

Études systématique et paléoenvironnementale d'échinodermes du Jurassique des Falaises des Vaches noires (Calvados)

MANCEAU Pierre ^[1,2]

Master 2 Paléontologie, paléo-environnement et patrimoine (PPP)



Mémoire sous la supervision de **M. NERAUDEAU Didier** ^[1] et **M. PICOT Laurent** ^[2]

Année universitaire 2025–2026

^[1] : Université de Rennes, 11 Bd. Liberté, 35000 Rennes, France

^[2] : Paléospace l'Odyssée, 5 Av. Jean Moulin, 14640 Villers-sur-Mer

Table des matières

I- Introduction.....	5
II- Contexte géologique.....	5
III- Matériel et méthodes.....	6
IV- Paléontologie systématique.....	7
a. Asteroidea.....	7
b. Ophiuroidea.....	9
c. Crinoidea.....	9
d. Echinoidea réguliers.....	14
e. Echinoidea irréguliers.....	22
V- Discussion.....	26
a. Avant-propos.....	26
b. Paléoécologie, taphonomie et paléoenvironnement.....	26
VI- Conclusion.....	35
VII- Références.....	35
VIII- Annexes.....	37

Abstract

The Vaches Noires Cliffs are one of France's most important paleontological sites. They consist of deposits dating from the Middle Jurassic (Upper Callovian to Middle Oxfordian) to the Upper Cretaceous (Cenomanian). The fossil record of Jurassic echinoderms (Asteroidea, Crinoidea, Echinoidea and Ophiuroidea) from the Vaches Noires Cliffs (Calvados) was largely described and studied during the 19th and 20th centuries, but has never been interpreted. Since the transition from the Callovian to the Oxfordian was accompanied by marine regression, the systematic, paleoecological, and taphonomic study of the echinoderm fossil record from each of the Formations of the Vaches Noires Cliffs will provide a better understanding of the evolution of paleoenvironments. These were characterized by progressively shallower depths, ranging from a calm mudflat, likely around 100 meters deep, to a peri-reef (Villers-sur-Mer) and reef (Bénerville-sur-Mer) environment.

Key words

Houlgate ; Villers-sur-Mer ; Asteroidea ; Crinoidea ; Echinoidea ; Ophiuroidea ; Autecology

Résumé

Les Falaises des Vaches noires sont l'un des gisements paléontologiques français les plus importants. Elles correspondent à des dépôts allant du Jurassique moyen (Callovien supérieur à Oxfordien moyen) au Crétacé supérieur (Cénomanien). Le registre fossile des échinodermes jurassiques (Asteroidea, Crinoidea, Echinoidea et Ophiuroidea) des Falaises des Vaches noires (Calvados) a majoritairement été décrit et étudié lors du XIX^e et XX^e siècles, mais n'a jamais été interprété. Le passage du Callovien à l'Oxfordien étant accompagné d'une régression marine, l'étude systématique, paléoécologique et taphonomique du registre fossile d'échinodermes de chacune des Formations des Falaises des Vaches noires va permettre de mieux comprendre l'évolution des paléoenvironnements. Ces derniers étaient caractérisés par une profondeur de plus en plus faible, passant d'une vasière calme, probablement aux alentours d'une centaine de mètres de profondeur, à un environnement péri-récifal (Villers-sur-Mer) et récifal (Bénerville-sur-Mer).

Mots clés

Houlgate ; Villers-sur-Mer ; Bénerville-sur-Mer ; Asteroidea ; Crinoidea ; Echinoidea ; Ophiuroidea ; Autécologie

Remerciements

Je tiens à remercier Coraline BARA, Damien GENDRY, Élisabeth et Gérard PENNETIER, Patrice RIVETTE, Emmanuel JOFES, Jean-Jacques GUIOMAR, Karinne JUDAM et Thomas JUDET ainsi que le musée pour m'avoir prêté des échinodermes de leurs collections. Je souhaite également remercier Laurent PICOT, Didier NERAUDEAU, Damien GENDRY, Philippe COURVILLE et Philippe NICOLLEAU pour leur disponibilité, leurs précieux conseils et leur aide à la réalisation de ce mémoire. Je remercie Loïc VILLIER d'avoir pris le temps de me répondre au sujet des Asteroidea et des Ophiuroidea. Je remercie chaleureusement Philippe NICOLLEAU d'avoir

pris le temps de lire mon mémoire, de m'avoir montré et expliqué les erreurs d'identification que j'ai faites ainsi que de m'avoir partagé sa passion pour les échinides. Je remercie le laboratoire de l'OSERen de m'avoir accueilli et permis d'utiliser le macroscope pour prendre des photographies de certains spécimens étudiés. Je tiens à remercier Philippe NICOLLEAU et Alain VADET pour leur aide à la détermination de l'*Abelleicidaris* VADET, 1991. Je remercie Pablo BARRET de m'avoir appris à utiliser Photoshop. Je tiens à rendre grâce à Laurent PICOT, Lucas GADIFFET et Alexane PINCEDE pour leur aide à la réalisation des dessins paléoenvironnementaux. J'adresse mes plus sincères remerciements à Karine BOUTILLIER et Laurent PICOT de m'avoir accepté en stage au Paléospace. Il me tient à cœur de remercier tous les membres de l'équipe médiation du Paléospace (Lucas GADIFFET, Alexane PINCEDE, Clément BOUZEAU, Laurent PICOT, Erwan COLLAS, Thomas MESCHINE, Jérôme COSTES et Pablo BARRET) pour leur bienveillance, leur humour, leur bonne humeur, leurs conseils, leurs encouragements et pour les excellents moments passés ensemble tout au long du stage. Je veux également souhaiter bon courage, plein de réussites et surtout de s'amuser dans leurs études aux stagiaires qui sont passés pendant le stage. Je tiens à témoigner ma reconnaissance à toutes les personnes qui ont pris le temps de lire et de donner leurs conseils et avis sur mon mémoire (Philippe NICOLLEAU, Didier NERAUDEAU, Lucas GADIFFET, Alexane PINCEDE, Clément BOUZEAU, Laurent PICOT, Erwan COLLAS, Thomas MESCHINE, Jérôme COSTES, Camille MANCEAU, Delphine GENEST, Anthony MANCEAU, Cyril MOLIMARD, Aurelien CHOUTEAU, Yann ARIAL, Evan BODINEAU, Elowan LECOLLOEC, Loane PEULEVEY, Gabriel GUIBERT, Florian MARTINEAU, Léo HENOCQUE et Stella MATHIEU). Je tiens également à remercier Jérôme COSTES, Alexane PINCEDE, Lucas GADIFFET, Thomas MESCHINE, Erwan COLLAS, Laurent PICOT, Stella MATHIEU, Pablo BARRET, Léo HENOCQUE, Maxime HUMEAU, Evan BODINEAU, Yann ARIAL, Aurélien CHOUTEAU, Cyril MOLIMARD, Clément BOUZEAU, Zacharie CHOURAKI, Karinne JUDAM, Barbara HENNEBERT, Florian DAUMONT, Elowan LECOLLOEC, Loane PEULEVEY, Gabriel GUIBERT et Florian MARTINEAU pour les discussions passionnantes au cours du stage sur nombre de sujets. Que ce soit de la paléontologie, de la biologie, de l'histoire, de l'astronomie, des sujets plus profonds, d'autres moins..., au final, que des discussions passionnantes avec des humain(e)s passionnant(e)s. Je souhaite également remercier toute ma famille de m'avoir soutenu tout au long du stage. Je remercie tout particulièrement mon oncle Thierry CARRE de m'avoir prêté sa voiture, sans laquelle je n'aurais pas pu occuper mes week-ends à chercher des fossiles pour m'amuser et décompresser. Pour finir, je souhaite remercier l'ensemble des passionné(e)s et curieux/curieuses avec qui j'ai pu discuter aux falaises pour leur bonne humeur, leur accessibilité, leurs connaissances, leur curiosité...

La mise en page du mémoire a été retravaillée par rapport à la version rendue au jury du stage de Master 2 du Master PPP afin de rendre ce mémoire plus lisible.

I- Introduction

Le site des Falaises des Vaches noires est situé en France, dans la région Normandie et plus particulièrement dans le département du Calvados. Ces falaises de 4,5 km entre Villers-sur-Mer et Houlgate sont composées de dépôts allant du Jurassique (Callovien supérieur – Oxfordien moyen) au Crétacé (Cénomaniens) (**Fig. 1**). Les échinodermes jurassiques de ce site ont majoritairement été étudiés et recensés lors du XIX^e siècle. Tandis que du XX^e au XXI^e siècle, les études apportaient plutôt des précisions et des informations additionnelles aux études précédentes. La plus récente est celle de [Saucède & Gendry \(2014\)](#), laquelle recense 37 espèces d'échinodermes parmi les Asteroidea, les Crinoidea, les Echinoidea, les Holothuroidea, les Ophiuroidea et l'ichnogénre *Cubichnia*, ce nombre étant sous-représentatif. Aucun travail de reconstitution paléoenvironnementale se basant sur les échinodermes n'ayant été réalisé, les études taxinomiques, taphonomiques, paléoenvironnementales et paléoécologiques d'échinodermes, couplées aux données issues de l'étude géologique des Falaises des Vaches noires par [Dugué \(1989\)](#) vont permettre une reconstitution de l'évolution paléoenvironnementale du site entre le Callovien supérieur et l'Oxfordien moyen.

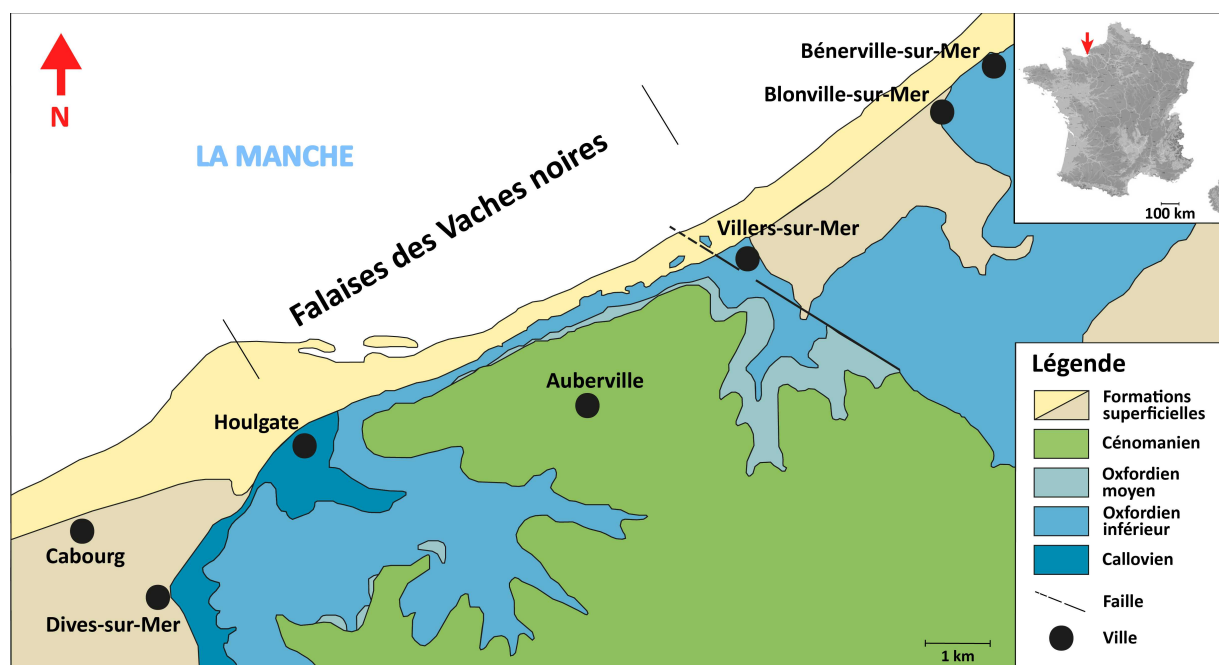


Figure 1 : Carte géologique simplifiée des Falaises des Vaches noires et du pays d'Auge, modifiée d'après [Lebrun & Courville \(2013\)](#).

II- Contexte géologique

Les Falaises des Vaches noires représentent une succession sédimentaire d'environ 70 m de haut, débutant par le Jurassique (Callovien supérieur), sur lequel se sont déposés des sédiments de l'Oxfordien inférieur, eux-mêmes surplombés par l'Oxfordien moyen. Il y a ensuite une lacune jusqu'au Cénomaniens où la série sédimentaire va reprendre et surmonter l'ensemble des Falaises des Vaches noires. Le Jurassique de ce site peut être séparé en 7 Formations (**Ann. 1**) ([Dugué, 1989](#)). Tout d'abord, la Formation des **Marnes de Dives**, une série terrigène de 20 m de marnes pyriteuses avec de fins niveaux sableux à la base et des niveaux carbonatés dans la partie sommitale. Elle est datée du Callovien supérieur (fin de la Zone à *Athleta* et Zone à *Lamberti*). La pyritisation y est forte et le registre fossile abondant. Les **Marnes de Villers** sont une formation terrigène de 25 m d'épaisseur, correspondant à des dépôts datés de l'Oxfordien inférieur (Zone à *Mariae*). La Formation est composée de marnes entrecoupées de

niveaux carbonatés. Le registre fossile est moins abondant, moins diversifié et avec une pyritisation moins prononcée. L'**Oolithe ferrugineuse de Villers** correspond à une série condensée de 2 m d'épaisseur datée de l'Oxfordien inférieur (Zone à Cordatum). Elle est caractérisée par des marnes et des calcaires oolithiques déposés dans un contexte de baisse du taux de sédimentation dont les épisodes carbonatés importants ont mené à la formation des niveaux calcaires. La Formation des **Argiles à Lophogregarea**, datée de l'Oxfordien inférieur (Zone à Cordatum) fait 5 à 6 m d'épaisseur. Elle est composée d'alternances marno-calcaires dans sa partie basale. Elle comporte également des biostromes dans la partie sommitale, allant de 20 à 40 cm d'épaisseur pour 10 m de large maximum et composés d'*Actinostreon gregareum* RÖDING, 1798 † (anciennement *Lophogregarea*) en position de vie. La Formation du **Calcaire d'Auberville** est caractérisée par des alternances marno-calcaires gréseuses discontinues sur une hauteur de 10,5 m et datées de l'Oxfordien moyen (Zone à Densiplicatum). Le **Calcaire oolithique de Trouville** est daté de l'Oxfordien moyen (Zone à Densiplicatum). Il est caractérisé par 6 à 20 m de calcaires oolithiques boueux (oomicrite) à texture packstone. Enfin, la Formation du **Coral-Rag**, datée de l'Oxfordien moyen (début de la Zone à Tenuiserratum), termine la série jurassique des Falaises des Vaches noires. Elle est caractérisée par une épaisseur variable, faisant de 2 m à 2,5 m d'épaisseur de calcaires biodétritiques péri-récifaux avec des stratifications obliques à Villers-sur-Mer. Tandis qu'à Bénerville-sur-Mer, elle est composée sur environ 2 m des roches de l'ancien récif corallien, témoignant d'une variation latérale de faciès entre les dépôts de Villers-sur-mer (péri-récifaux) et ceux de Bénerville-sur-Mer (récifaux).

III- Matériel et méthodes

Les fossiles étudiés proviennent du Jurassique des Falaises des Vaches noires (Callovien, Oxfordien inférieur et Oxfordien moyen) et de celles de Bénerville-sur-Mer (Oxfordien moyen). L'intégralité des fossiles provient des collections du Paléospace l'Odyssée et des collections de paléontologues amateurs (Coll. C. BARA, D. GENDRY, E. JOFES, P. MANCEAU, E. & G. PENNETIER et P. RIVETTE). Les collections étudiées sont conservées au Paléospace l'Odyssée (Coll. PALEOSPACE, P. MANCEAU) et dans des collections privées (Coll. C. BARA, D. GENDRY, E. JOFES, E. & G. PENNETIER, et P. RIVETTE). Au total, 410 échinodermes ont été étudiés. 2 familles d'Asteroidea et d'Ophiuroidea ont été identifiées, tandis qu'une classe de Crinoidea l'a été avec 2 genres pour 3 espèces. Chez les Echinoidea réguliers, 10 genres pour 10 espèces ont été déterminés et chez les Echinoidea irréguliers, 5 genres pour 5 espèces l'ont été. Les Echinoidea ont majoritairement été déterminés à partir de Cotteau (1867-1874), Cotteau (1875-1880), Cotteau (1880-1885) et de Nicolleau & Vadet (2010), tandis que les Crinoidea l'ont été à partir de Loriol (1877), Loriol (1878) et Loriol (1884-1889). La majorité des photographies ont été réalisées à l'aide d'un appareil photo TG-6 avec du stacking, à l'exception de certaines qui l'ont été avec le microscope de l'Université de Rennes. Enfin, l'ensemble des planches et des illustrations ont été réalisées avec les logiciels Photoshop 2021 et Adobe Illustrator 2020.

