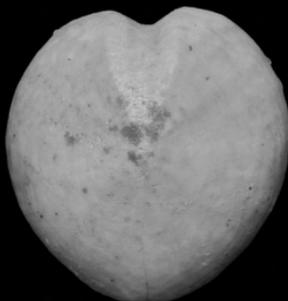




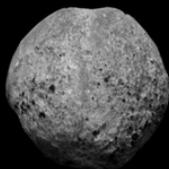
**A****B****C**



A



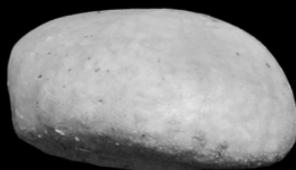
F



K



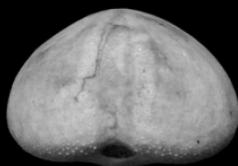
B



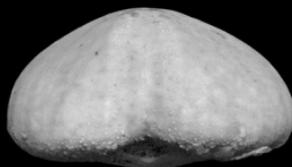
G



L



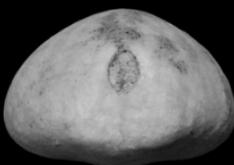
C



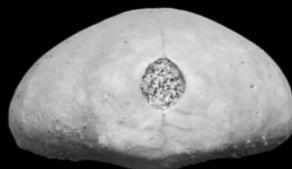
H



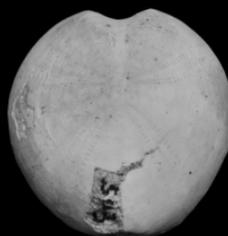
M



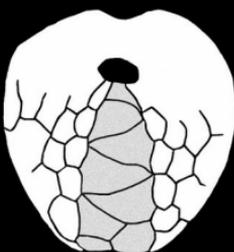
D



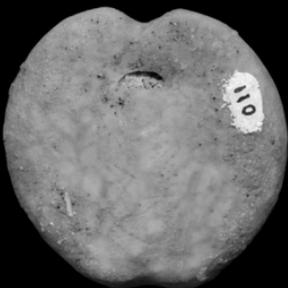
I



N



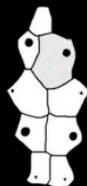
E



J

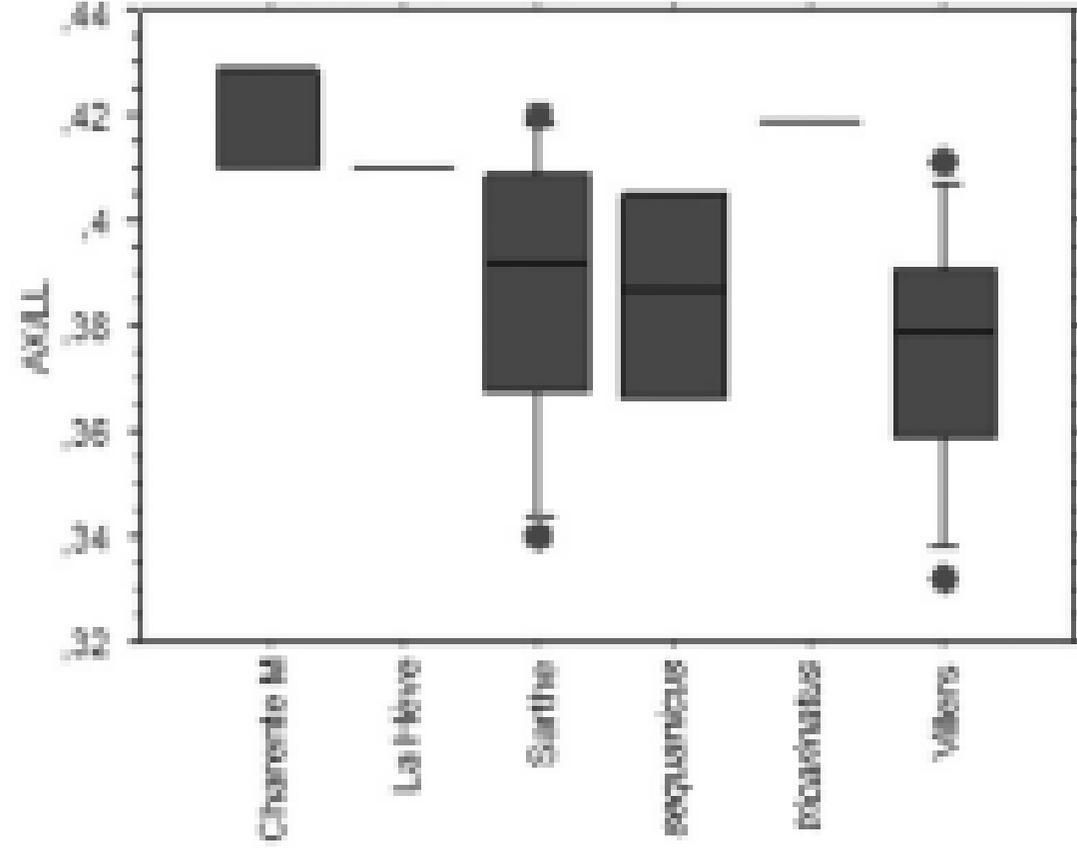
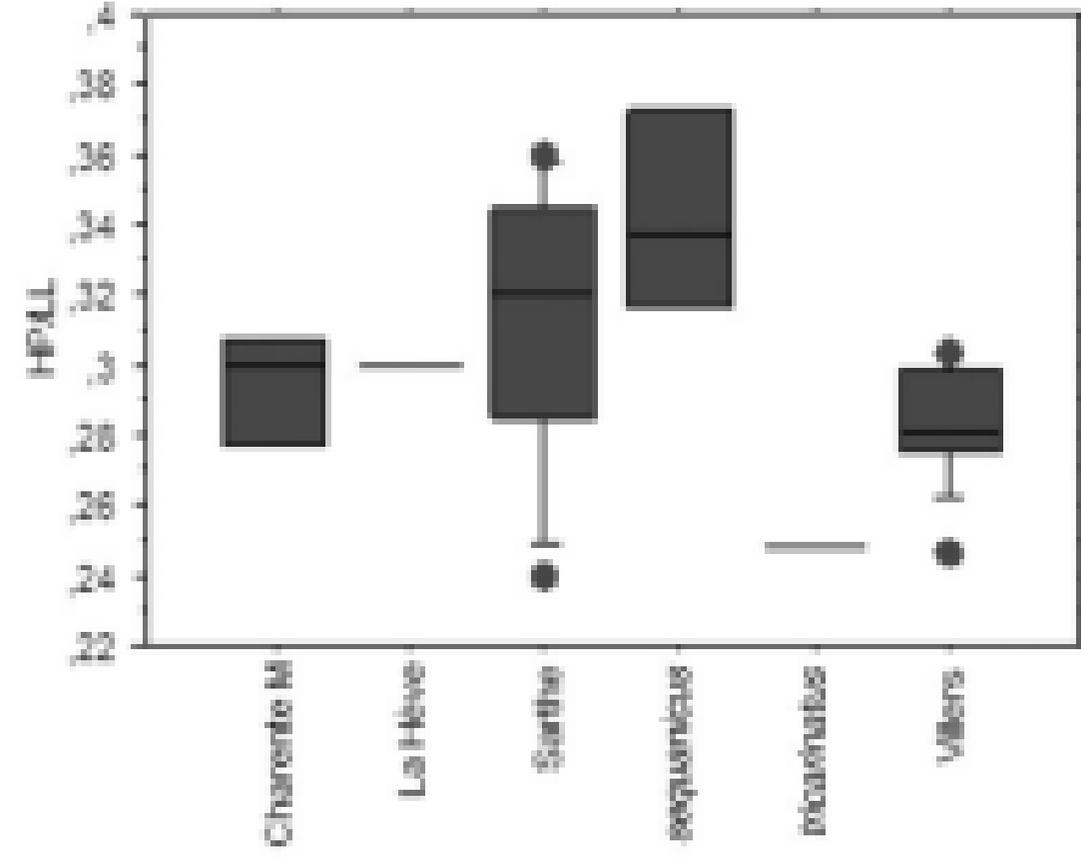
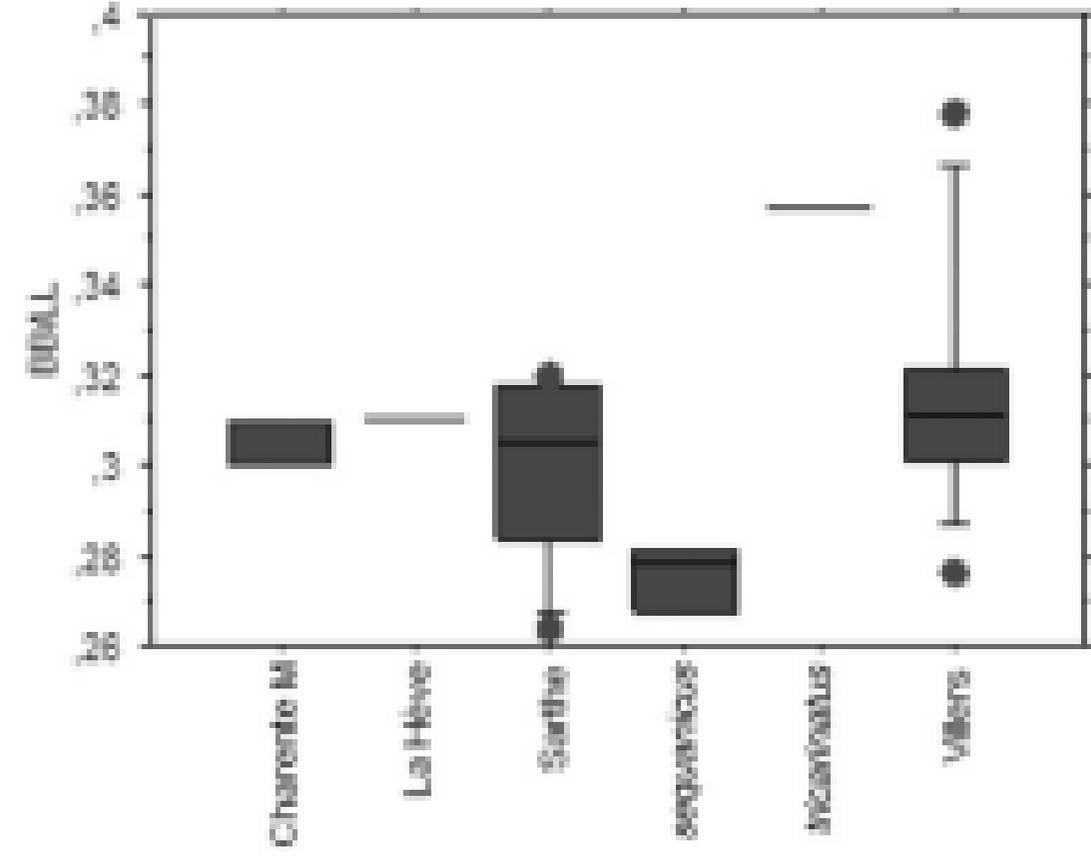