IV- Paléontologie systématique

a. Asteroidea

Ordre : Paxillosida PERRIER, 1884 ; **Famille** : Astropectinidae GRAY, 1840

Genre : *Asterias* LINNAEUS, 1758 ; **Espèce** : *Asterias deslonchampsii* MORIÈRE, 1878

Diagnose : D'après [Fernández et al. \(2014\)](#), bras généralement allongés, triangulaires, pointus, flancs droits, disque assez petit. Ossicules marginaux bien développés avec des facettes de contact plus petites que la longueur totale de l'ossicule.

Matériel étudié : Coll. E. JOFES, Coll. P. MANCEAU, Coll. E. & G. PENNETIER et Coll. P. RIVETTE ; **Fig. 2 – A à B et D à E**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires, Formations des Marnes de Dives, du Calcaire oolithique de Trouville et du Coral-Rag ; Callovien supérieur à Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Les plus entières sont en forme d'étoiles à 5 bras. *Bras* – Triangulaires, pointus, côtés droits, ossicules marginaux plus grands que les ossicules inframarginaux et bien développés.

Ordre : Valvatida PERRIER, 1884 ; **Famille** : Goniasteridae FORBES, 1841

Diagnose : Pentagonal à fortement étoilé. Épaisseur allant de fortement bombée à relativement plate. Arcs inter-radiaux +/- anguleux à droits. Surface abactinale avec une grande variabilité dans la morphologie des plaques (plaques polygonales distinctes et contiguës, plaques imbriquées ou disposées de manière irrégulière). Surface des plaques allant de lisse et nue à ornementée (grandes et petites épines, granules, plaques superficielles et pédicellaires). Plaques marginales généralement massives, mais formant de manière variable une périphérie bien définie, orientées soit latéralement, soit vers l'abactine, en deux séries distinctes : les supramarginales et les inframarginales, présentes depuis l'extrémité jusqu'à l'inter-radius. Plaques marginales pouvant avoir des granules, une absence d'épines ou des pédicellaires. Plaques actinales, contiguës, carrées à polygonales ou irrégulières, disposées en chevron. La série complète adjacente à la série des plaques adambulacraires devient plus irrégulière vers l'extrémité distale. La surface des plaques actinales présente un revêtement variable de granules, de petites épines ou de pédicellaires. Des structures primaires telles que des épines ou de grandes pédicellaires sont présentes chez certains taxons. Les plaques adambulacraires présentent des épines sulquées, plus ou moins étroites à épaisses, à extrémités émoussées ou pointues. La spination supplémentaire sur les plaques adambulacraires varie d'un aspect granuleux à un aspect plus épineux.

Matériel étudié : Coll. Paléospace (MPV 2018.2.1 et Coll. T. JUDET) ; **Fig. 2 – C**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires, Formations des Marnes de Dives ; Callovien supérieur

Description : *Forme générale* – En forme d'étoile à 5 bras. Les ossicules sont plus gros à l'apex des bras et très petits au centre. *Bras* – Grandes à la base, arrondis à l'apex. Ossicules inframarginaux petits, marginaux grands à l'exception des plus distants qui sont plus petits que les ossicules marginaux.

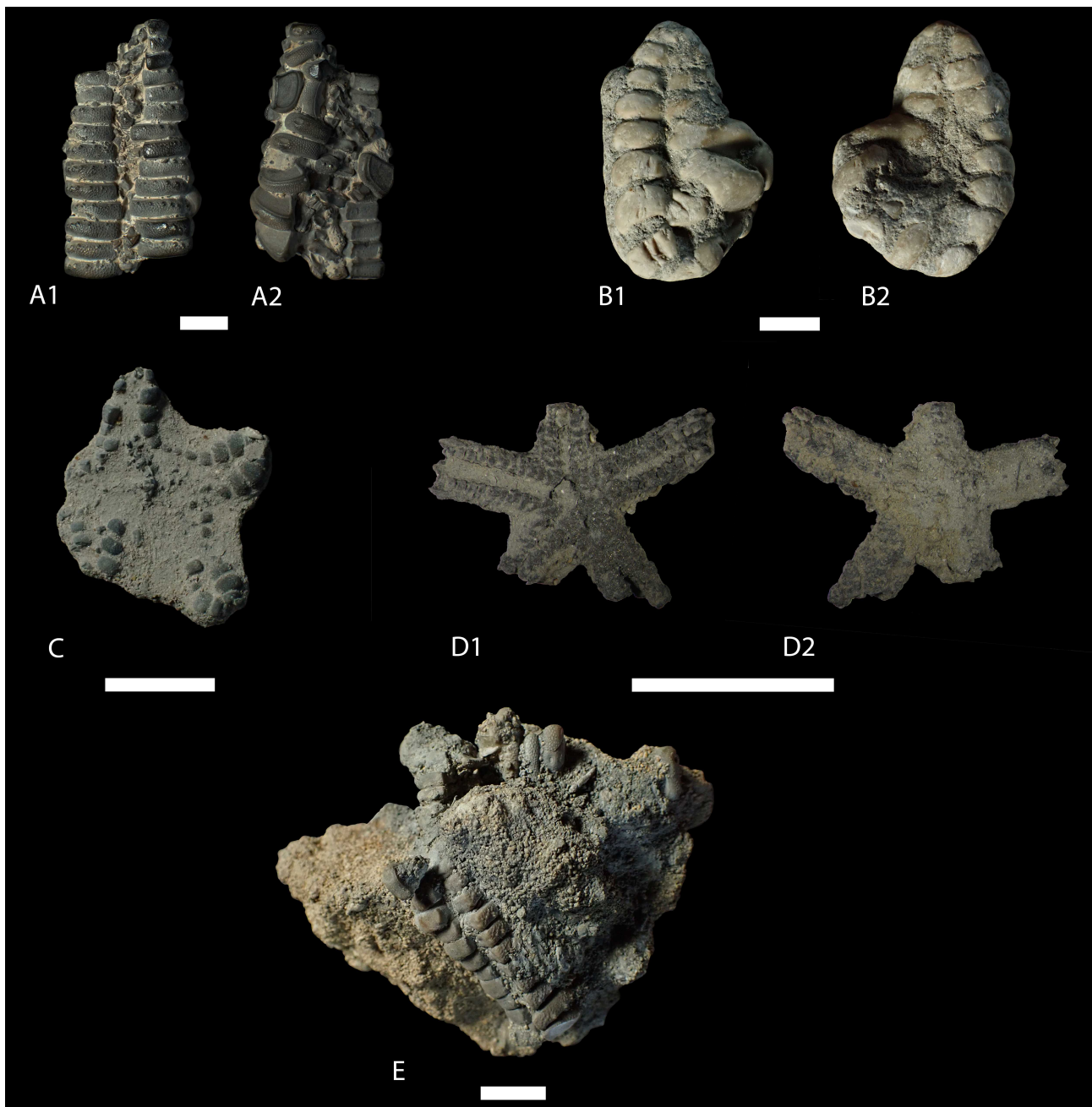


Figure 2 : Planche des Asteroidea du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A1-2 :** Astropectinidae indet. Coll. E. JOFES ; **B1-2 :** Astropectinidae indet. Coll. Paléospace (MPV 2018.2.1) ; **C :** Goniasteridae indet. Coll. Paléospace, Coll. T. JUDET ; **D1-2 :** Astropectinidae indet. Coll. P. MANCEAU ; **E :** Astropectinidae indet. Coll. P. RIVETTE. Échelle : 10 mm.

b. Ophiuroidea

Classe : Ophiuroidea GRAY, 1840

Diagnose : Disque central pentagonal à rond, nettement décalé par rapport aux 5 bras. Certaines espèces peuvent être différentes (6, 7 à 10 bras). Généralement de taille moyenne (disque = 3-50 mm). Longueur des bras généralement d'environ 2 à 3 fois le diamètre du disque.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER, Coll. Paléospace (MPV 2018.1.1) ; **Fig. 3 – A et B**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires, Formation des Marnes de Dives ; Callovien supérieur

Description : *Disque dorsal* – Rond, peu épais, diamètre de 2 mm. Forme générale en étoile. *Disque ventral* – Non visible. *Bras* – Bras proportionnellement très longs quand complets, 15 mm pour le plus complet du grand spécimen, les autres, incomplets font respectivement du plus grand au plus petit : 0,6 mm ; 0,4 mm ; 0,28 mm et 0,25 mm.

Remarques : Le spécimen **B** est différent de tous ceux du spécimen **A** (décrit ci-dessus) de par sa forme, la morphologie de ses bras et de son disque apical. Il s'agit probablement d'une autre espèce d'Ophiuroidea qu'il n'a cependant pas été possible d'identifier.

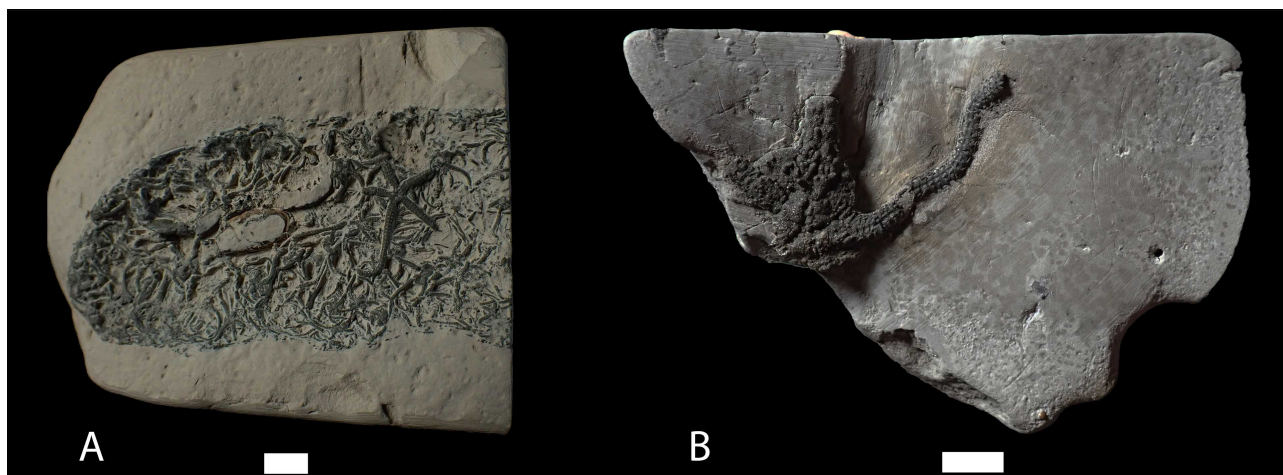


Figure 3 : Planche des Ophiuroidea du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A :** Accumulation d'Ophiuroidea indet. Coll. E. & G. PENNETIER ; **B :** Ophiuroidea indet. Coll. Paléospace (MPV 2018.1.1). Échelle : 10 mm.

c. Crinoidea

Ordre : Comatulida CLARK, 1908 ; **Famille :** Antedonidae NORMAN, 1865

Genre : *Solanocrinites* GOLDFUSS, 1831 † ; **Espèce :** *Solanocrinites tessonii* CARPENTER, 1880 †

Diagnose : Différent d'*Antedon costata* par des bourrelets bien plus saillants.

Matériel étudié : Coll. C. E & G PENNETIER ; **Fig. 4 – A1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires, Formation des Marnes de Dives ; Callovien supérieur

Description : *Ossicule centrodorsal* – Hémisphérique de côté, sub-pentagonal du dessus, partie supérieure bombée, partie inférieure légèrement concave. Diamètre de 13,8 mm, hauteur de 5,5 mm. Apex avec une petite étoile de 3 mm de diamètre. 5 séries de 2 dépressions, séparées des bourrelets saillants. Dépressions correspondant à la zone d'accroche des bras. La partie inférieure a une étoile à 5 bras orientés vers chacun des angles. Tous les bras de l'étoile n'atteignent pas les angles. Centre de l'étoile avec un trou de 1,2 mm de diamètre.

Ordre : Millericrinida SIEVERTS-DORECK, 1952 † ; **Famille** : Millericrinidae JAECKEL, 1918 †

Genre : *Millericrinus* d'ORBIGNY, 1840 † ; **Espèce** : *Millericrinus convexus* d'ORBIGNY, 1850 †

Diagnose : Tiges lisses, jointures convexes, chaque séparation formant un sillon.

Matériel étudié : Coll. Paléospace (MPV V1183) ; **Fig. 4 – B1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation des Marnes de Villers ? Formation des Argiles à Lophogregaria ; Oxfordien inférieur

Description : *Calice* – Aucun. *Tige* – Droite, lisse, entroques plus grandes en bas, séparées par un sillon avec une jointure en vaguelette, contour des entroques convexe. Face articulaire avec des traits droits, convergeant vers le centre, centre creux, plus grand (5 mm) vers la partie sommitale, petit (3 mm) vers le bas. *Crampons* – Tige ronde, lisse, articles de tailles relativement identiques, surface articulaire avec des rayons partant de l'extérieur vers l'intérieur, « racines » nombreuses, plongeant vers le bas.

Remarques : Les restes datés de l'Oxfordien sont des fragments de tiges isolées de la roche et sombres. Il est donc probable que ces restes proviennent d'une formation marneuse, soit les **Marnes de Villers** et/ou les **Argiles à Lophogregaria**. Mais la présence d'une *A. gregarium* collée à la tige et avec une matrice argileuse valide la Formation des **Argiles à Lophogregaria**. Le crampon associé est exempt de tubercules et la tige accrochée est identique aux fragments de tiges de l'espèce *M. convexus*, raison pour laquelle ce crampon est associé à cette espèce et non pas à l'espèce *Millericrinus horridus*, qui possède une tige tuberculée (Loriot, 1878).

Espèce : *Millericrinus horridus* d'ORBIGNY, 1841 †

Diagnose : Tige souvent arquée, +/- pentagonale. Articles étroits avec tubercule sur chacun des angles, rarement un tubercule, un point, ou les deux dans l'intervalle. Articles +/- convexes, presque plans, étoile pentagonale assez grande, creusée, très marquée sur face articulaire. Sillons rayonnants fins, égaux, du bord vers les rayons de l'étoile centrale. Tubercules pouvant se prolonger en épines s'allongeant en longs appendices arqués, parfois soudés à une tige voisine.

Matériel étudié : Coll. Paléospace (MPV V2015.1.1 ; MPV V1183 ; MPV V1182), Coll. C. BARA et Coll. D. GENDRY ; **Fig. 4 – C1-6** et **Fig. 5 – A et B**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation des Marnes de Dives, Formation des Marnes de Villers ? Formation de l'Oolithe ferrugineuse de Villers et Formation des Argiles à Lophogregaria, Callovien supérieur et Oxfordien inférieur

Description : *Calice* – Lisse, 2 rangées horizontales de 5 bombements, ceux en bas petits, en haut grands. Aspect bombé (face inférieure), creux (face supérieure). Base avec facette articulaire arrondie à sub-pentagonale, avec une étoile pentagonale assez grande, creusée, très marquée. L'apex présente une très grande étoile avec un trou de grande taille au milieu, faisant un peu plus de $\frac{1}{3}$ du diamètre. *Tige* – Arquée, pentagonale à ronde, d'épaisseur constante, tubercules sur les angles, un tubercule ou très rarement deux entre les angles. Sur les spécimens en connexion, une variation de la morphologie de la tige est observable. Certaines parties sont pentagonales, d'autres arrondies. Parfois les tubercules sont +/- abondants et se rejoignent pour former des disques. *Face articulaire* – Étoile autour du sillon intérieur, assez creusée, entourée de petits sillons de même taille, relativement fins et faisant $\frac{1}{3}$ de la face. *Crampon* – Tige pentagonale, tubercules aux angles de la tige et parfois entre. Racines horizontales.

Remarques : Même situation que pour *M. convexus*. Un des crampons est en connexion avec une *A. gregareum*, validant la présence de l'espèce dans la Formation des Argiles à *Lopha gregarea*.