O



P



**A****B****C**



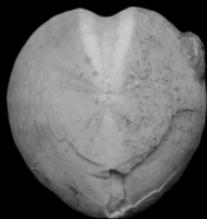
A



B



H



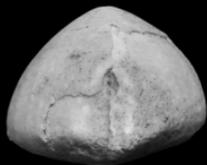
D



C



I



F



E



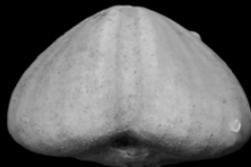
J



G



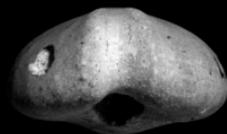
K



L



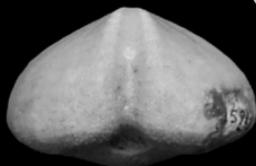
M



N



O



P



Q

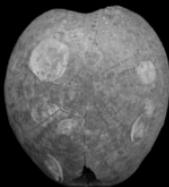




A



E



J



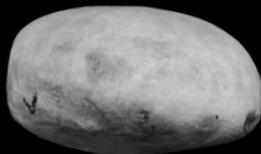
B



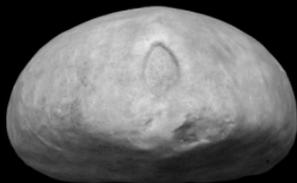