Ordre : Isocrinida SIEVERTS-DORECK, 1952 ; **Famille** : Pentacrinitidae GRAY, 1842

Genre : « *Pentacrinus* » AGASSIZ, 1846 ; **Espèce** : « *Pentacrinus* » *normaniensis* de LORIOLE, 1887 †

Diagnose : Bras robustes (4 mm d'épaisseur maximum), articles relativement égaux. Pinnules assez courtes, diminuant de largeur et augmentant de longueur. Tige pentagonale (6 mm d'épaisseur maximum), faces peu profondément évidées, angles tranchants. Articles minces, peu carénés, relativement égaux. Carènes lisses, +/- granuleuses. Sutures serrées, crénelures visibles. Pétales étroits, lancéolés.

Matériel étudié : Coll. D. GENDRY ; **Fig. 4 – D1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation des Marnes de Dives et Formation des Marnes de Villers, Callovien supérieur et Oxfordien inférieur

Description : *Calice* – Aucun. *Bras* – Pinnules plus épaisses et grandes proches de la base, plus fines et petites vers la partie supérieure. *Tige* – D'épaisseur homogène, en forme d'étoile pentagonale, entroques plus épaisses en s'éloignant de la partie supérieure. Facettes articulaires avec un motif d'étoile, trou central très petit (environ 0,2 mm). Tige avec des départs de petits bras dans les creux des entroques. *Crampons* – Aucun.

Remarques : Les restes datés de l'Oxfordien sont des fragments de tiges isolées de la roche et sombres. Il est donc probable que ces restes proviennent d'une formation marneuse, soit les **Marnes de Villers** et/ou les **Argiles à Lopha gregarea**.

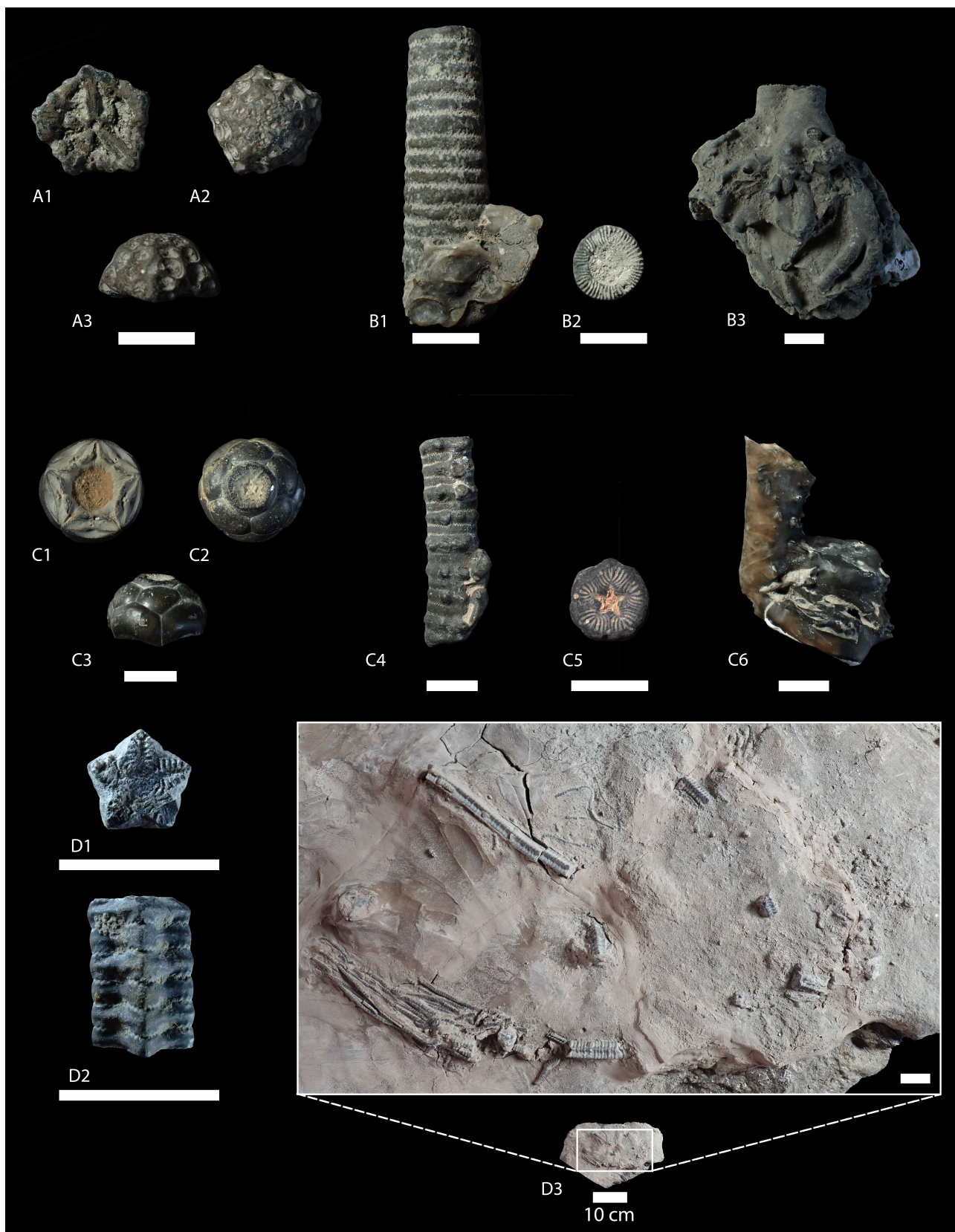


Figure 4 : Planche n°1 des Crinoïdes du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A1-3 :** Ossicule centrodorsal de *Solanocrinites tessoni* Coll. E. & G. PENNETIER ; **B1-3 :** *Millericrinus convexus* (**B1 :** Fragment de tige Coll. Paléospace (MPV V1183) ; **B2 :** Face articulaire Coll. Paléospace (MPV V1183) ; **B3 :** Crampon Coll. Paléospace (MPV V1182)) ; **C1-6 :** *Millericrinus horridus* (**C1-3 :** Calice Coll. Paléospace (MPV V2015.1.1) ; **C4 :** Fragment de tige Coll. Paléospace (MPV V1183) ; **C5 :** Face articulaire Coll. Paléospace (MPV V1182) ; **C6 :** Crampon Coll. Paléospace (MPV V1183)) ; **D1-3 :** « *Pentacrinus* » *normaniensis* (**D1-2 :** Fragment de tige Coll. Paléospace (MPV V1819-Bo) ; **D3 :** Spécimen en connexion anatomique Coll. C. BARA). Échelle : 10 mm, à l'exception du spécimen **D3** (Échelle : 100 mm).



Figure 5 : Planche n°2 des Crinoidea du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A :** *Millericrinus horridus* Coll. C. BARA ; **B :** *Millericrinus horridus* Coll. C. BARA. Échelle : 10 mm.

d. Echinoidea réguliers

Ordre : Arbacioida GREGORY, 1900 ; **Famille** : Glyptidae LAMBERT & THIERY, 1914 †

Genre : *Glypticus* AGASSIZ, 1840 † ; **Espèce** : *Glypticus hieroglyphicus* (GOLDFUSS, 1829) †

Diagnose : Aplati, hémisphérique. Canaux avec segments étroits, lancéolés, droits, sillonnés, avec 2 rangées régulières de petites verrues. Segments plus larges sur la face dorsale, avec 2 rangées de figures en relief et, à la base, 4 verrues plus grosses au-dessus d'une couronne de petites verrues.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 6 – A1-3**

Localité/stratigraphie : Bénerville-sur-Mer, Formation du Coral-Rag ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test de petite taille, aplati, circulaire, légèrement convexe au périmètre, épais, rapport H/D de l'ordre de 41,86 % (H : 9,2 mm ; D : 19,2 mm). *Appareil apical* – Centré, de taille moyenne, dicyclique, sub-circulaire, plaques génitales, ocellaires à motifs épistromaux. Plaques génitales et ocellaires avec des sutures. Plaques génitales sub-pentagonales, avec une dépression en position centrale entre le gonopore et le périmètre, gonopore central. Le bord interne de ces plaques formant un bourrelet entourant le périmètre lorsqu'elles ne sont pas abîmées. Plaques ocellaires cordiformes. *Tuberculation* – Tubercules marqués, mamelons non crénelés, non perforés, très petits, proches du périmètre/péristome, grossissant jusqu'à l'ambitus. Formes épistromales sur la face aborale. *Ambulacres* – Droits, pores ambulacraires en une rangée, plaques ambulacraires trigéminées, pores partie aborale unisériés. *Péristome* – Large ($1/2$ diamètre), circulaire, légèrement concave, échancré. *Périmètre* – Ouverture petite ($1/10^e$ diamètre), sub-ovale.

Ordre : Cidaroida CLAUS, 1880 ; **Famille** : Polycidaridae VADET, 1988 †

Genre : *Paracidaris* POMEL, 1883 † ; **Espèce** : *Paracidaris florigemma* (PHILLIPS, 1829) †

Diagnose : *Paracidaris* avec des tubercules interambulacraires primaires entourés d'un anneau de 14 à 16 tubercules scrobiculaires. Tubercules ambulacraires petits, en 2 colonnes séparées par une bande de granules.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 6 – B1-4**

Localité/stratigraphie : Bénerville-sur-Mer, Formation du Coral-Rag ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test de grande taille, ovale, aplati dans sa partie apicale, concave à la base, rapport H/D de l'ordre de 74,81 % (H : 32,3 mm ; D : 42,5 mm), circulaire. *Appareil apical* – Non visible. *Tuberculation* – Tubercules larges, mamelons perforés, crénelés, plus gros vers la région apicale. Aréoles rondes, entourées de 14 granules sauf quand elles sont proches du péristome. Granules scrobiculaires lisses (région orale), légèrement crénelés (région anale). Cercles scrobiculaires tangents de l'ambitus au péristome. Tubercules extrascrobiculaires dans une dépression entre les 2 colonnes de plaques interambulacraires. Rapport du diamètre mamelon/aréole faisant 32,22 %. *Ambulacres* – Sinueux, étroits. Pores séparés par une cloison légèrement surélevée. *Péristome* – Large (environ 47,05 % du diamètre). *Périmètre* – Non conservé. *Radioles* – Fusiformes, crénelées à la base, col court, tige recouverte de nervures verticales perliformes surmontées d'une épine courte.

Famille : Cidaridae GRAY, 1825 ; **Genre** : *Abelleicidaris* VADET, 1991 †

Diagnose : Mamelons moyens, granules scrobiculaires moyens. Tubercules des aires interambulacraires percés, les supérieurs sont crénelés. Aires interambulacraires avec rarement plus de 6 tubercules. Radioles ⁺/. pyriformes, avec des rangées de tubercules régulièrement ornés d'épines droites, orientées vers l'apex. Collerette longue.

Matériel étudié : Coll. C. BARA et Coll. P. RIVETTE ; **Fig. 6 – C1-4**

Localité/stratigraphie : Villers-sur-Mer, Formation des Marnes de Dives ; Callovien supérieur

Description : *Forme générale* – Test ovale (déformé), probablement circulaire initialement, aplati, partie inférieure et supérieure sub-plane à légèrement convexe. Rapport H/D de l'ordre de 44,15 % (H : 15,1 mm ; D : 34,2 mm). *Appareil apical* – Assez grand, dicyclique, plaques génitales pentagonales, gonopore centré. Plaques ocellaires sub-triangulaires, concaves au départ des ambulacres. *Tuberculation* – Aires interambulacraires avec tubercules perforés, crénelés (crénelures moins visibles proches du péristome), aréoles grandes, nombre de granules scrobiculaires variable. 6 tubercules interambulacraires. Rapport du diamètre mamelon/aréole mesurant 22,72 %. *Ambulacres* – Sinueux, pores en simple paire, séparés par deux rangées de granules. *Péristome* – Sub-pentagonal, grand (environ $\frac{1}{3}$), sans échancrures. *Périprocte* – Non visible. *Radioles* – Les principaux sont droits, cylindriques, très allongés, très ornementés. Ornementation en pointes, striées, reliées aux précédentes et orientées vers l'apex. Collerette longue, finement ornementée. Anneau marqué, avec des stries perpendiculaires. Bouton petit, avec l'accroche avec des protubérances marquées. Le radiole figuré, incomplet, fait 42 mm.

Remarque : L'oursin (**Ann. 5 – C1-3**) provient de la Coll. P. RIVETTE, tandis que le radiole (**Ann. 5 – C4**) provient de la Coll. C. BARA où il a été retrouvé en connexion avec un spécimen moins complet et plus fragmentaire. C'est la raison pour laquelle ces deux spécimens ont été utilisés pour figurer ce genre. Le test étant assez écrasé, le rapport H/D n'est pas indicateur des mesures de l'organisme avant son décès et ne permettent pas de déterminer l'espèce ou le genre.

Ordre : Hemicidaroida BEURLIN, 1937 † ; **Famille** : Hemicidaridae WRIGHT, 1857 †

Genre : *Hemicidaris* AGASSIZ, 1838 † ; **Espèce** : *Hemicidaris intermedia* (Fleming, 1828) †

Diagnose : Circulaire à sub-pentagonal, ambulacres proéminents, ambitus au tiers de la hauteur. Disque apical moyen (environ $\frac{1}{3}$ du diamètre). Plaques génitales inégales, gonopores près du bord externe. Périprocte grand. Ambulacres sinueux, rétrécissant vers le péristome/périprocte, s'élargissant brusquement à l'ambitus. Région sub-apicale à l'ambitus avec des tubercules ambulacraires primaires faiblement perforés/crénelés. Tubercules secondaires densément espacés, entourant chaque tubercule primaire. Sous l'ambitus, tubercules primaires grands, fortement perforés/crénelés, entourés de quelques petits tubercules secondaires. Vers la face adorale, les tubercules primaires sont progressivement plus petits, plaques trigéminées. Pores unisériées de l'apex à l'ambitus. Aires interambulacraires larges, avec 8 à 9 plaques par colonne chez les spécimens les plus grands. Un tubercule primaire, de grande taille par plaque, perforé, fortement crénelé, mamelon petit, aréole étroite. Aréoles coalescentes vers le péristome. Tubercules miliaires peu nombreux, dispersés parmi les tubercules scrobiculaires. Péristome large (environ 50 % du diamètre), fortement et profondément échancré. Radioles longs, cylindriques, pointus, lisses. Col court, s'élargissant vers l'anneau, strié, nettement marqué, strié verticalement. Base étroite, légèrement plus longue que le col.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 6 – D1-3**

Localité/stratigraphie : Bénerville-sur-Mer, Formation du Coral-Rag ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test très haut, renflé, gibbeux, rapport H/D de l'ordre de 67,23 % (H : 19,7 mm ; D : 29,3 mm). *Appareil apical* – Dicyclique, gonopores sub-centraux à légèrement excentrés vers la droite des plaques. Plaque n°3 avec une malformation (2 gonopores). Plaque génitale impaire légèrement plus grande que les autres, spongieuse. Plaques génitales paires couvertes de fins granules. Plaques ocellaires petites, plus larges que hautes. *Tuberculation* – Tubercules très développés, en cônes, mamelons de taille moyenne, fortement crénelés. Tubercules des plaques ambulacraires plus grands proches du périprocte, petits et nombreux quand éloignés. Rapport du diamètre mamelon/aréole faisant 31,74 %. *Ambulacres* – Étroits, légèrement ondulés. Pores en simples paires, resserrés, plus massifs sur la face inférieure. *Péristome* – Grand ($1\frac{1}{2}$ diamètre), fortement échancré. *Périprocte* – Centré, de taille moyenne, ouverture sub-circulaire. *Radioles* – Longs, massifs, lisses, striés longitudinalement à la loupe binoculaire, anneau peu développé, crénelé.