F



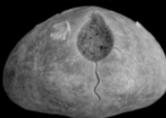
K



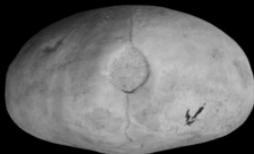
C



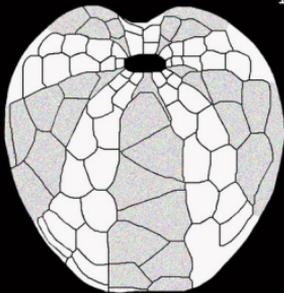
G



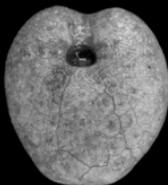
L



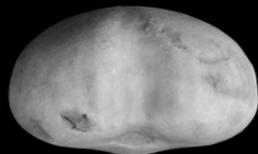
D



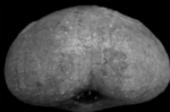
H



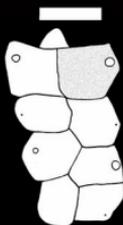
M

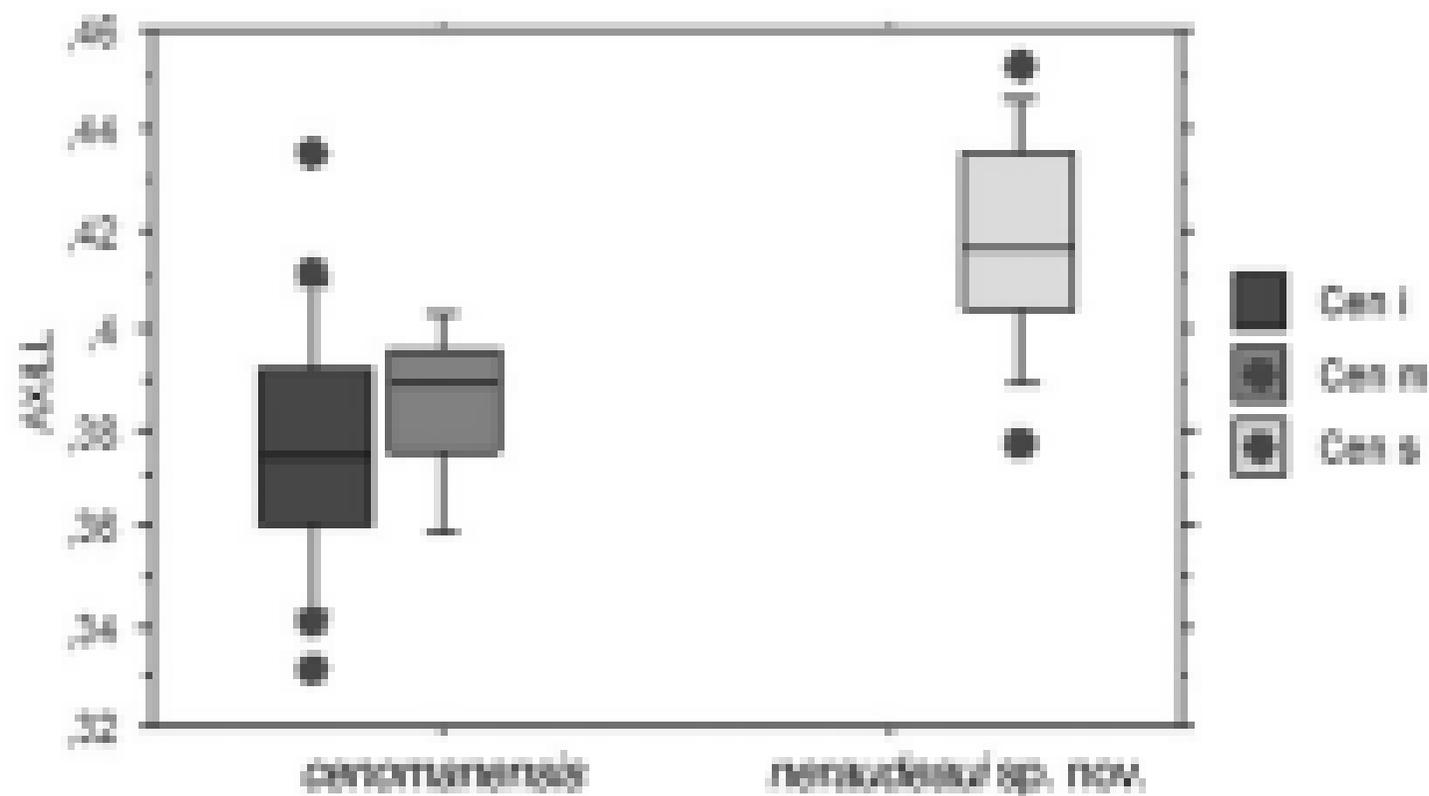
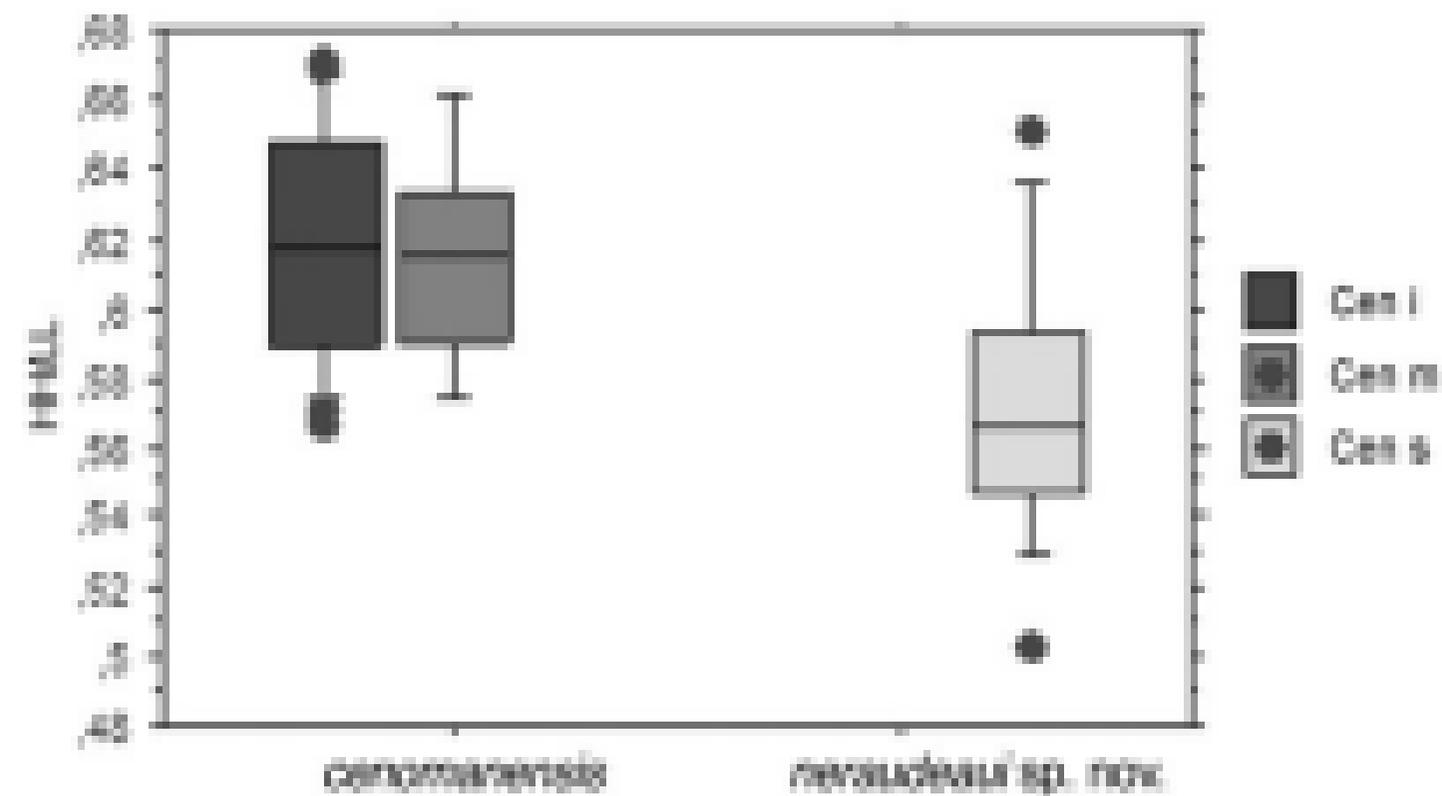
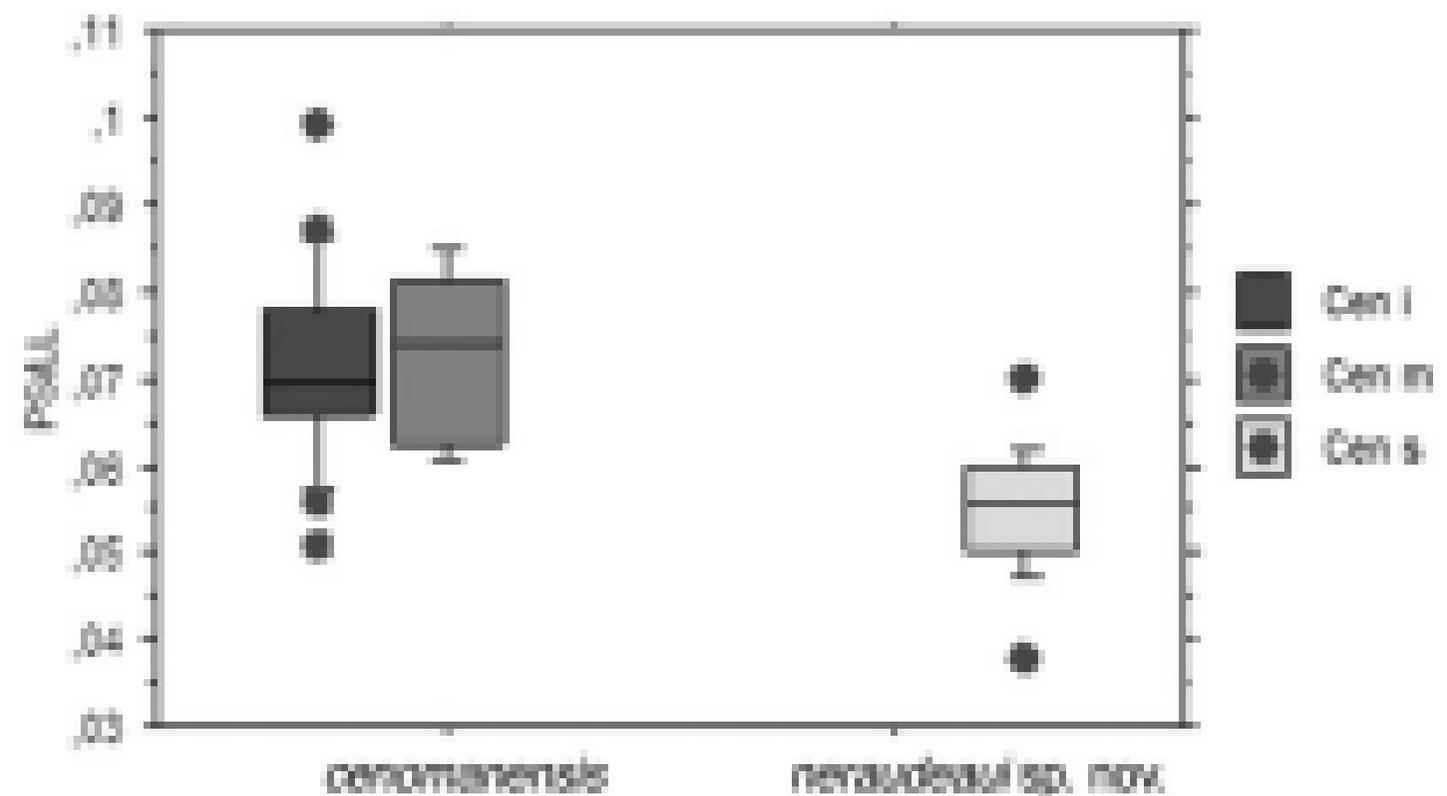


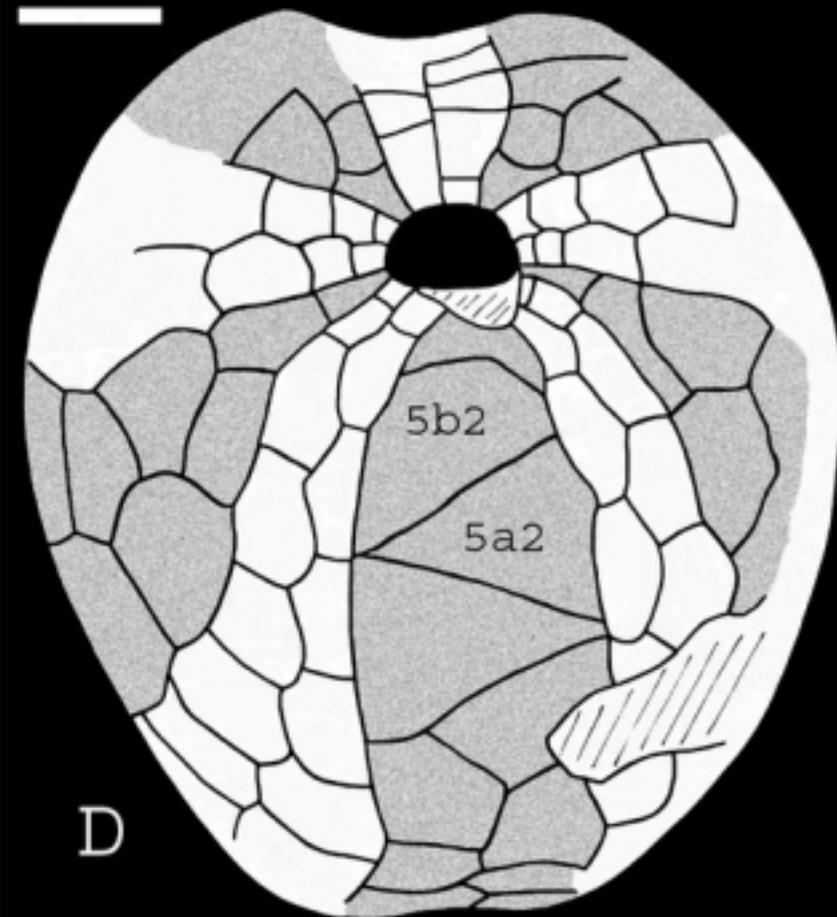
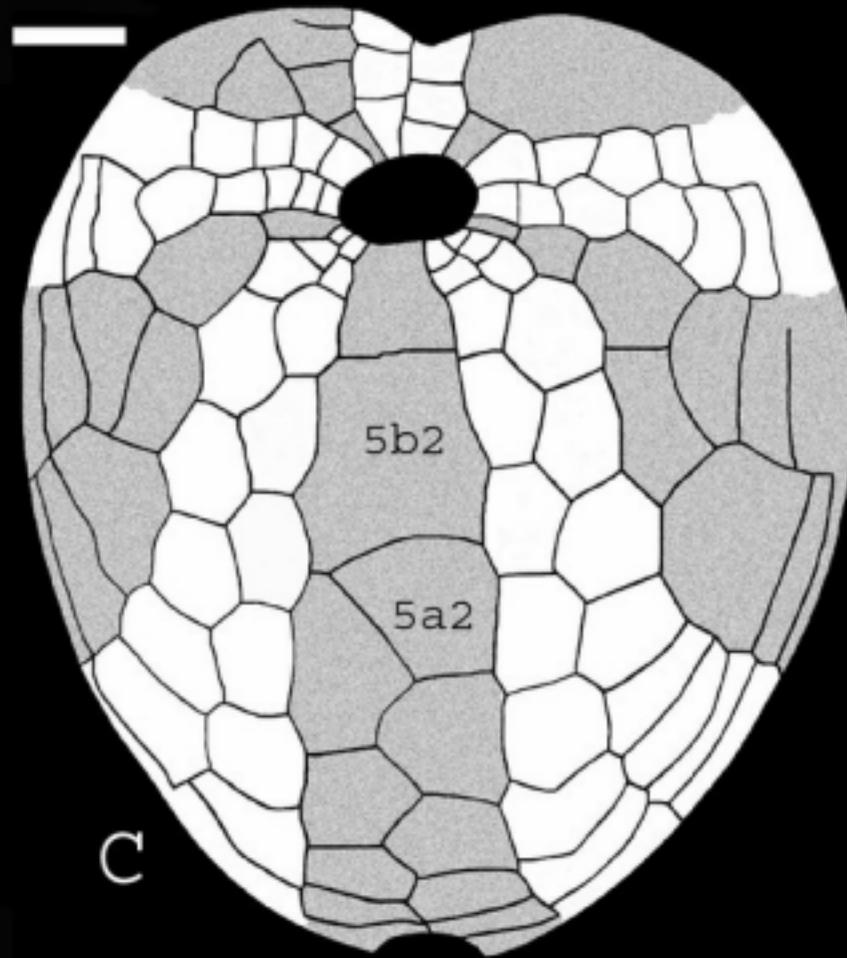
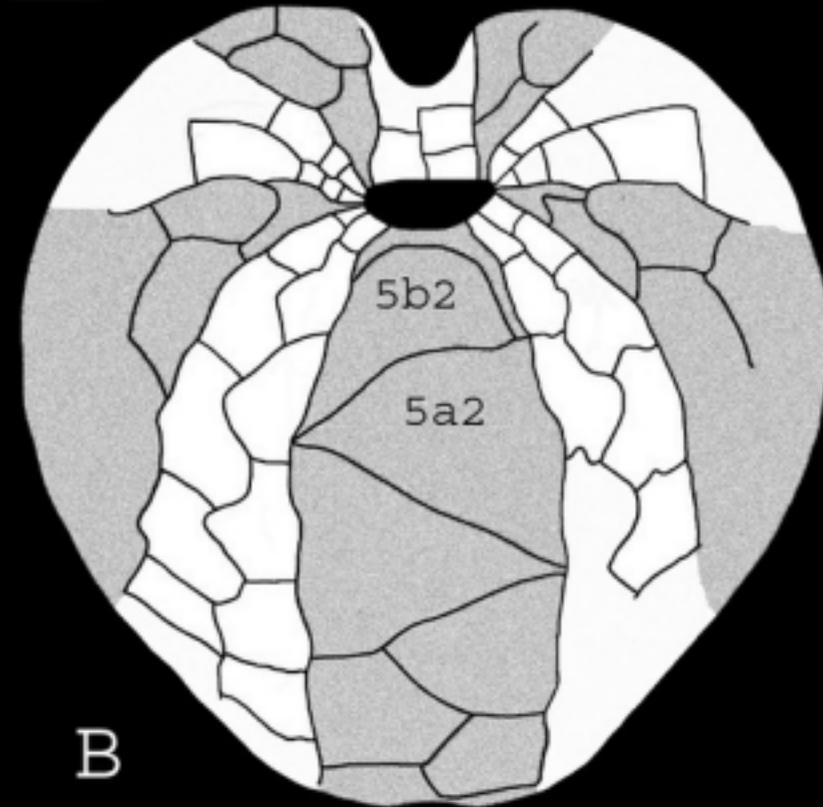
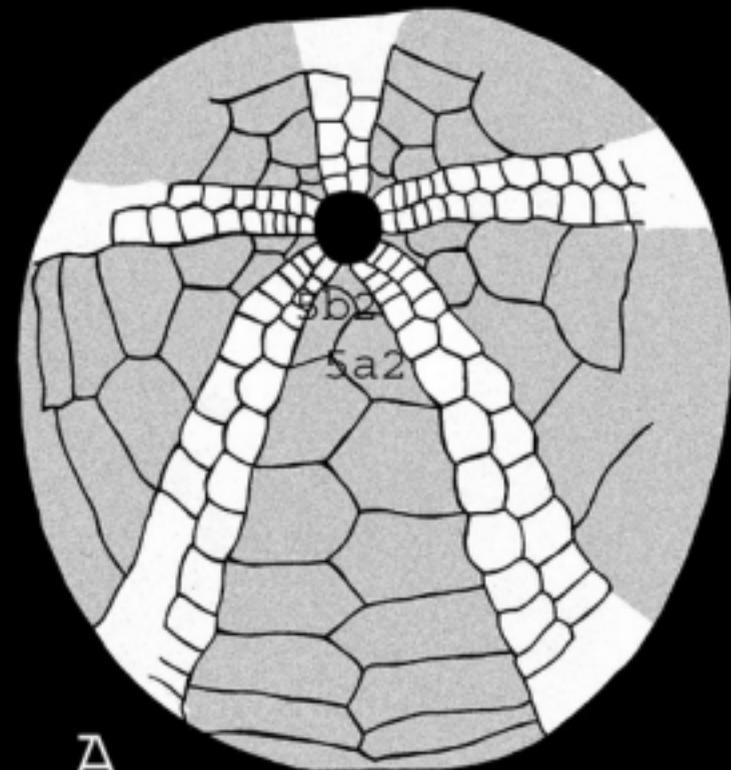
I