Famille : Pseudodiadematidae POMEL, 1883 † ; **Genre** : *Pseudodiadema* POMEL, 1883 †

Espèce : *Pseudodiadema pseudodiadema* (LAMARCK, 1816) †

Diagnose : Grand, large, circulaire, sub-hémisphérique, légèrement déprimé en dessus, presque plan en-dessous. Zones porifères droites. Pores rapprochés, séparés par petit renflement granuliforme, en paires serrées, horizontales, obliques (ambitus, face inférieure), nombreuses au péristome. Aires ambulacraires assez larges, 2 rangées de tubercules saillants, perforés, crénelés, serrés, scrobiculés, diminuant de taille vers sommet/péristome. Scrobicules coalescents (ambitus, face inférieure). Tubercules secondaires crénelés, perforés, finement mamelonnés, formant une série sub-sinueuse assez régulière au milieu des tubercules principaux. Granules abondants, très inégaux, plus fins, en cercles autour des gros tubercules principaux/secondaires, épars parfois crénelés, perforés, mamelonnés, tendant à se confondre avec les plus petits tubercules secondaires. Aires interambulacraires larges, 2 rangées de tubercules de même nature que ceux qui couvrent les aires ambulacraires, mais plus développés, espacés, fortement scrobiculés et 14 par série. Tubercules secondaires abondants, inégaux, irrégulièrement disposés, nombre variant selon la taille. Granules intermédiaires $\pm$ abondants, très inégaux, groupés en cercles/demi-cercles autour des tubercules principaux et secondaires. Gros granules, perforés, mamelonnés, tendant à se confondre avec les petits tubercules secondaires. Péristome grand, sub-décagonal, fortement échancré, entailles relevées sur les bords. Périprocte irrégulièrement arrondi. Appareil apical sub-pentagonal, granuleux. Plaques génitales anguleuses, perforées environ au milieu, inégales. Plaque madréporique plus grande, saillante. Plaques ocellaires triangulaires, à l'angle externe des plaques génitales. Radioles allongés, grêlés, aciculés à leur extrémité, cylindriques, finement striés. Pas de collerette. Bouton bien développé, anneau saillant, strié.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 6 – E1-4**

Localité/stratigraphie : Bénerville-sur-Mer, Formation du Coral-Rag ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test grand, large, rapport H/D de l'ordre de 53,14 % (H : 33,0 mm ; D : 62,1 mm), circulaire, légèrement convexe au périprocte et faiblement concave à plan au péristome. *Appareil apical* – Moyen, sub-pentagonal, dicyclique, plaques génitales grandes, plaque madréporique plus grande. Gonopores sub-centraux. *Tuberculation* – Très granuleux. Tubercules principaux mamelonnés, crénelés, diminuant de taille et coalescents vers l'ambitus et le périprocte. 2 rangées droites de 20 tubercules, scrobicules coalescents (péristome, ambitus) dans les

aires ambulacraires. Rangées séparées par ligne sinueuse de granules. 2 colonnes de 14 gros tubercules dans les aires interambulacraires. *Ambulacres* – Droits, pores en simples paires, petits vers le péripacte, augmentant progressivement de taille jusqu'à l'ambitus. Pores disposés à l'horizontale avant l'ambitus et obliquement après. *Péristome* – Rond, grand (environ 40 % du diamètre), fortement échancré. *Péripacte* – Sub-pentagonal, de taille moyenne (environ $\frac{1}{12}$ du test). *Radioles* – L'unique radiole est petit, allongé, fin, strié, cylindrique, anneau visible et crénelé, collerette inexistante ou extrêmement fine, base importante.

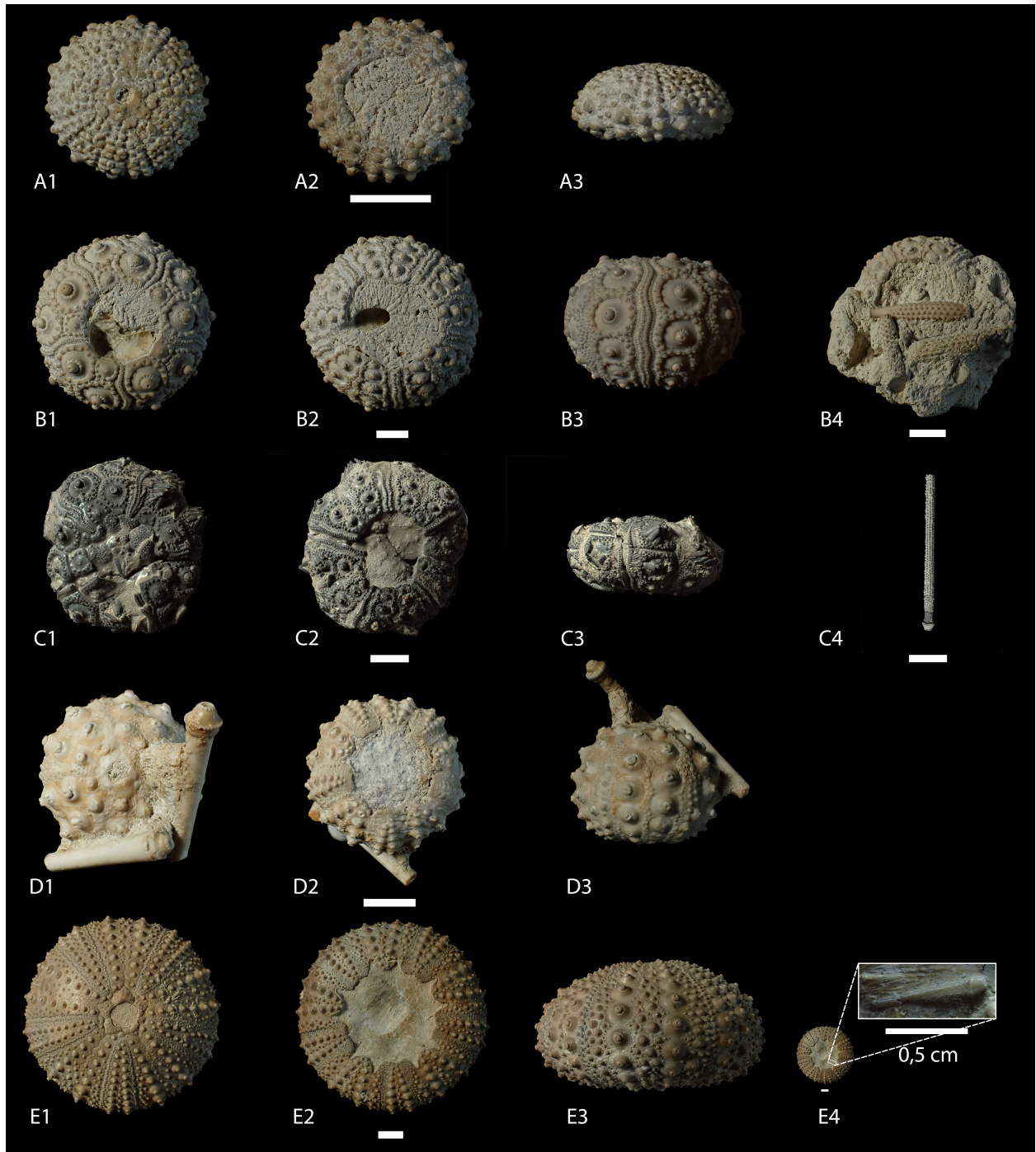


Figure 6 : Planche n°1 des Echinoidea réguliers du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A1-3 :** *Glypticus hieroglyphicus*, Coll. E. & G. PENNETIER ; **B1-4 :** *Paracidaris florigemma* (**B1-3 :** Test Coll. E. & G. PENNETIER ; **B4 :** *Paracidaris florigemma* avec les radioles en connexion Coll. E. & G. PENNETIER) ; **C1-4 :** *Abelleicidaridaris* sp. (**C1-3 :** Test Coll. P. RIVETTE ; **C4 :** Radiole Coll. C. BARA) ; **D1-3 :** *Hemicidaridaris intermedia* Coll. E. & G. PENNETIER ; **E1-4** *Pseudodiadema pseudodiadema* Coll. E. & G. PENNETIER. Échelle : 10 mm, à l'exception du spécimen **E4** (Échelle : 5 mm).

Ordre : Phymosomatoida MORTENSEN, 1904 † ; **Famille** : Diplopodiidae SMITH & WRIGHT, 1993 †

Genre : *Diplopodia* McCOY, 1848 † ; **Espèce** : *Diplopodia versipora* (WRIGHT, 1857) †

Diagnose : *Diplopodia* avec des paires de pores bisériées (ambitus à surface aborale). Tubercules secondaires différenciés, sur les plaques aborales des zones interambulacraires. Disque apical grand ($\frac{2}{3}$ diamètre péristome).

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 7 – A1-3**

Localité/stratigraphie : Bénerville-sur-Mer, Formation du Coral-Rag ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test petit, aplati, rond, rapport H/D de l'ordre de 31,67 % (H : 5,1 mm ; D : 16,1 mm). *Appareil apical* – Non conservé. *Tuberculation* – Très peu tuberculé (faces inférieure, supérieure), fortement tuberculé à l'ambitus. Aires ambulacraires, interambulacraires avec 2 séries de gros tubercules, perforés, légèrement crénelés, plus gros à l'ambitus, plus petits proches du périprocte/péristome. Séries des aires ambulacraires distinctes jusqu'au périprocte (coalescentes). *Ambulacres* – Droits, d'épaisseur homogène, pores bisériés. *Péristome* – Sub-pentagonal, faiblement échancré, grand (environ 41 % du diamètre). *Périprocte* – Sub-pentagonal, environ 1/4 du diamètre.

Famille : Polydiadematidae HESS, 1972 † ; **Genre** : *Polydiadema* LAMBERT, 1888 †

Espèce : *Polydiadema mamillanus* ROEMER, 1836 †

Diagnose : D'après [Smith \(2016\)](#), même diagnose pour l'espèce que le genre *Polydiadema* : Diplopodiidae avec des paires de pores unisériées. Plaques interambulacraires avec un tubercule primaire, et sans tubercules secondaires, granulation avec une unique rangée à côté des bords des plaques interambulacraires ambiales.

Matériel étudié : Coll. J.J. GUIOMAR ; **Fig. 7 – B1-2**

Localité/stratigraphie : Villers-sur-Mer, Formation du Calcaire d'Auberville ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Ovale, sub-plan, légèrement creux rapport H/D de l'ordre de 44,78 % (H : 10,3 mm ; D : 23,0 mm). *Appareil apical* – Absent. *Tuberculation* – Tubercules crénelés, perforés, augmentant de taille du péristome à l'ambitus, toujours coalescents. Aires ambulacraires avec 2 séries de tubercules, séparées par un fin renflement granuliforme légèrement sinueux. Aires interambulacraires avec 2 séries de tubercules légèrement plus espacés que ceux de l'aire ambulacraire, séparés eux aussi par un renflement granuliforme avec des tubercules plus grands que ceux de l'aire ambulacraire. *Ambulacres* – Droits, pores en simple paire légèrement obliques. *Péristome* – Grand (>50 % de la largeur du test), fortement échancré. *Périprocte* – Non visible.

Remarques : Le test est accompagné d'un échinide régulier du genre *Hemicidaris*.

Ordre : Stomopneustoida KROH & SMITH, 2010 ; **Famille** : Stomechinidae POMEL, 1883 †

Genre : *Phymechinus* DESOR, 1856 † ; **Espèce** : *Phymechinus mirabilis* AGASSIZ, 1846 †

Diagnose : Grand, circulaire, haut, convexe au-dessus, bords arrondis, sub-plan en dessous. Zones porifères droites, larges, granuleuses, pores en doubles paires formant deux séries assez régulières. Pores plus nombreux autour du péristome, séparés par un léger renflement granuliforme. Plaque ambulacraire avec 5 à 6 paires de pores. Aires ambulacraires étroites, avec 2 rangées de tubercules principaux ni crénelés ni perforés, saillants, espacés, fortement mamelonnés. Tubercules assez homogènes, diminuant de taille proches du sommet. Peu de granules intermédiaires, hétérogènes, pouvant être mamelonnés. Aires interambulacraires avec 2 grosses rangées de tubercules de même

nature que ceux des aires ambulacraires, légèrement plus volumineux, surtout à la face supérieure. Tubercules secondaires plus petits, fortement mamelonnés, ⁺/. abondants, formant des rangées entre les séries principales, irrégulières et disparaissant au-dessus de l'ambitus. Tubercules plus petits, inégaux, coalescents, mélangés aux tubercules secondaires. Milieu des aires interambulacraires ⁺/. nu et déprimé proche du sommet. Péristome grand, fortement échancré. Périprocte grand, sub-circulaire. Appareil apical peu solide, pentagonal. Plaques génitales perforées loin du bord, plaque madréporiforme plus grande. Plaques ocellaires étendues.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 7 – C1-3**

Localité/stratigraphie : Bénerville-sur-Mer, Formation du Coral-Rag ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test assez grand, rond à sub-pentagonal en vue du dessus, bombé en haut, légèrement concave à la face inférieure. Rapport H/D de l'ordre de 48,53 % (H : 21,5 mm ; D : 44,3 mm). *Appareil apical* – Hémicyclique, plaque madréporique spongieuse, grande, gonopore sub-central, plaques génitales pentagonales, grandes. Plaques ocellaires de tailles similaires aux génitales. *Tuberculation* – Tubercules principaux non crénelés, non perforés, fortement mamelonnés, coalescents à la face inférieure, en séries droites, les plus gros près de l'ambitus, les plus petits près du péristome/périprocte. Tubercules secondaires parfois mamelonnés, ni perforés, ni crénelés, disposés aléatoirement. Aires ambulacraires avec 2 séries de tubercules principaux séparés par des petits granules (disposés aléatoirement et parfois mamelonnés) vers l'ambitus, petits granules disparaissant vers le péristome/périprocte. Aires interambulacraires avec 2 séries de tubercules primaires allant du péristome au périprocte. Tubercules principaux entre les 2 séries juste sous l'ambitus et disparaissant avant d'atteindre ce dernier. À partir de l'ambitus jusque avant le périprocte il y a des tubercules secondaires et des petits granules disposés aléatoirement. Le milieu de l'aire est nu et légèrement déprimé proche du périprocte. *Ambulacres* – Droits, coalescents très proche du périprocte, avec des pores en double paires obliques. *Péristome* – Très grand, faisant environ 45 % de la largeur, fortement échancré. *Périprocte* – Petit (environ 15 % du diamètre).

Ordre : Salenioida DELAGE & HÉROUARD, 1903 ; **Famille** : Acrosaleniidae GREGORY, 1900 †

Genre : *Milnia* HAIME, 1849 † ; **Espèce** : ?*Milnia* cf. *angularis* AGASSIZ, in AGASSIZ & DESOR, 1847 †

Diagnose : Moyen à petit, sub-pentagonal, un peu bombé au-dessus, concave au-dessous. Zones porifères droites, petits pores simples, ronds, séparés par un renflement granuliforme, en simples paires, légèrement obliques. Aires ambulacraires étroites, resserrées près du sommet et de la base. Aires interambulacraires larges, avec 2 rangées de tubercules plus larges à l'ambitus, devenant brusquement très petits à la face supérieure. Scrobicules de l'ambitus et de la face inférieure lisses, elliptiques, déprimés, se touchant par la base.

Matériel étudié : Coll. Paléospace (MPV J1181) ; **Fig. 7 – D1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation de l'Oolithe ferrugineuse de Villers ; Jurassique, Oxfordien inférieur

Description : *Forme générale* – Test de petite taille, rapport H/D de l'ordre de 33,68 % (H : 03,2 mm ; D : 9,50 mm), de forme sub-pentagonale, légèrement déprimé en-dessous et très faiblement concave au-dessus. *Appareil apical* – Non conservé. *Tuberculation* – Aires ambulacraires petites, étroites, sans tubercules principaux apparents. Aires interambulacraires avec des gros tubercules, assez peu nombreux (potentiellement 5 à 6), diminuant de taille en s'éloignant de l'ambitus. Les scrobicules sont coalescents proches du péristome. *Ambulacres* – Droits, assez

étroits. Pores ambulacraires légèrement obliques, disposés en simple paire. *Péristome* – Encore dans le sédiment. *Périprocte* – De forme sub-pentagonale, très érodé, assez grand, faisant un peu moins de la moitié de la largeur du test.

Remarques : Le test est très érodé, toute la granulation est lisse et l'appareil apical ainsi que le péristome ne sont pas observables. Il est possible de placer cet oursin dans le genre ?*Milnia* et non dans le genre *Salenia* GRAY, 1835 car il est daté du Jurassique à l'inverse du genre *Salenia*, uniquement retrouvé à partir du Crétacé. De plus, il est possible d'attribuer l'espèce ?*Milnia* cf. *angularis* qui, d'après [Saucède & Gendry \(2014\)](#) est la seule espèce du genre *Milnia* aux Falaises des Vaches noires.