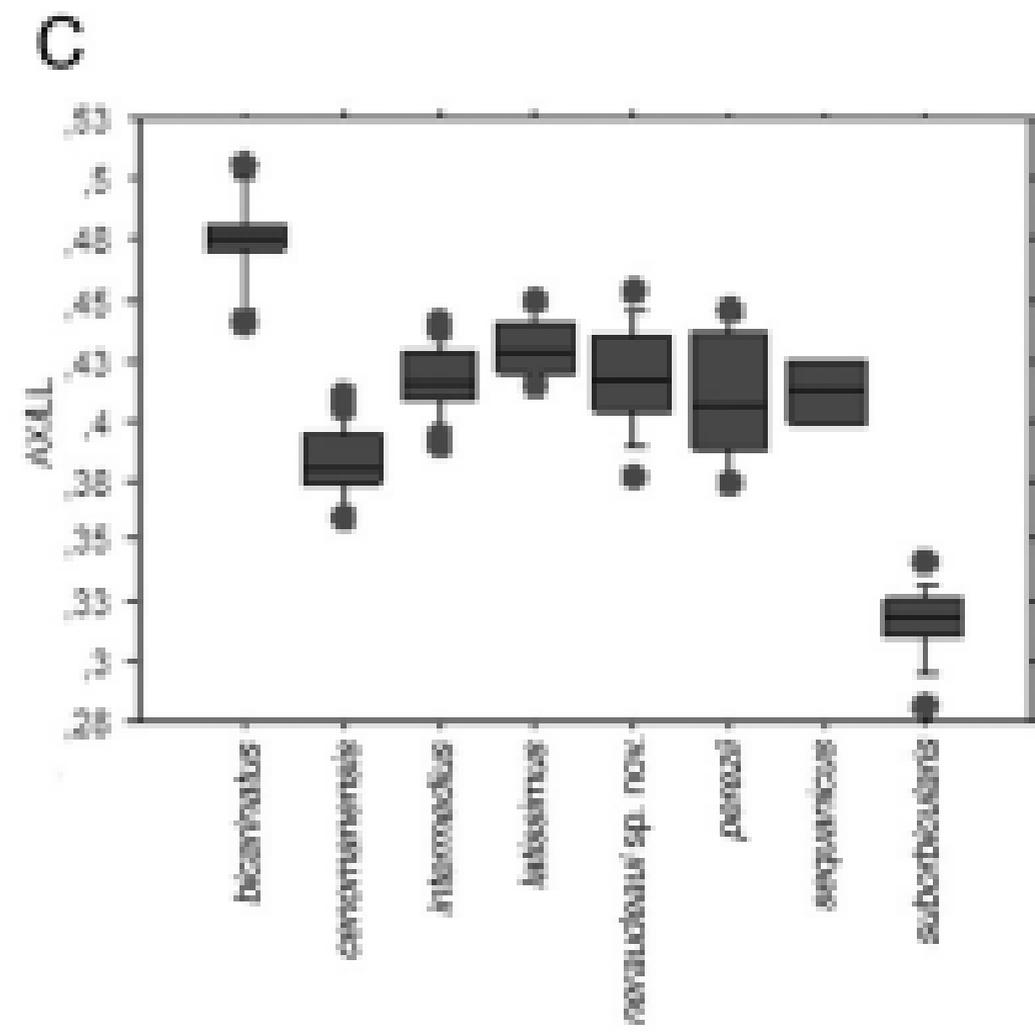
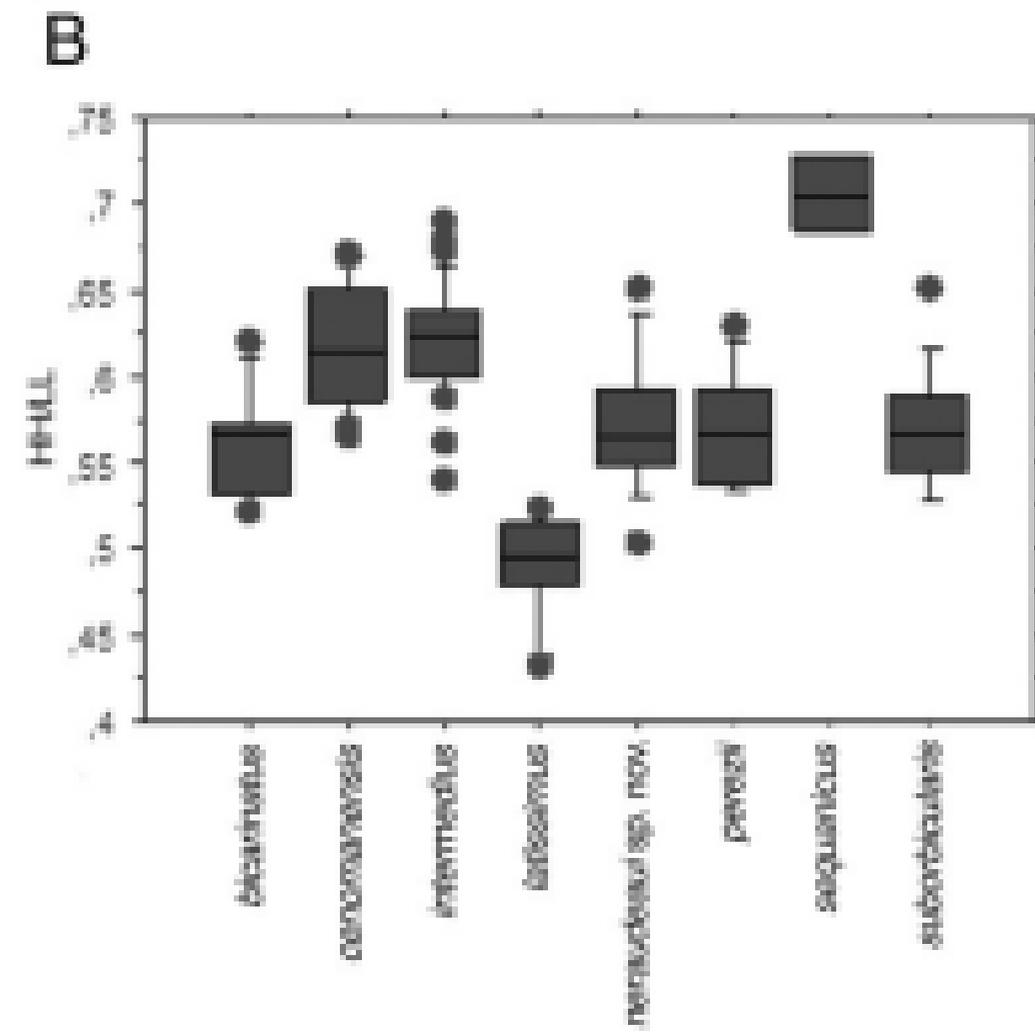
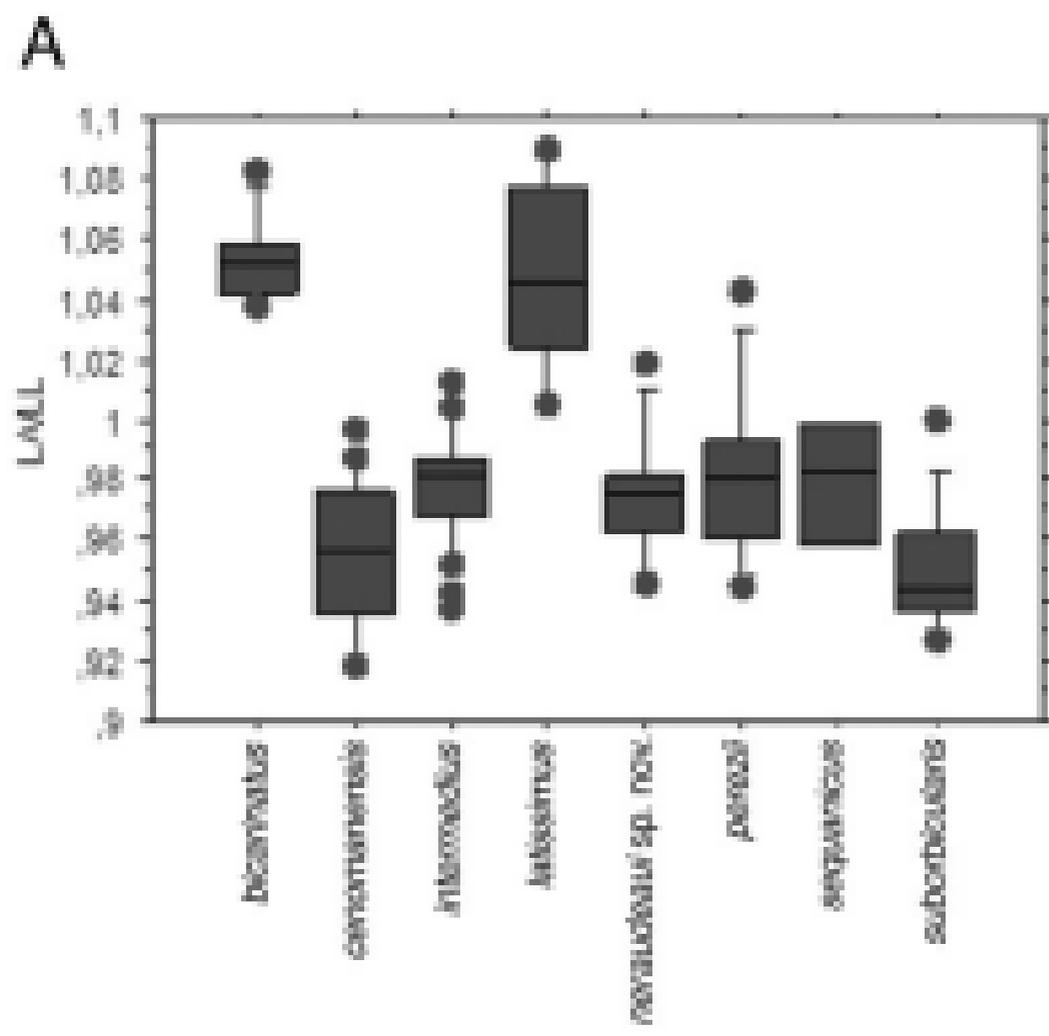


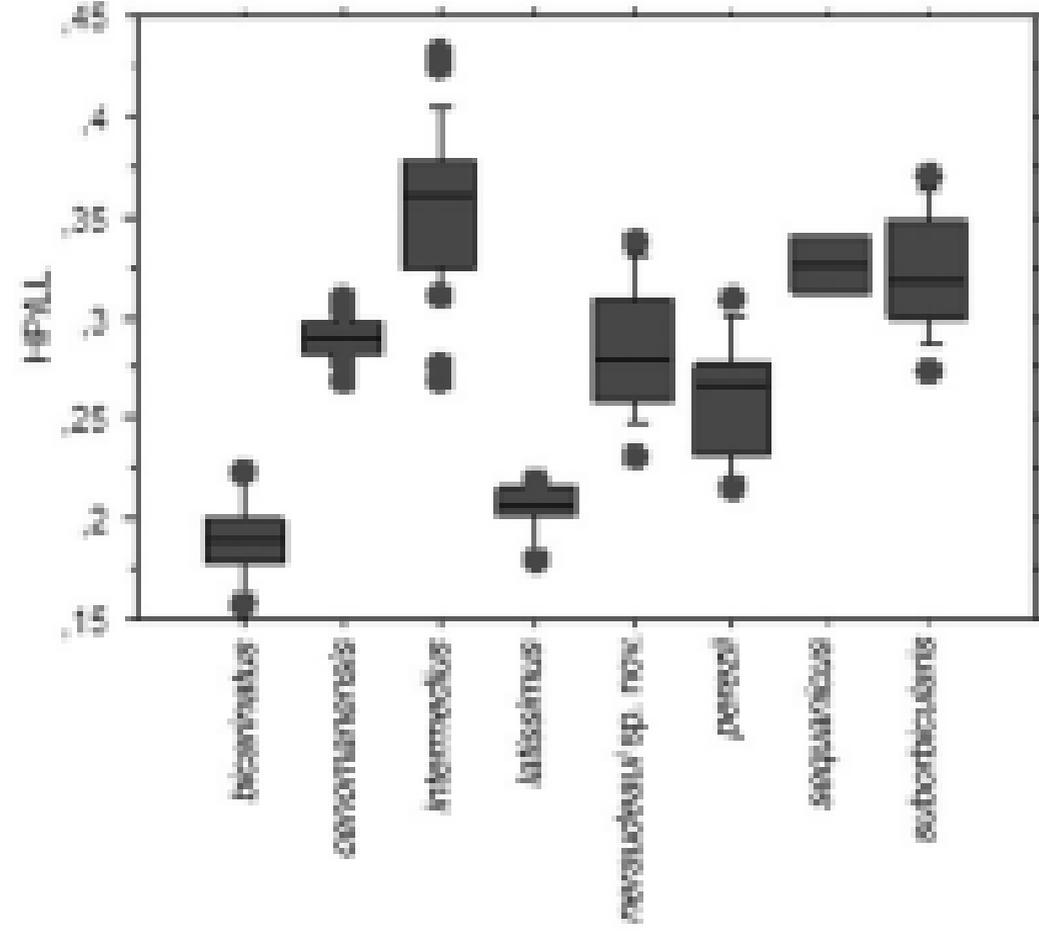
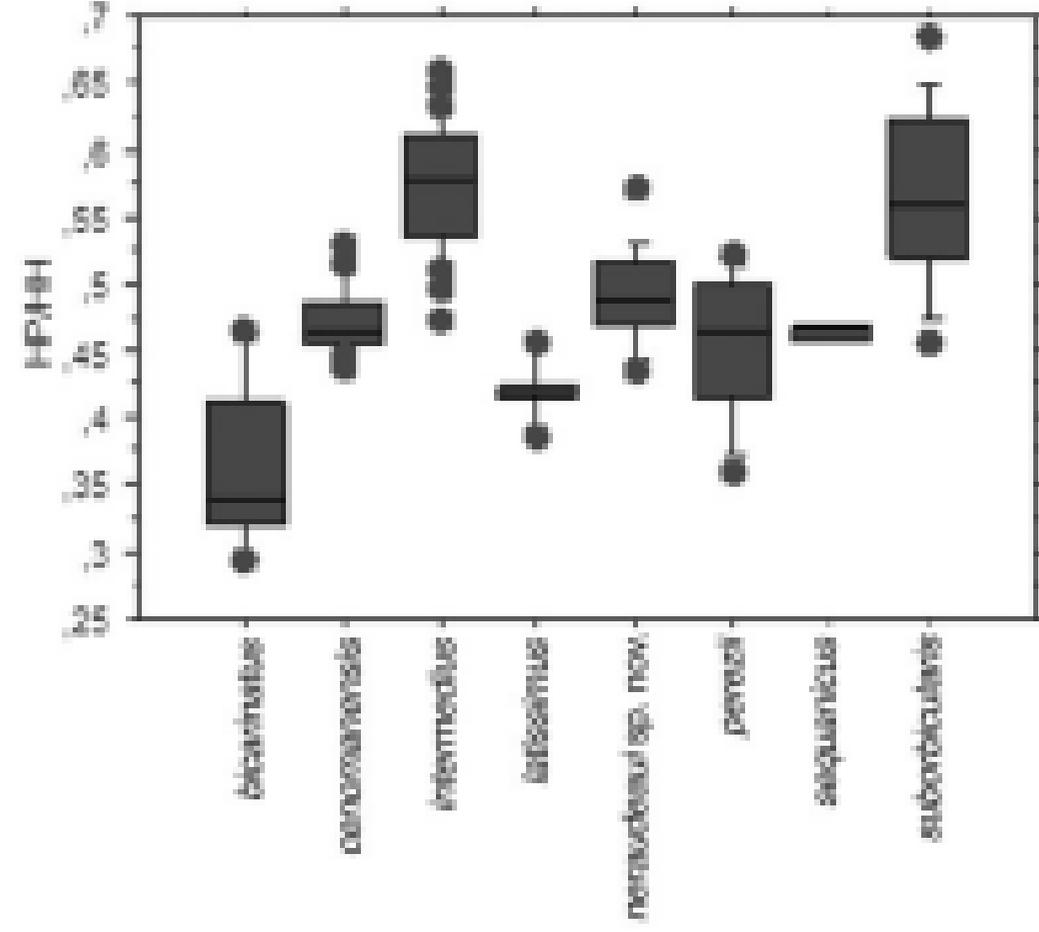
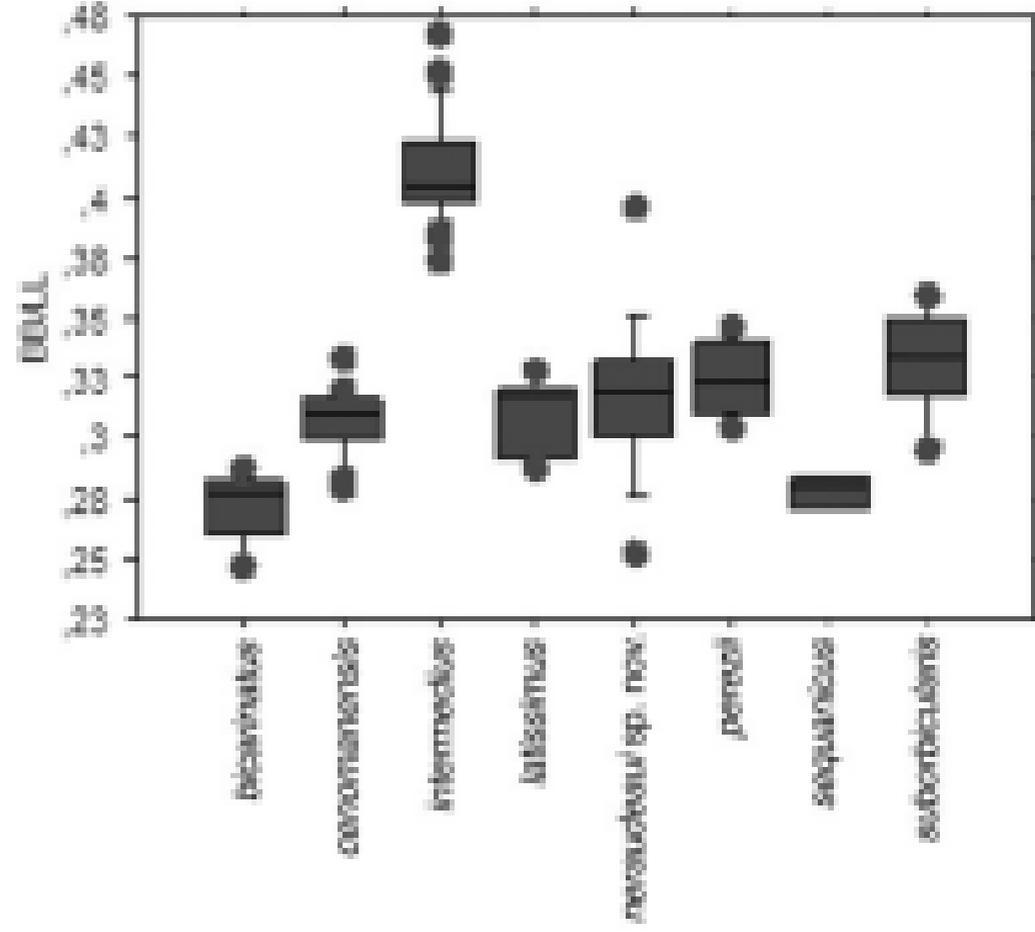
N