Genre : *Stomechinus* DESOR, 1856 † ; **Espèce** : *Stomechinus perlatus* (AGASSIZ, 1840) †

Diagnose : Test grand, renflé, ambitus arrondi. Tubercules interambulacraires primaires non différenciés des secondaires sur les plaques ambiales et aborales. Tubercules alignés en une rangée décalée continue et occupant +/- toute la hauteur des plaques à l'ambitus. Zone interradiaire nue. Phyllodes bien développés. Zones ambulacraires à l'ambitus avec 4 à 6 colonnes de grands tubercules.

Matériel étudié : Coll. D. GENDRY ; **Fig. 7 – E1-3**

Localité/stratigraphie : Villers-sur-Mer, Formation du Calcaire d'Auberville ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test haut, sub-circulaire, bombé de côté, sub-plan à légèrement concave en-dessous, rapport H/D de l'ordre de 72,61 % (H : 28,9 mm ; D : 39,8 mm). *Appareil apical* – Grand (environ 1/10^e du test), dicyclique, de forme sub-quadrangulaire, plaque madréporique grande, perforée comme le reste des plaques génitales. *Tuberculation* – Tubercules abondants, les plus gros sont au niveau du péristome et diminuent vers l'appareil apical. Aires ambulacraires avec 4 séries de gros tubercules, mamelonnés, non perforés, non crénelés, dont seules les 2 extérieures atteignent le périprocte. Entre l'ambitus et le périprocte, il y a une zone exempte de tubercules. Aires interambulacraires avec 4 séries de gros tubercules, la troisième en partant de l'ambulacre continue jusqu'au périprocte. Intérieur aire ambulacraire nu. *Ambulacres* – Droits, épaisseur constante, pores en simples paires, légèrement obliques, alternance de 2 paires côte-à-côte et d'une paire. *Péristome* – Non visible. *Périprocte* – Partiellement visible, de taille moyenne à petite, semblant être sub-quadrangulaire.

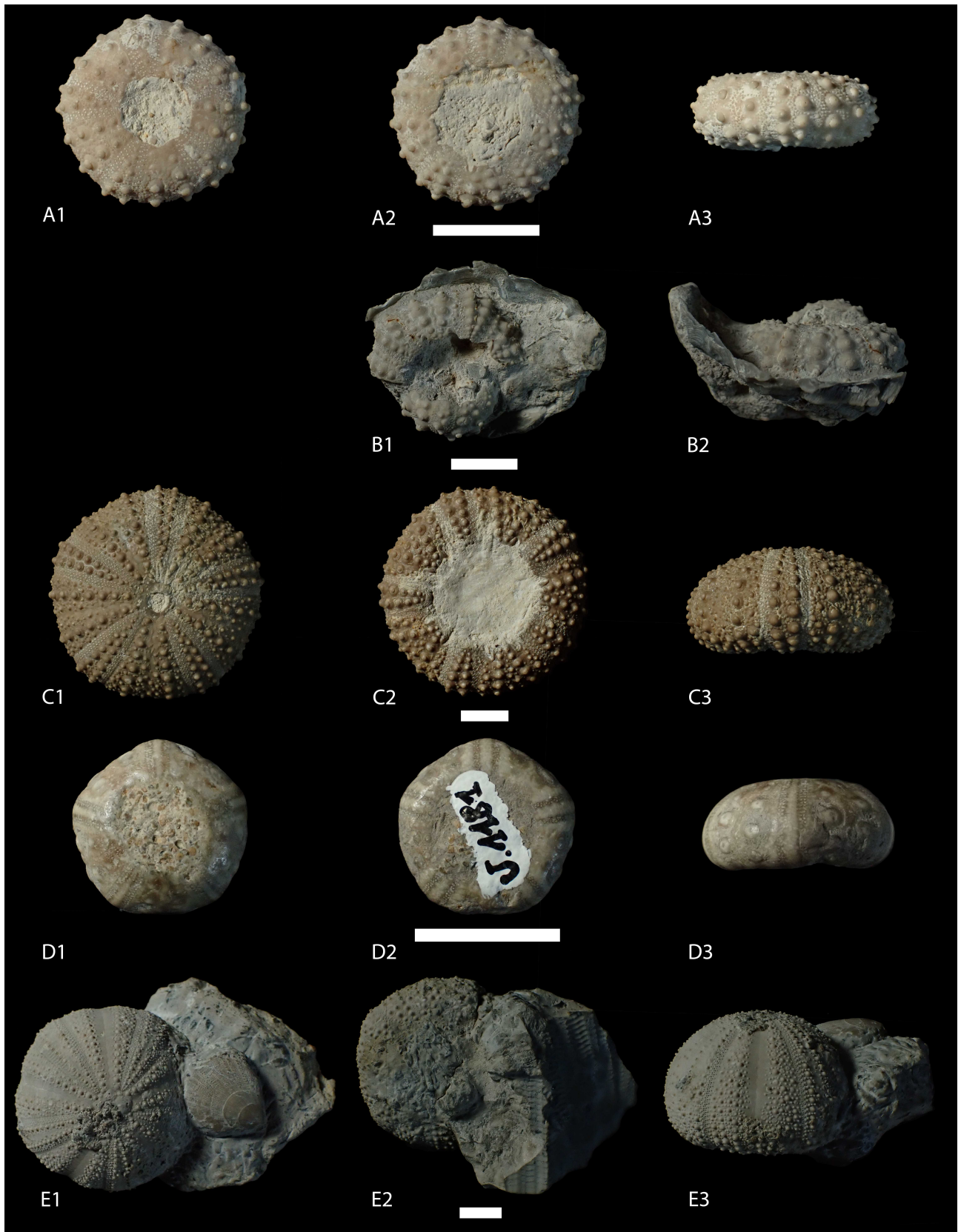


Figure 7 : Planche n°2 des Echinoidea réguliers du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A1-3 :** *Diplopodia versipora* Coll. E. & G. PENNETIER ; **B1-2 :** *Polydiadema mamillanus* avec un *Hemicidaris* sp. Coll. D. GENDRY ; **C1-3 :** *Phymechinus mirabilis* Coll. E. & G. PENNETIER ; **D1-3 :** *?Milnia* cf. *angularis* Coll. Paléospace ; **E1-3 :** *Stomechinus perlatus* Coll. J.J. GUIOMAR. Échelle : 10 mm.

e. Echinoidea irréguliers

Ordre : Pygasteroida DURHAM & MELVILLE, 1957 † ; **Famille** : Pygasteridae LAMBERT, 1900 †

Genre : *Macropygus* POMEL, 1883 † ; **Espèce** : *Macropygus gresslyi* AGASSIZ, 1839 †

Diagnose : Grand, sub-pentagonal, face supérieure renflée, inférieure sub-plane. Appareil apical sub-central, un peu rejeté en arrière. Aires ambulacraires droites, resserrées au sommet, s'élargissant vers l'ambitus, les postérieures un peu moins longues que les autres et légèrement recourbées à leurs extrémités. Pores hétérogènes (internes arrondis, externes allongés et sub-circulaires), en paires horizontales et serrées à la face supérieure, obliques et espacées à la face inférieure. 4 à 6 rangées de tubercules dans les aires ambulacraires, les 2 rangées externes vont du péristome au sommet et les intermédiaires disparaissent au-dessus de l'ambitus au profit de quelques tubercules isolés proches du sommet. Aires interambulacraires avec une vingtaine de rangées de petits tubercules vers l'ambitus dont les 2 principales vont au sommet. Périprocte grand, pyriforme, du sommet jusqu'aux $\frac{2}{3}$ de l'aire interambulacraire postérieure.

Matériel étudié : Coll. Paléospace (MPV 2020.3.1692) ; **Fig. 8 – A1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation du Calcaire d'Auberville ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Hauteur du test 14,5 mm, rapport H/D de l'ordre de 36,25 % (H : 14,5 mm; D : 40 mm), forme sub-pentagonale à circulaire. *Appareil apical* – Non visible. *Tuberculation* – 4 séries dans les zones ambulacraires et 12 dans les zones interambulacraires à l'ambitus. De taille relativement homogène, tubercules très serrés, enfoncés dans le test. *Ambulacres* – Droits, peu épais, composés de pores disposés en simples paires. *Péristome* – Non visible. *Périprocte* – Sur la face supérieure, de grande taille (environ $\frac{1}{3}$ du diamètre), pyriforme, très proche de la face inférieure.

Ordre : Holoctypoida DUCAN, 1889 † ; **Famille** : Holoctypidae LAMBERT, 1900 †

Genre : *Holoctypus* DESOR, 1842 † ; **Espèce** : *Holoctypus cf. depressus* DESOR, 1842 †

Diagnose : Test moyen, circulaire, légèrement pentagonal. Face supérieure bombée, face inférieure plane à sub-concave. Appareil apical centré. Aires ambulacraires resserrées au sommet, s'élargissant avant l'ambitus. Zones porifères avec des petits pores, sub-égaux, un peu obliques à la face supérieure, beaucoup plus à l'inférieure. Tubercules petits, écartés, réguliers à la face supérieure, 4 à 6 rangées à l'ambitus dans les aires ambulacraires, 16-20 dans les aires interambulacraires, rangées disparaissant vers le sommet. Seules les 2 rangées principales atteignent le sommet. Tubercules plus gros, fortement scrobiculés à la face inférieure. Péristome arrondi, fortement échancré, dans une dépression. Périprocte ovale, allongé, très grand, allant presque du bord au péristome. Appareil apical très petit, sub-pentagonal, avec 4 plaques génitales paires, irrégulières, perforées, 5^e plaque impaire sans trace de perforation. 5 plaques ocellaires petites, triangulaires, finement perforées. Plaque génitale antérieure droite spongieuse, saillante, au milieu de l'appareil.

Matériel étudié : Coll. D. GENDRY ; **Fig. 8 – B1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation du Calcaire oolithique de Trouville ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test de petite taille, rapport H/D de l'ordre de 41,81 % (H : 4,60 mm ; D : 11,0 mm), forme ronde. *Appareil apical* – Très petit (environ $\frac{1}{10}$ largeur), gonopore sub-central. *Tuberculation* – Très

petits tubercules, crénelés, mamelons perforés. Peu nombreux sur la face supérieure, face inférieure fortement tuberculée et avec des tubercules bien plus gros. *Ambulacres* – Ambulacres droits, composés par des simples paires de pores, obliques. *Péristome* – Centré, sub-circulaire, profond, environ $\frac{1}{4}$ diamètre, échancré. *Périprocte* – Sous l'ambitus, formant une dépression très importante. Fracturé, probablement de forme ovale.

Remarques – La partie supérieure du test est relativement mal conservée (ambulacres, tubercules partiellement ou totalement effacés). Le spécimen a été nommé *Holectypus* cf. *depressus* (espèce retrouvée à Villers-sur-Mer). Il est distinguable de *Holectypus corallinus* d'ORBIGNY, 1850 par les tubercules homogènes relativement uniformes et en séries linéaires.

Ordre : Cassiduloida CLAUS, 1880 ; **Famille** : Clypeidae LAMBERT, 1898 †

Genre : *Mepygurus* AGASSIZ, 1839 † ; **Espèce** : *Mepygurus depressus* AGASSIZ, 1840 †

Diagnose : Test sub-orbiculaire, ou allongé, légèrement déprimé à l'avant, rostré à l'arrière. Face supérieure convexe, inférieure déprimée, concave. Zones interambulacraires basales très rembourrées. Appareil apical sub-central à excentré vers l'avant, légèrement proéminent, petit. Aires ambulacraires pétaloïdes, zones porifères très grandes, rétrécies dans le quart inférieur de la face dorsale. Périprocte allongé, s'ouvrant près du bord postérieur dans une profonde dépression.

Matériel étudié : Coll. E. & G. PENNETIER ; **Fig. 8 – C1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation de l'Oolithe ferrugineuse de Villers ; Jurassique, Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test de très grande taille, rapport H/D de l'ordre de 39,61 % (H : 41,2 mm ; D : 104 mm), forme sub-pentagonale, test épais, face supérieure fortement bombée, inférieure concave. *Appareil apical* – Non conservé, probablement petit. *Tuberculation* – Abondamment tuberculé, tubercules très petits, homogènes, légèrement plus gros vers l'ambitus. *Ambulacres* – Très longs, peu épais, fusiformes, avec 2 colonnes de pores serrés, plats, très allongé vers l'extérieur, s'agrandissant du péristome à l'ambitus. Celui vers l'intérieur de l'aire ambulacraire est beaucoup moins large, augmentant très légèrement de taille du péristome à l'ambitus. Taille des 2 pores diminuant proche de l'ambitus où ils se rejoignent et forment un pore. *Péristome* – Non visible. *Périprocte* – Au milieu de la face orale, vers l'avant, juste sous l'ambitus, formant une crevasse bien marquée.

Famille : Nucleolitidae AGASSIZ & DESOR, 1847 † ; **Genre** : *Nucleolites* LAMARCK, 1801 †

Espèce : *Nucleolites scutatus* LAMARCK, 1816 †

Diagnose : Taille moyenne, sub-carré, arrondi en avant, échancré en arrière. Face supérieure +/- bombée. Face inférieure pulvinée, concave au milieu. Sommet sub-central vers l'avant. Aires ambulacraires postérieures plus longues, sub-flexueuses, antérieures, droites, moins larges. Zones porifères de la face supérieure transverses, sub-verticales avec une rangée de pores allongés et une rangée interne petits pores, arrondis. Zones porifères rétrécies au-dessus de l'ambitus, pores plus petits, séparés par un renflement granuleux, en paires obliques, espacées, nombreuses, serrées proches péristome, tendance triple paire. Tubercules assez développés, scrobiculés, abondants vers l'ambitus, moins nombreux, plus gros au péristome et plus petits au périprocte. Péristome grand, pentagonal à sub-transverse, granuleux aux bords, floscelle discret. Périprocte à la face supérieure, grand, elliptique, dans un sillon

large, profond. Ambitus échancré. Partie supérieure du sillon légèrement obtuse. Appareil apical plus long que large, plaques génitales postérieures se touchant au milieu.

Matériel étudié : Coll. Paléospace (MPV V. 1130) ; **Fig. 8 – D1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation du Calcaire oolithique de Trouville ; Oxfordien moyen

Description : *Forme générale* – Test de taille moyenne, rapport H/D de l'ordre de 40,04 % (H : 12,2 mm ; D : 27,7 mm), test sub-carré, bombé à la face supérieure et concave à l'inférieure. *Appareil apical* – Petit, légèrement plus long que large, 4 pores génitaux visibles. *Tuberculation* – Petits tubercules, abondants au périprocte. *Ambulacres* – Droits, diminuant légèrement de taille proches du périprocte/péristome. *Péristome* – Petit (environ $\frac{1}{10}$ du test), au milieu et légèrement vers l'avant. *Périprocte* – Ovale, sur la face supérieure, profond, grand (environ 40 % largeur).

Ordre : Spatangoida CLAUS, 1876 ; **Famille** : Disasteridae GRAS, 1848 †

Genre : *Disaster* AGASSIZ, 1836 † ; **Espèce** : *Disaster* cf. *granulosus* (GOLDFUSS, 1827) †

Diagnose : Petit, longueur souvent supérieure à 30 mm. Test fortement tronqué à l'arrière. Pores ambulacraires très petits.

Matériel étudié : Coll. D. GENDRY ; **Fig. 8 – E1-3**

Localité/stratigraphie : Falaises des Vaches noires ; Formation des Marnes de Dives ; Callovien

Description : *Forme générale* – Test moyen, de forme obovale, tronqué vers l'arrière, rapport H/D de l'ordre de 70,04 % (H : 17,4 mm ; D : 24,7 mm). *Appareil apical* – Non visible. *Tuberculation* – Tubercules très petits, peu nombreux. *Ambulacres* – Non visibles. *Péristome* – Non observable. *Périprocte* – Non visible.

Remarques : Le test est fortement comprimé mais, malgré son état de conservation, sa morphologie particulière permet de lui attribuer le genre *Disaster*. Cet oursin provient du Callovien supérieur et le genre *Disaster* est représenté par l'espèce *Disaster* cf. *granulosus* dans la Middle Oxford Clay (Martill & Hudson, 1991), Formation de l'Oxford Clay analogue au Callovien supérieur des Falaises des Vaches noires, permettant de l'attribuer à l'espèce *Disaster* cf. *granulosus*.