**A****B****C**





**A****B****C**

<i>P. intermedius</i> (Münster in Goldfuss, 1829)	Hauterivien de la Haute Marne, de la Meuse et de l'Yonne	Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) et Collections (Coll.) privées
<i>P. prestensis</i> (Desor, 1873)	Barrémien inférieur du Gard	Coll. de l'Ecole des Mines, Villeurbanne (EM) et coll. privées
<i>P. bicarinatus</i> (Agassiz, in Agassiz & Desor, 1847)	Albien supérieur et Cénomaniens inférieur de Normandie	Muséum d'Histoire Naturelle Le Havre (MHNH) et coll. privées
<i>P. latissimus</i> (Agassiz, in Agassiz et Desor, 1847)	Albien supérieur et Cénomaniens inférieur de Normandie	MHNH et coll. privées
<i>P. perezii</i> (Sismonda, 1843)	Albien des Alpes Maritimes, du Var et de l'Isère	MNHN, coll. Lambert
<i>P. suborbicularis</i> (Defrance in Brongniart, 1822).	Albien supérieur et Cénomaniens inférieur de Normandie	MHNH et coll. privées
<i>P. cenomanensis</i> (d'Orbigny, 1854)	Cénomaniens de la Sarthe et de Normandie	Musée d'Histoire Naturelle Le Mans (MHNM) et coll. privées
<i>P. sequanicus</i> (Bucaille, 1883)	Cénomaniens de Normandie	Muséum d'Histoire Naturelle de Rouen (MHNR) et coll. privées
<i>P. tricarinatus</i> (Lambert, 1924)	Cénomaniens de Normandie	MNHN et coll. privée
<i>P. neraudeaui</i> nov. sp.	Cénomaniens supérieur et Turonien inférieur de Charente-Maritime et de Vendée	Coll. de Géoscience Rennes (IGR) et coll. privées

Tab. 1. Espèces de *Pseudholaster* étudiées, lieux et étage de récolte et lieu de conservation.

*Studied Pseudholaster species with sampling location and stage and place of conservation.*

<b>Notation</b>	<b>Paramètre</b>
LL	longueur du test
LHS	longueur hors sillon
LA	largeur du test
HH	hauteur du test
AX	position des ocellaires antérieures par rapport à l'avant du test
HP	position du périprocte par rapport à la base du test
BB	position de la lèvre postérieure du péristome par rapport à l'avant du test
DB	diamètre transversal du péristome
LB	diamètre axial du péristome
DP	diamètre transversal du périprocte
LP	diamètre axial du périprocte
PS	profondeur du sinus antérieur à l'ambitus
	<b>Indice de forme</b>
LA/LL	largeur relative du test
HH/LL	hauteur relative du test
AX/LL	excentricité de l'apex
HP/LL	distance périprocte-base par rapport à la longueur du test
HP/HH	hauteur relative du périprocte
BB/LL	excentricité du péristome
LB/DB	diamètre axial du péristome rapporté à son diamètre transversal
DP/LP	diamètre transversal du périprocte rapporté à son diamètre axial
PS/LL	profondeur relative du sillon antérieur à l'ambitus

Tableau 2. Définition des mesures linéaires et indices de forme utilisés.

*Linear measurements and calculated shape indices.*



N° et origine	Longueur en mm	Nombre de plaques du plastron	Nombre de plaques entre péristome et périprocte
N°1 Narcy	8,6	6	15
N°7 Narcy	13,1	8	15
N°2 Narcy	15,3	8	15
N°10 Narcy	16,3	8	14
N°3 Narcy	19,5	9	15
N°34 Baudonvilliers	25	8	15
N°20 Baudonvilliers	25,8	9	15
N°29 Baudonvilliers	27,4	9	15
N°29 Narcy	27,6	8	15
N°5 Baudonvilliers	35,7	9	15
N°11 Baudonvilliers	36	9	15
N°1 Baudonvilliers	39,2	10	15

Tableau 4 : nombre de plaques de l'interambulacre 5 chez *P. intermedius* en fonction de la taille.

*Plate number in interambulacrum 5 in P. intermedius as a function of size.*

<i>H. perezii</i>	pl. 1, fig. 1-3 de Sismonda	Albien	Conté de Nice, Alpes-Maritimes
<i>Holaster perezii</i>	MNHN.F.A23841 collection Lambert n° L20.261	Albien	La Lubi, Mons, Var
	MNHN.F.A23843 collection Lambert n° L20.263	Albien	Perte du Rhône, Ain
	MNHN.F.A23844 collection Lambert n° L20.264	Albien	Rencurel, Isère
<i>H. perezii</i>	MNHN.F. R67384 collection Requin	Albien	Escragnoles, Alpes-Maritimes
<i>H. perezii</i>	MNHN.F. R67385 collection Dollfus	Albien	Clars, Var
<i>P. perezii</i>	Topotypes coll. Dudicourt n°1 à 6	Albien moyen	Gourdon, Alpes-Maritimes

Tableau 5. Liste des spécimens de *P. perezii* étudiés.  
*List of studied specimens of P. perezii.*

<i>H. suborbicularis</i>	pl. 5, fig. 5A-C de Brongniart	Cénomaniens inf.	Dives, 14
<i>H. sp.</i>	Collection Croisé, Muséum du Havre MHNH n° 724, 7 spécimens MHNH n° 725, n° 726, n° 728 MHNH n° 916 et n° 917	Albien sup. (Gaize) Cénomaniens inf.	Bec de Caux, 76 Bec de Caux, 76
<i>H. suborbicularis</i>	Collection Bucaille, Muséum de Rouen MHNR n° 080406605 MHNR n° 080501008	Cénomaniens inf. Albien sup. (Gaize)	Cauville, 76 Bléville, 76
<i>H. suborbicularis</i>	Collection Dudicourt : n°D2152 D5934 D5935 D5936	Albien sup. (Gaize) Cénomaniens inf. Cénomaniens inf. Cénomaniens inf.	Cauville, 76 Houlgate, 14 Vimoutiers, 61 Villers-sur-Mer, 14
<i>H. suborbicularis</i>	MNHN.F.R62497 collection d'Orbigny n° 6632 MNHN.F.R67398 collection ex-Galerie de zoologie, 2 sp	Cénomaniens  Cénomaniens	Villers-sur-Mer, 14  Villers-sur-Mer, 14
<i>H. suborbicularis</i>	MNHN.F.A23896 collection Lambert, n° L20.316 MNHN.F.A23898 collection Lambert n° L20.318 MNHN.F.A23901 collection Lambert	Cénomaniens inf.  Cénomaniens inf. Cénomaniens inf.	Bléville, 76  La Hève, 76 Bléville, 76
<i>H. suborbicularis</i>	Collection Nicolleau n° 9046	Cénomaniens inf.	St-Jouin-Bruneval, 76

Tableau 6. Liste des spécimens de *P. suborbicularis* étudiés.  
List of studied specimens of *P. suborbicularis*.