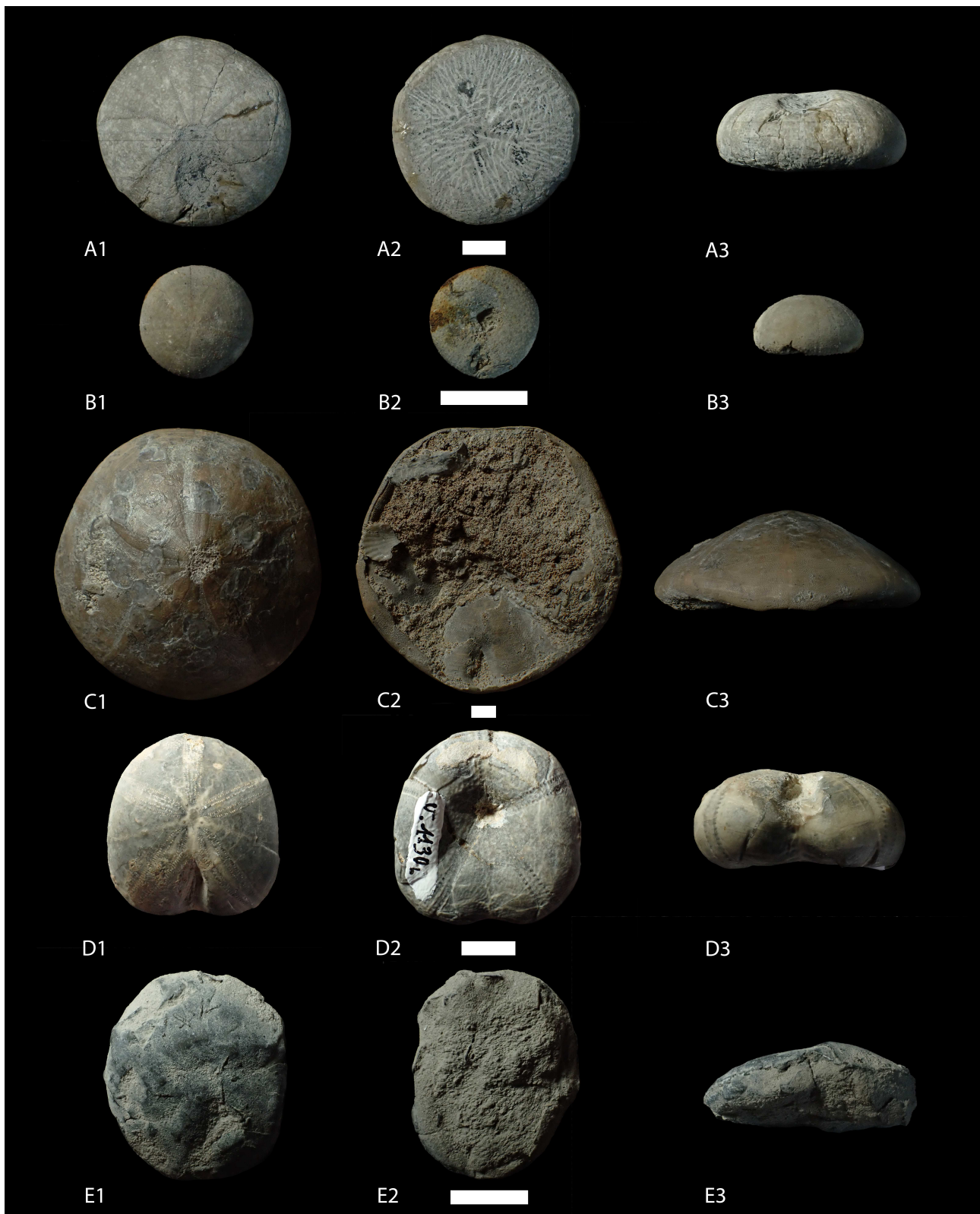


Figure 8 : Planche des Echinoidea irréguliers du Jurassique des Falaises des Vaches noires. **A1-3 :** *Macropygus gresslyi* Coll. Paléospace (MPV 2020.3.1692) ; **B1-3 :** *Holactypus* cf. *depressus* Coll. D. GENDRY ; **C1-3 :** *Mepygurus depressus* Coll. E. & G. Penner ; **D1-3 :** *Nucleolites scutatus* Coll. Paléospace (MPV 1130b) ; **E1-3 :** *Disaster* cf. *granulosus* Coll. D. GENDRY. Échelle : 10 mm.

V- Discussion

a. Avant-propos

L'étude de ces assemblages fossiles présente de nombreux biais. Tout d'abord, il y a un biais de collecte. En effet, les fossiles proviennent des Falaises des Vaches noires et les falaises étant interdites d'accès, les fossiles prélevés sont issus des blocs tombés sur la plage ou des galets. Ceci peut rendre l'attribution à la Formation d'origine de certains fossiles difficile et ainsi ne permet pas d'étudier certains spécimens. De plus, ne pas avoir accès aux couches empêche d'avoir un registre fossile exhaustif de chacune des Formations de ces falaises et donc, d'avoir un paléoenvironnement le plus précis possible. À cela vient s'ajouter que, n'ayant que peu de fossiles parmi certaines collections, ceci ne permet pas de faire des statistiques et de constater les dominances de faunes. En outre, à cela s'ajoute un biais l'intérieur même du registre fossiles des échinodermes. En effet, les oursins sont les plus à même d'être retrouvés car ils possèdent un test rigide, à l'inverse des autres échinodermes (Smith, 1984). Il serait également intéressant de coupler les interprétations avec des données issues d'études des différents assemblages de microfossiles des falaises des Vaches noires. En effet, la Formation des **Marnes de Villers** avec la Zone à Mariae (Samson *et al.*, 1992) est la seule Formation dont les microfossiles ont été étudiés et aucun autre travail sur les microfossiles n'a par la suite été réalisé. Le choix a également été fait d'omettre certains spécimens peu utiles pour l'interprétation car leur provenance n'était pas certaine (*Phymopodina* cf. *marchamensis*) et l'identification n'a pas pu aller au-delà de la Classe/Famille (deux Echinoidea indet. et un Cidaridae indet.).

b. Paléoécologie, taphonomie et paléoenvironnement

La Formation des **Marnes de Dives** est très majoritairement composée de marnes riches en illites et en kaolinites. Elle possède un registre fossile abondant en organismes continentaux (spores, pollens, bois flottés, dinosaures, crocodiles... (Buffetaut, 2013 ; Hua, 2013)) et marins pélagiques (ammonites d'affinités boréales en abondance (Cardioceratinae et Kosmocerotidae), poissons, ichtyosaures, crocodiliens, sauroptérygiens... (Lebrun & Courville, 2013 ; Beaufile *et al.*, 2026)). Cette Formation est également riche en fossiles benthiques, tels que les échinodermes (Asteroidea, Crinoidea, Echinoidea et Ophiuroidea).

Les Asteroidea vivent majoritairement dans la zone intertidale mais peuvent atteindre des profondeurs supérieures à 10 km (Jain, 2016 ; O'Hara & Byrne, 2017). Les Asteroidea découverts sur ce site sont probablement en grande majorité des Astropectinidae (Fig. 2 – A, B et D).

La grande majorité des Crinoidea sont des crinoïdes pédonculés (*M. horridus* (Fig. 4 – C1-6 et Fig. 5 – A et B) et « *P.* » *normaniensis* (Fig. 4 – D1-3)). D'après Krajewski *et al.*, (2020) et Borszcz *et al.* (2009) les Millericrinidae et les Isocrinidae sont des organismes évoluant dans des environnements à la fois dans des environnements profonds et peu profonds, avec des substrats indurés (roches, fragments coquilliers...) ou meubles (sédiments), bien qu'ils aient une préférence pour les substrats indurés (Borszcz *et al.*, 2009 ; Hess *et al.*, 1999). Les Millericrinidae dont le genre *Millericrinus* sont des crinoïdes évoluant dans des environnements allant de peu profonds à des profondeurs dépassants 100 m (Borszcz *et al.*, 2009 ; Krajewski *et al.*, 2020). De plus, toujours d'après eux, les Millericrinidae sont similaires aux Hyocrinidae, un groupe de crinoïdes actuels vivant en eaux froides et profondes des marges continentales. Les crinoïdes sont des organismes avec des besoins en oxygène

importants, ce qui signifie que le milieu était probablement bien oxygéné (Hess *et al.*, 1999). Les crinoïdes ne sont que très rarement retrouvés articulés, en effet, rapidement après leur mort les tissus reliant les entroques vont se dégrader, désarticulant l'organisme en quelques jours, entraînant une fossilisation isolée des différentes parties. Il faut ainsi un enfouissement rapide et définitif de l'organisme. Pour ceci, il faut soit un taux de sédimentation très important, soit un événement exceptionnel, comme des dépôts de tempestites ou des turbidites. Cependant, la lithologie ne tend pas à indiquer ces deux derniers, ce qui induit qu'il y avait probablement un fort taux de sédimentation. Des ossicules centrodorsaux de comatules (*Solanocrinites tessoni*) (Fig. 4 – A1-3) ont également été trouvés, bien qu'ils soient extrêmement rares. Les comatules sont apparues à la fin du Trias (Baumiller, 2008) et ont probablement commencé à se diversifier à partir du Jurassique supérieur (Hess, 2014), bien que d'après ces derniers, la diversification a probablement eu lieu après. Ceci, cumulé à leur morphologie pourrait expliquer leur rareté aux Falaises des Vaches noires. Les comatules vivaient et vivent à des profondeurs inférieures à 70 m (Baumiller, 2008 ; Hess *et al.*, 1999). Ainsi, l'assemblage de crinoïdes dans le Callovien supérieur indiquerait un environnement probablement modérément profond ou peu profond, inférieur à 70 m, bien oxygéné, avec un fort taux de sédimentation et un substrat meuble (Baumiller, 2008 ; Hess *et al.*, 1999). Ceci, couplé à la géologie, tend à indiquer une vasière sous-marine (Dugué, 1989).

Plusieurs Echinoidea réguliers peuvent être rattachés à la famille des Cidaridae (*Abelleicidaris* sp.) (Fig. 6 – C1-4). Celle-ci est caractérisée par des oursins épibenthiques pouvant vivre dans des environnements littoraux à abyssaux et se développant sur des substrats rocheux, caillouteux, sableux et vaseux (Greenstein, 1992 ; Lawrence & Jangoux, 2013). Les Cidaridae sont des oursins utilisant leurs radioles comme moyen de locomotion. Or, l'un des Cidaridae a été retrouvé avec ces derniers à proximité du test et les radioles sont fins, très longs, typiques des individus vivant sur un substrat mou, boueux (Watts, 2025). Il n'y a qu'une seule espèce d'Echinoidea irrégulier : *D. cf. granulatus* (Fig. 8 – E1-3), typique d'environnements profonds (Crônier & Courville, 2004).

Concernant les Ophiuroidea (Fig. 3 – A et B), ce sont des animaux évoluant dans des environnements marins très variés, allant des régions polaires aux mers tropicales (Jain, 2016). Ces organismes vivent généralement en grands groupes et parfois en agrégats denses (Fig. 3 – A) (Stöhr *et al.*, 2012).

Les échinodermes sont des organismes se désarticulant très vite (Fig. 9) : en moins de deux semaines les Asteroidea et les Ophiuroidea vont être uniquement retrouvées sous forme d'ossicules. Pour avoir un bras articulé, le temps avant l'enfouissement doit être inférieur à deux semaines. Pour avoir un fossile sub-complet à complet, le temps ne doit pas dépasser quelques heures à une journée. Le procédé est relativement identique chez les Crinoidea et les Echinoidea. Si le temps d'enfouissement est inférieur à une journée, alors l'organisme sera probablement enfoui en étant complet. Cependant, il est possible d'avoir le test de l'échinide encore complet avec quelques radioles en connexion si l'enfouissement se fait dans les deux semaines suivant la mort de l'individu. Il est également possible de trouver des plaques du test encore en connexion si l'enfouissement se fait dans l'année suivant la mort (Brett *et al.*, 1997).

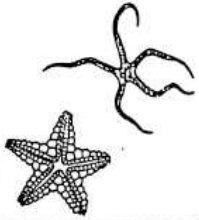
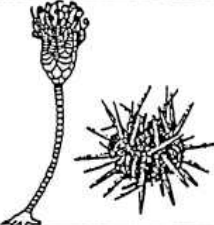
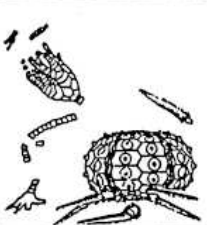
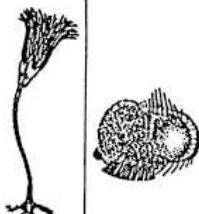
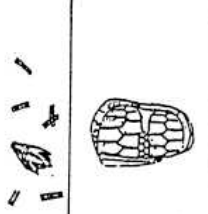
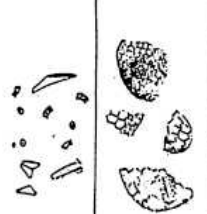
Catégories	Conditions de préservation en fonction du temps avant l'enfouissement			
	Quelques heures à 1 jour	1 jour à 2 semaines	2 semaines à 1 an	Plus d'une année
Type 1 Ophiures Etoiles de mer				
Type 2 La plupart des crinoïdes Echinides réguliers				
Type 3 Microcrinoïdes Echinides irréguliers				

Figure 9 : Taphonomie de différents échinodermes selon le temps d'exposition avant l'enfouissement, modifié d'après Brett *et al.* (1997).

L'environnement de dépôt, le type de sédiments et le temps d'enfouissement jouent également un rôle crucial dans la conservation des organismes (Ann. 2). L'ensemble des groupes d'échinodermes de cette Formation possèdent au moins un individu retrouvé en connexion anatomique. Par ailleurs, il s'agit de la Formation avec le plus d'individus d'Asteroidea avec au moins un bras en connexion (Fig. 2 – A1-2 à D1-2) et la seule comprenant des Crinoidea avec plus que des fragments de tiges en connexion anatomique, certains ayant même leurs cirres en connexion. Tout ceci indique un temps de résidence très faible avant enfouissement allant probablement de quelques heures à deux semaines maximum ainsi qu'un hydrodynamisme faible. Cela pourrait également être lié à la température de l'eau. En effet, d'après Brett *et al.* (1997) et Kidwell & Baumiller (1990), plus cette dernière est froide, plus le temps nécessaire à la désarticulation est important. De plus, d'après Pellenard *et al.* (2013), lors du Callovien supérieur, la température moyenne de la mer a diminué dans le Bassin parisien, suivant la tendance globale lors du Jurassique moyen. Cela, couplé au taux de sédimentation important (Stöhr *et al.*, 2012), pourrait expliquer pourquoi la plupart des échinodermes sont en connexion dans cette Formation.

Ainsi, la Formation des **Marnes de Dives** (Fig. 10) pourrait correspondre à une vasière froide, calme, avec un substrat mou, boueux, peu profond, avec de forts apports sédimentaires, une influence à la fois du large et du continent, ainsi qu'un enfouissement très rapide, probablement entre quelques heures et environ deux semaines, lié au fort de sédimentation.

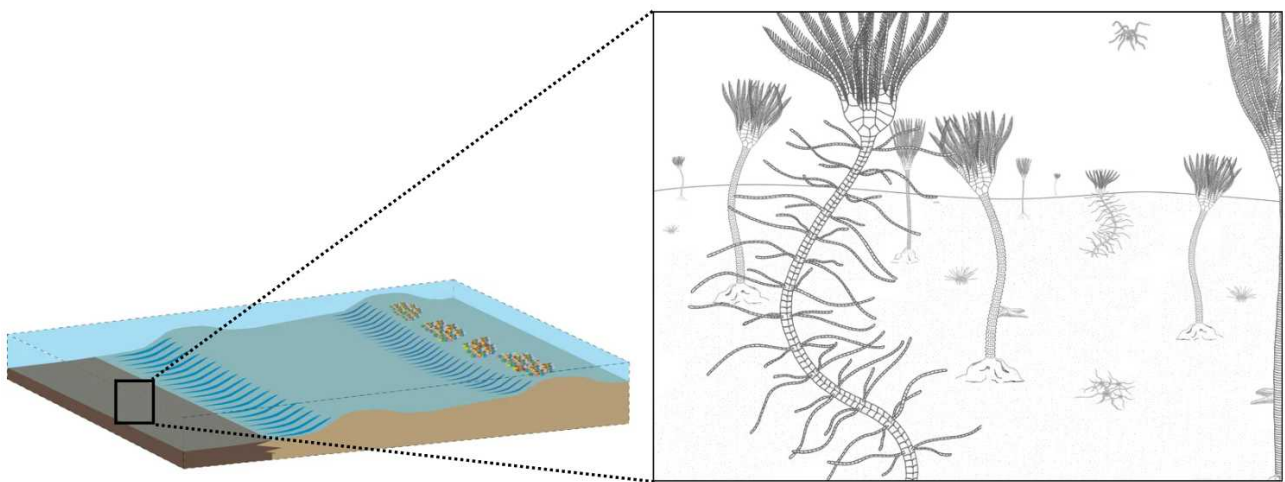


Figure 10 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation des Marnes de Dives.