<i>H. cenomanensis</i>	Syntype MNHN.F.R62539	Cénomaniens inf.	Le Mans, 72
<i>H. tricarinatus</i>	Holotype MNHN.F.A23751 Collection Lambert L20172	Cénomaniens inf.	Villers-sur-Mer, 14
<i>P. cenomanensis</i>	Collection Dudicourt 8 spécimens 2 spécimens : D421, D1554 1 spécimen : D8615 3 spécimens : D8617-19	Cénomaniens inf. ( <i>Dixonii</i> ) Cénomaniens moy. ( <i>Rhotomagense</i> ) Cénomaniens moy. ( <i>Rhotomagense</i> ) Cénomaniens moy. ( <i>Rhotomagense</i> )	Saint Ulphace, Sarthe Saint Ulphace, Sarthe La Ferrière, Sarthe Céton, Montgaudry et La Vallée, Orne
<i>P. cenomanensis</i>	Collection Dudicourt 13 spécimens	Cénomaniens inf. ( <i>Mantelli</i> )	Gonneville et Villers/Mer, Calvados
<i>H. cenomanensis</i>	Collection Lambert MNHN.F. <b>A23762</b> (L20184), 3 sp. <b>A23755</b> (L20177), 2 sp. <b>A23757</b> (L20179), 2 sp. <b>A23760</b> (L20182) <b>A23754</b> (L20176), 2 sp.	Cénomaniens Cénomaniens inf. Cénomaniens Cénomaniens Cénomaniens	Villers-sur-Mer, 14 Courtangis, 72 Jabron près de Comps, 87 Tournay, Belgique Clansaye, Drome
<i>H. cenomanensis</i>	Collection Boutin n° 7262 n°5773 et 6339	Cénomaniens inf. (B1) Cénomaniens inf. (B1)	Île d'Aix, 17 Piédemont, 17

Tableau 7. Liste des spécimens de *P. cenomanensis* étudiés.  
*List of studied specimens of P. cenomanensis.*

<i>Cardiaster sequanicus</i>	Muséum de Rouen syntypes collection Bucaille MHNR-080409001 MHNR-080409938(92) MHNR-080409938(452) MHNR-080409938(453) MHNR-080409944	Cénomaniens sup. Cénomaniens sup. Cénomaniens sup. Cénomaniens sup. Cénomaniens sup.	Rouen, Seine-Maritime Rouen, Seine-Maritime Rouen, Seine-Maritime Rouen, Seine-Maritime St-Didier-des-Bois, Eure
<i>Pseudholaster sequanicus</i>	3 spécimens de la collection Dudicourt : D119, D8095, D8564	Cénomaniens inf. Cénomaniens inf.	Gonneville, Calvados Villers sur Mer, Calvados

Tableau 8. Liste des spécimens de *P. sequanicus* étudiés.  
*List of studied specimens of P. sequanicus.*

<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Néraudeau : holotype IGR23241, paratype IGR23242	Cénomancien sup. G2	Port-des-Barques, 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Néraudeau : paratype IGR23243	Cénomancien sup. G2	La Vallée (dolmen), 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Néraudeau un paratype juvénile IGR23260	Cénomancien sup. G2	Piphrez Grand-Jean, 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Dudicourt : D1656, D2274 D3688	Cénomancien sup. Cénomancien sup.	Commequiers, 89, France Port-des-Barques, 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Nicollean N° 1082	Cénomancien sup.	Commequiers, 89, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Nicollean N° 6831, 7471	Cénomancien sup. G2	Port-des-Barques, 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Boutin N° 242, 246, 5712	Cénomancien sup.	Commequiers, 89, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Boutin N° 4283, 6094, 7056	Cénomancien sup. G2	Port-des-Barques, 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Néraudeau	Turonien inférieur	Soubise, 17, France
<i>Pseudholaster</i> nov. sp.	Collection Nicollean N°3348 juvénile	Turonien inférieur	La Croix Blanche, Commequiers, 89, France

Tableau 9. Liste des spécimens de *P. neraudeai* nov. sp. étudiés.  
*List of studied specimens of P. neraudeai nov. sp.*

	Nombre de préanales	N° des plaques en contact avec le périprocte	Nbre de plaques ambul.Va en contact avec labrum	Nombre de plaques ambulacraires la en contact avec 5b2	Architecture interambulacres pairs	Nbre plaques entre péristome et périprocte
<i>P. intermedius</i>	8	5b8 et 5a8	3	4	protosternes	15
<i>P. perezii</i>	6	5b7 et 5a7	2	3	protosternes	13
<i>P. bicarinatus</i>	7	5a7 et 5b8	2	3	protosternes	14
<i>P. latissimus</i>	7	5a7 et 5b8	3	4	protosternes	14
<i>P. suborbicularis</i>	7	5a7 et 5b8	3	4	protosternes	14
<i>P. cenomanensis</i>	6	5b7 et 5a7	2	3	protosternes	13
<i>P. neraudeaui</i>	6	5b7 et 5a7	1	3	protosternes	13

Tableau 10 : architecture des plaques des faces orale et postérieure, chez les espèces de *Pseudholaster* de France.

*Plate architecture of oral and posterior sides, in Pseudholaster species from France.*

espèce	Lmax mm	Lmin mm	mediane adulte	LA/LL	HH/LL	AX/LL	HP/LL	HP/HH	BB/LL	PS/LL
intermedius (n=35)	39,3	22,5	28	0,98±1%	0,62±3%	0,42±1%	0,35±4%	0,57±4%	0,41±2%	0,03±0,5%
prestensis (n=14)	37,3	21,6	31,6	0,98±4%	0,56±5%	0,41±3%			0,36±2%	0,04±0,7%
bicarinatus (n=14)	85,1	23,3	77,4	1,04±1,9%	0,56±3%	0,48±1,3%	0,19±2%	0,36±5,7%	0,27±1,5%	0,09±0,7%
latissimus (n=8)	72,4	56,9	64,1	1,04±3%	0,5±5%	0,44±2%	0,2±1%	0,42±2%	0,31±2%	0,054±0,6%
perezi (n=10)	36,4	20,2	29,4	0,98±3%	0,57±1%	0,41±2%	0,26±5%	0,45±5%	0,33±2%	0,055±1,5%
suborbicularis (n=23)	72,1	39,2	56,7	0,95±2%	0,57±3%	0,32±2%	0,32±%	0,57±6%	0,33±2%	0,032±0,7%
cenomanensis (n=14)	48,9	17,6	33,1	0,93±8%	0,63±3%	0,39±3%	0,3±3%	0,48±4%	0,31±2%	0,06±1%
sequanicus (n=8)	52,5	42,6	46,6	0,98±2,5%	0,67±6%	0,39±2%	0,4±7%	0,47±4%	0,28±1%	0,08±1%
neraudeaui (n=17)	40,9	7,3	26,1	0,97±2%	0,57±3%	0,42±2%	0,28±4%	0,49±4%	0,32±3%	0,055±0,7%

Tableau 11. Tableau comparatif des indices de forme des différences espèces de *Pseuholaster* étudiées (spécimens adultes).

*Comparative table of shape indices between the different studied Pseuholaster species (adult specimens).*

Longueur supérieure à 5 cm	Test plus large que long	Sillon frontal profond, bicaréné	<i>P. bicarinatus</i>
		Ambitus arrondi	<i>P. latissimus</i>
	Test plus long que large	Périprocte échancré face apicale	<i>P. suborbicularis</i>
		Test élevé, bivium presque médian	<i>P. sequanicus</i>
Longueur inférieure à 4 cm	Sillon frontal bicaréné	Bivium antérieur	<i>P. cenomanensis</i>
		Bivium antérieur, test élevé	<i>P. sequanicus</i>
		Bivium médian	<i>P. bicarinatus</i>
	Sillon frontal à bords mousses	Face postérieure oblique vers apex	<i>P. intermedius</i>
		Face postérieure verticale	<i>P. perezii</i>
		Base du périprocte bas située	<i>P. neraudeaui</i> nov sp.

Tableau 12. Clé de diagnostic des espèces de *Pseudholaster*.

*Diagnostic key for Pseudholaster species.*