La géologie et le registre fossile de la Formation des **Marnes de Villers** sont relativement similaires à la précédente. Cependant, ce dernier y est moins riche, que ce soit en abondance ou en diversité ([Dugué, 1989](#)). Concernant les échinodermes, il est probable que des Crinoidea en soient issus (*M. horridus* et « *P.* » *normaniensis*) mais, n'ayant pas été trouvés en place, il n'est pas possible de l'affirmer. Sinon, aucun échinoderme n'est issu de cette Formation et il n'est ainsi pas possible de les utiliser pour pouvoir en déduire le paléoenvironnement.

D'après ([Samson et al., 1992](#)) le paléoenvironnement des **Marnes de Villers** (**Fig. 11**) pourrait être soit inférieur à 50 mètres d'après le modèle de [Hemleben et al. \(1989\)](#), soit entre 450 et 100 mètres selon la position dans la Formation d'après le modèle de [Stam \(1986\)](#). Or, d'après [Dugué \(1989\)](#), le paléoenvironnement était similaire à celui des **Marnes de Dives**, les seules différences étant l'abondance, la diversité, les espèces, le taux de sédimentation légèrement plus important, ainsi qu'une dysoxie de fond ([Samson et al., 1992](#)), ce qui tendrait à indiquer le modèle de [Stam \(1986\)](#).

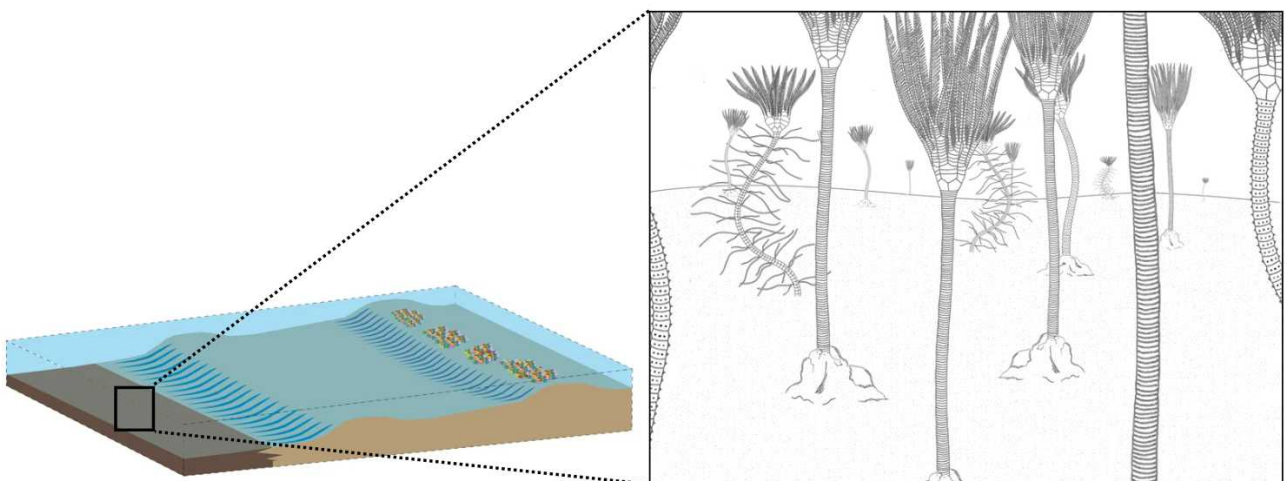


Figure 11 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation des Marnes de Villers.

L'**Oolithe ferrugineuse de Villers** s'est formée par des dépôts de boues lorsque le taux de sédimentation était important et des dépôts de calcaires quand ce dernier était très faible. Les oolithes, quant à elles, sont allochtones, s'étant formées à proximité d'un milieu continental ayant permis des apports de fer. Elles ont ensuite été transportées, puis probablement intégrées aux sédiments meubles de manière entrecoupée par une boue visqueuse et

de manière plus continue, mais relativement lente, par les organismes fouisseurs. Concernant l'assemblage fossile, il est composé d'une macrofaune pélagique avec beaucoup d'ammonites et de nautilus, encroûtés, témoins d'un taux de sédimentation plus faible et de temps passé à l'interface eau-sédiment plus important (Dugué, 1989).

Un demi spécimen d'Asteroidea, en collection privée, est en connexion anatomique, ceci pourrait s'expliquer par un enfouissement rapide lorsque le taux de sédimentation était important et un milieu assez calme pour avoir enfoui rapidement l'Asteroidea. Il devait quand même y avoir assez de courant pour apporter les oolites ou alors l'Asteroidea s'est peut-être fait recouvrir lors d'une tempestite. Cependant, n'ayant pas pu étudier le spécimen, il est impossible de confirmer les hypothèses. Il n'y a qu'un seul Crinoidea de l'espèce *M. horridus*. Ce dernier est avec le calice en connexion anatomique, ce qui indique que l'organisme n'a pas été transporté après sa mort et son enfouissement s'est fait dans les deux semaines suivant sa mort (Fig. 9). De plus, étant un Millericrinidae, il indique un environnement peu profond.

Chez les échinides, une des espèces retrouvées est *M. depressus* (Fig. 8 – C1-3) très rare, qui faisait partie des clypasteroides, qui sont des organismes plutôt typiques de sables fins (Telford & Mooi, 1996). Enfin, la dernière espèce d'oursin retrouvée dans cette couche est *M. cf. angularis* (Fig. 8 – D1-3), un Saleniinea. Ces derniers vivaient dans un milieu sublittoral ou en eaux profondes (Jangoux, 1980).

Ceci couplé aux marques d'érosion retrouvées sur des foraminifères benthiques (Dugué, 1989) démontre de l'hydrodynamisme qui, n'était pas assez important pour désarticuler le *Millericrinus horridus* et l'assemblage fossile riche en nautiloïdes tend à indiquer que la Formation de l'Oolithe ferrugineuse de Villers (Fig. 12) était un milieu littoral avec une influence marine, tandis que les oolites ferrugineuses indiquent quant à elles la proximité du continent (Dugué, 1989).

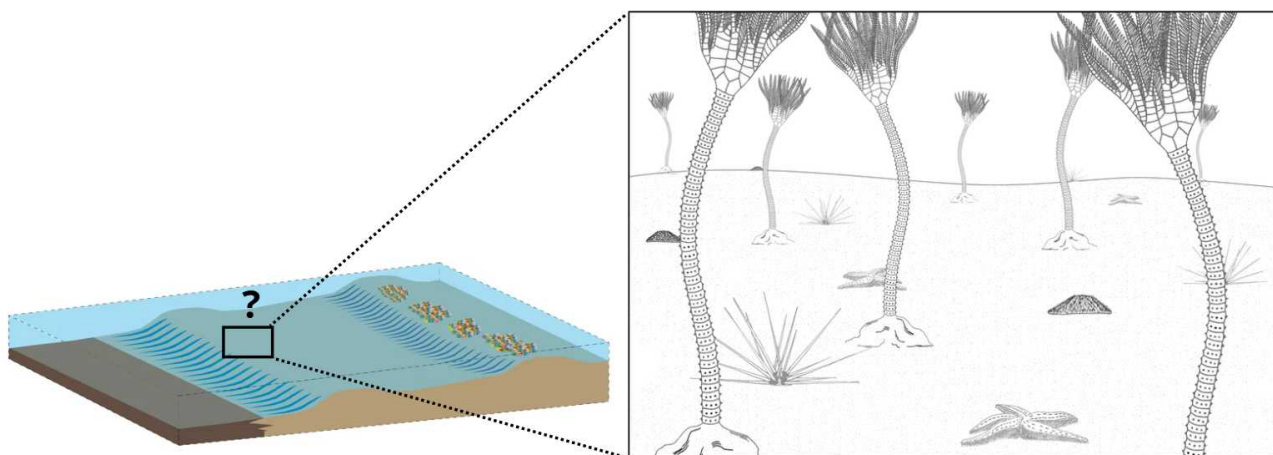


Figure 12 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation de l'Oolithe ferrugineuse de Villers.

S'ensuivent les dépôts de la Formation des **Argiles à *Lopha gregarea***, qui sont caractérisés par des dépôts d'argiles et d'importants biostromes d'*A. gregareum* qui sont favorisés par la proximité avec la côte (apports terrigènes importants) (Dugué, 1989). Les *A. gregareum* sont retrouvés avec les deux valves en connexion, témoignant soit d'un environnement très calme, soit d'un fort taux de sédimentation. La disparition des protoglobigérines et la raréfaction des ammonites tendent à indiquer un milieu plus abrité du large (Dugué, 1989). Cette Formation est très peu diversifiée en échinodermes, avec une occurrence d'un bras d'Asteroidea en collection privée, des Crinoidea des espèces *M. convexus* et *M. horridus* ainsi qu'aucun Echinoidea.

Les biostromes à *A. gregareum* ainsi que la raréfaction des ammonites et la disparition des protoglobigérines tend à indiquer que la Formation des **Argiles à Lophogregarea** (**Fig. 13**) correspond à un milieu proche de la côte avec des apports terrigènes, un taux de sédimentation important, et possiblement une vasière subtidale assez protégée du large (Dugué, 1989).

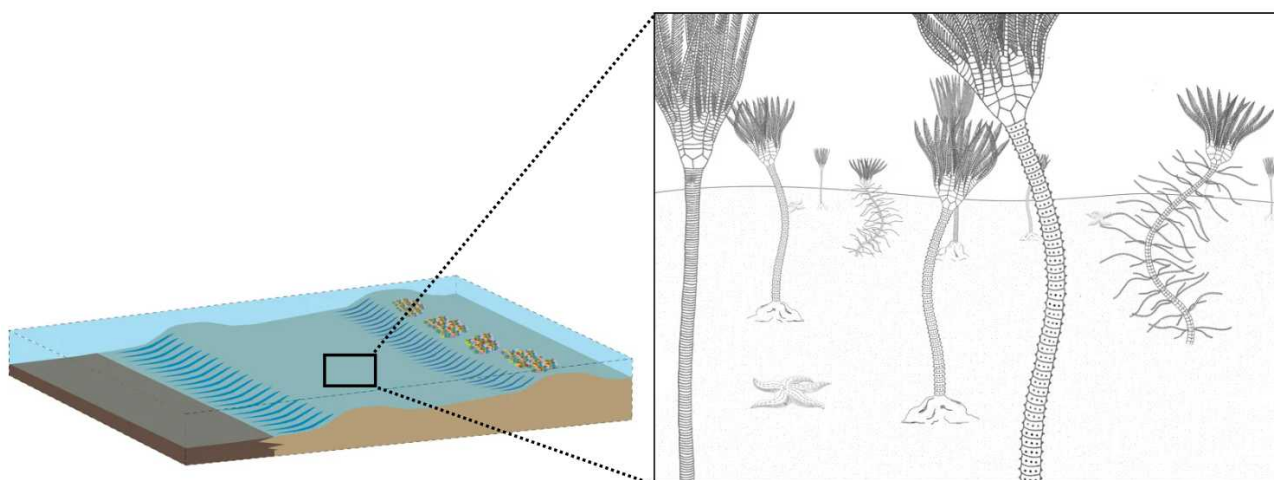


Figure 13 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation des Argiles à Lophogregarea.

La Formation du **Calcaire d'Auberville** est composée d'alternances marno-calcaires gréseuses s'étant mises en place dans un contexte de taux de sédimentation important mais irrégulier, avec des phases de forts dépôts de sédiments et des phases sans dépôts avec de l'érosion. Les céphalopodes restent rares, ce qui indique que l'environnement restait protégé de l'influence du large. Les Cardioceratinae se sont raréfiées au profit des Perisphinctidae et quelques polypiers vont apparaître, ce qui témoigne d'une augmentation de la température de l'eau (Dugué, 1989).

Cette Formation n'a fourni aucun fossile d'Ophiuroidea et de Crinoidea. Un unique fossile d'Asteroidea a été découvert. Il s'agit d'une empreinte de l'ichnogre *Pentasteriacites aubervillense* RIOULT & BULOW en collection privée. Concernant les Echinoidea réguliers, trois genres ont été retrouvés (*Stomechinus*, *Hemicidaris* et *Polydiadema*). Tout d'abord, *S. perlatus* (**Fig. 7 – E1-3**), un échinide faisant partie des Stomechinidae. Ces derniers possèdent un unique représentant actuel : *Stomopneustes variolaris* (LAMARCK, 1816), cet échinide creuse le substrat (vase, roche ou coraux) afin de s'abriter des vagues (Ayyagari & Kondamudi, 2014 ; Chanket & Wangkulangkul, 2019), ce qui signifie que cette espèce vit dans la zone d'action des vagues. Par actualisme, il est possible d'imaginer que l'espèce *S. perlatus* avait un comportement similaire. Ce qui pourrait signifier que la profondeur de l'environnement ne dépassait pas la zone d'action des vagues de beau temps. Ensuite, le genre *Hemicidaris* qui est typique d'un environnement récifal à péri-récifal (Crônier & Courville, 2004). Le test étant brisé en deux et fossilisé dans un bivalve du genre *Actinostreon* BAYLE, 1878 † cela pourrait témoigner d'un transport. Enfin, l'espèce *P. mamillanus* (**Fig. 7 – B1-2**) fait partie du genre *Polydiadema*, typique d'environnements péri-récifaux, s'abritant et s'accrochant sur les débris (Neraudeau & Moreau, 1989). Cet échinide est également fracturé et provient du même *Actinostreon* que l'*Hemicidaris*.

Tout ceci indiquerait que la Formation du **Calcaire d'Auberville (Fig. 14)** correspondait à un milieu proche du continent, péri-récifal et plus chaud que les précédents environnements. Le milieu pourrait correspondre à une vasière (marnes), toujours protégée du large et avec de l'hydrodynamisme (sables, tests d'échinides brisés).

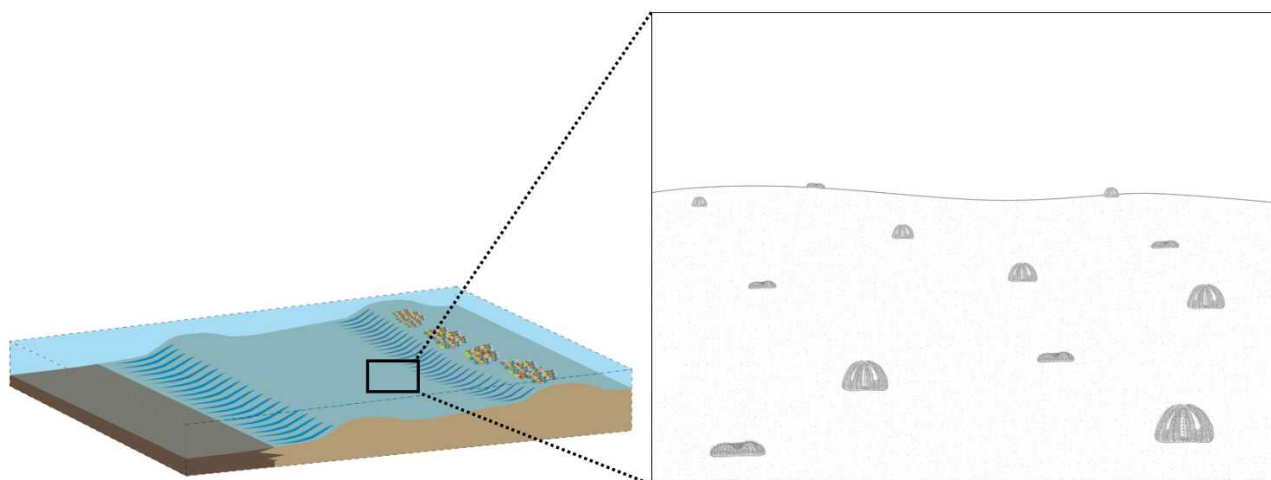


Figure 14 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation du Calcaire d'Auberville.

Les roches du **Calcaire oolithique de Trouville** sont riches en allochèmes (oolithes, pellétoïdes) et témoignent d'une réduction des apports détritiques, indiquant une protection des apports continentaux. Les faunes d'ammonites démontrent de plus en plus d'affinités mésogéennes (grands Perisphinctidae), témoignant de l'augmentation de température du milieu (Dugué, 1989). Des Asteroidea ont été découvertes avec, en majorité, des ossicules isolés provenant d'un petit niveau avec une accumulation de petits galets, témoignant d'un fort hydrodynamisme (obs. pers.) ainsi que d'un unique spécimen avec deux bras en connexion anatomique provenant d'un autre niveau (com. pers.) (Fig. 2 – E). Chez les échinides, l'espèce fousseuse *N. scutatus* (Fig. 8 – D1-3) est prédominante (Dugué, 1989). Cette espèce vivait dans des environnements sableux peu profonds à possiblement des milieux de dépôts de boues calcaires bioclastiques dans l'offshore et dans des environnements de faible à fort hydrodynamisme (Scurry, 1979). D'après Arkell (1928), cet échinide pouvait vivre parmi des accumulations de débris bioclastiques. L'espèce *H. cf. depressus* (Fig. 8 – B1-3) a été retrouvée dans cette Formation. Il s'agit d'un oursin non fousseur vivant sur un substrat bioclastique stable (Olivier *et al.*, 2008). Cet oursin est un holoctypopode. Ces oursins vivent majoritairement dans des environnements de sables grossiers (Telford & Mooi, 1996).

Tout ceci indiquerait que la Formation du **Calcaire oolithique de Trouville (Fig. 15)** était un milieu peu profond, de plate-forme subtidale, avec assez d'hydrodynamisme pour avoir formé des oolithes et contenir des sables grossiers. Le milieu était à la fois protégé de l'influence du continent et une mer plus chaude ainsi que d'après Dugué (1989), de l'influence du large par un haut-fond oolithique localisé au Mont Canisy (Bénerville-sur-Mer).

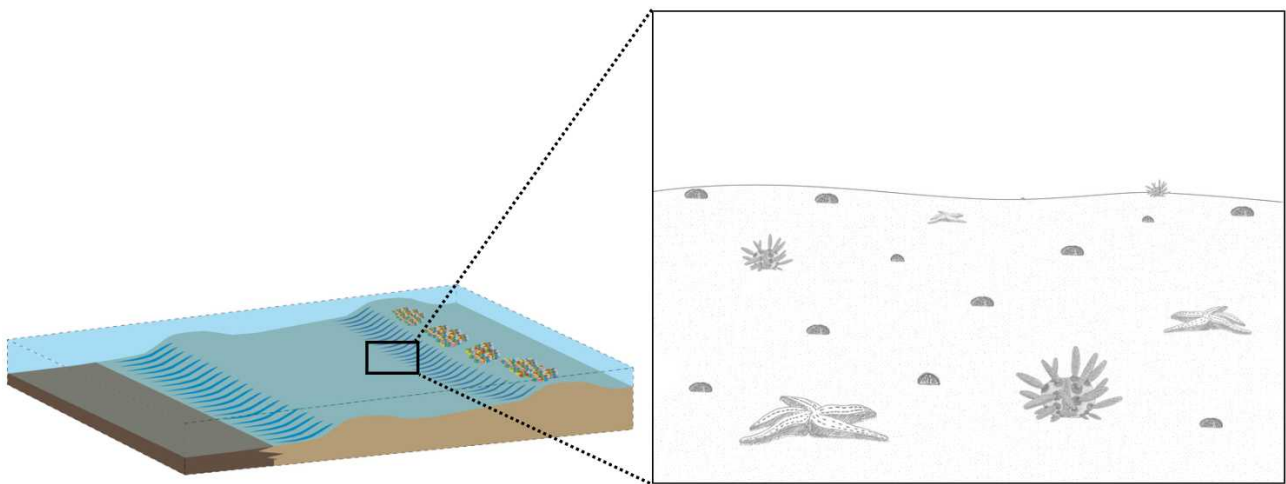


Figure 15 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation du Calcaire oolithique de Trouville.

Le **Coral-Rag** du site de Bénerville-sur-Mer est une Formation riche en nérinées, en coraux, en huîtres, en solénoportes et en oursins, faune tendant à indiquer un milieu récifal à sub-récifal (Dugué, 1989). Les Asteroidea, les Ophiuroidea sont absents. Les Crinoidea sont également absents.

Les Echinoidea sont composés uniquement d'oursins réguliers, avec notamment l'espèce *G. hieroglyphicus* (Fig. 6 – A1-3). Une espèce qui vivait en milieu très peu profond, de la fin de l'estran à la zone subtidale peu profonde, sur des substrats variés (meubles ou indurés), dans un milieu avec un taux de sédimentation modéré et se développait dans des récifs ou des patches coralliens. *G. hieroglyphicus* s'alimentait probablement de bryozoaires, d'algues, de polypes, de vers polychètes, de brachiopodes et de mollusques (Baumeister & Leinfelder, 1998 ; Radwańska, 2004). Elle possédait un test très compact qui, d'après Baumeister & Leinfelder (1998) pourrait indiquer un environnement avec occasionnellement un fort hydrodynamisme. Ces derniers ont également mentionné que les radioles de la face orale de cet oursin sont très peu développées et qu'ils possèdent un disque de succion puissant. Ils ont supposé que ceci pourrait être lié au fait que cette espèce grimpait le long des tiges des coraux et s'abritait sous leurs disques pour y brouter. L'espèce *P. florigemma* (Fig. 6 – B1-3) est typique d'eaux chaudes, bien oxygénées, peu profondes (0 à 50 m) et vivait parmi les colonies de coraux. Les oursins de cette espèce utilisaient les fissures et cavités de ces dernières comme refuge (houle, prédateurs) et comme lieu de prédation (coraux, éponges, bryophytes, algues, petits mollusques) (Arkell, 1928 ; Radwańska, 2004). De plus, cette espèce possède des radioles plus épais et moins longs que les Cidaridae des **Marnes de Dives**, indiquant un environnement moins profond, avec plus d'hydrodynamisme et un substrat moins meuble (Baumeister & Leinfelder, 1998 ; Radwańska, 2004). Quant au genre *Hemicidaridaris* (Fig. 6 – D1-3), il indique un environnement récifal à péri-récifal. Pour le genre *Pseudodiadema* (Fig. 6 – E1-4), il s'agit d'oursins évoluant sur un substrat meuble et dont ils se nourrissent (Baumeister & Leinfelder, 1998). Le genre d'oursin *Polydiadema* y a également été découvert, ce genre d'échinide était plutôt typique d'environnements péri-récifaux. Enfin, d'après Vadet *et al.* (2000), l'espèce *Phymechinus mirabilis* (Fig. 7 – C1-3) vivait dans des milieux assez protégés, comme l'arrière récif, sur et entre des coraux ou dans des prairies alguaires.

Tout ceci tend à indiquer que la Formation du **Coral-Rag** (Fig. 16) correspondait à un environnement récifal à péri-récifal, chaud, peu profond (0-50 m), avec une prairie d'algues, de l'hydrodynamisme mais aussi des

zones à l'abri des courants (fissures et cavités dans les colonies de coraux), ayant permis de conserver les radioles en connexion pour certains individus (**Fig. 6 – B4, D1-3 et E4**), potentiellement l'arrière récif. D'après [Dugué \(1989\)](#), il ne s'agirait pas d'un récif *sensu stricto* mais plutôt d'un ensemble de patches coralliens.

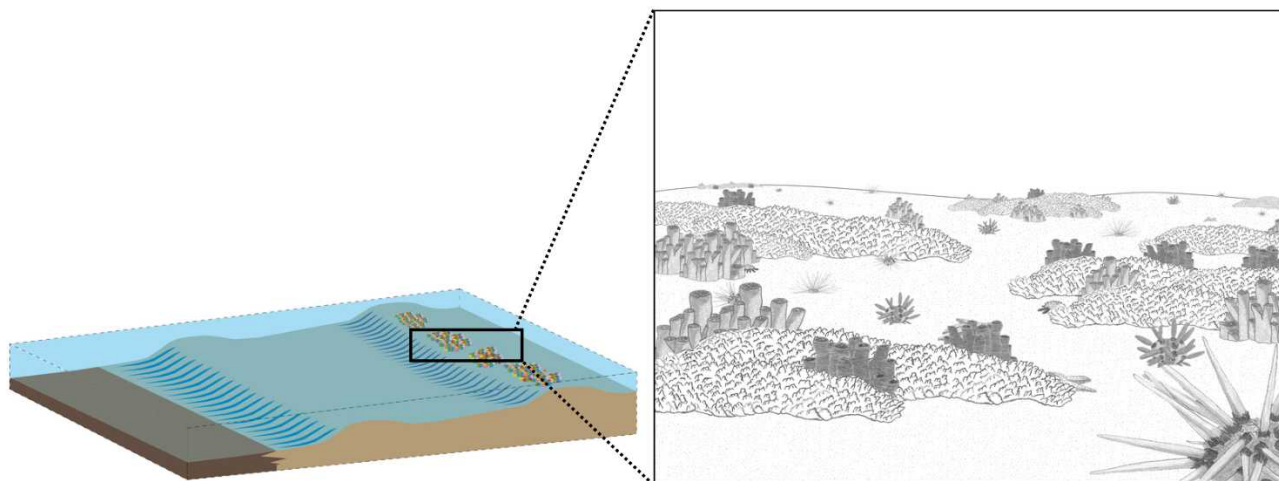


Figure 16 : Reconstitution de l'échinofaune de la Formation du Coral-Rag de Bénerville-sur-Mer.

La Formation du **Coral-Rag** de Villers-sur-Mer, quant à elle, est composée de débris biodétritiques fragmentaires de bivalves, de gastéropodes, de polypiers et d'échinodermes (*P. florigemma* et ?*Diplopodia*), surtout caractérisés par des radioles de l'espèce *P. florigemma* (obs. pers.). En effet, les radioles se renouvellent tout au long de la vie de l'oursin lorsqu'ils sont abîmés et il s'agit de la partie des oursins réguliers qui se préserve le mieux ([Greenstein, 1992](#) ; [Prouho & Lawrence, 1888](#)). L'ensemble de la Formation est issu des débris de patches coralliens de Bénerville-sur-Mer qui ont été transportés à la suite de l'érosion sur près de 2 km (**Fig. 1**) ([Dugué, 1989](#)), raison pour laquelle la grande majorité des fossiles de cette Formation est fracturée, roulée et érodée. Ainsi, à Villers-sur-Mer, cette Formation est le témoin d'une variation latérale de faciès entre Bénerville-sur-Mer (patches récifaux) et Villers-sur-Mer (environnement péri-récifal).

L'ensemble de l'échinofaune du Jurassique des Falaises des Vaches noires (**Ann. 3**) permettrait d'indiquer des environnements de moins en moins profonds étant notamment en corrélation avec la baisse du niveau marin entre le Callovien et l'Oxfordien ([Bradshaw et al., 1992](#)) (**Fig. 17**).

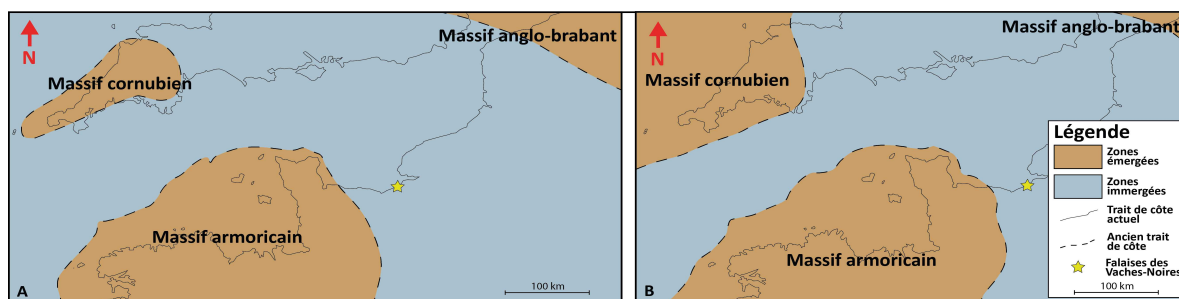


Figure 17 : Cartes paléogéographiques localisant les Falaises des Vaches noires au Callovien (A) et à l'Oxfordien (B), modifiées d'après [Bradshaw et al. \(1992\)](#).

VI- Conclusion

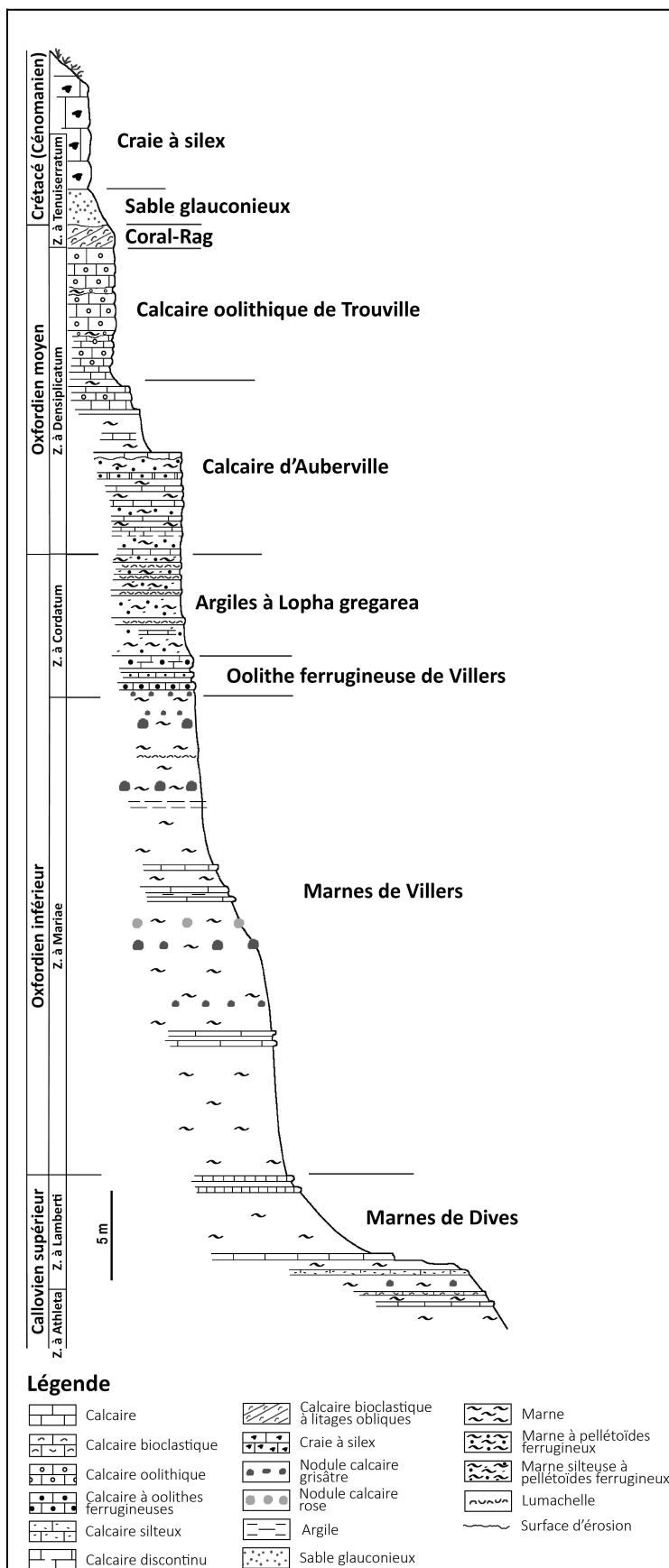
Ce travail pose les bases d'une étude paléoenvironnementale du Jurassique des Falaises des Vaches noires à partir de l'échinofaune de chaque Formation en utilisant à la fois les échinodermes, la taphonomie, la paléoécologie et la géologie. Cela permet de démontrer des environnements de moins en moins profonds et le passage d'une vasière calme lors du Callovien supérieur, à un milieu récifal (Bénerville-sur-Mer) et péri-récifal (Villers-sur-Mer) à la fin de l'Oxfordien moyen. Cette étude pourrait également être étayée avec l'ajout de statistiques, non pertinentes ici à cause des biais de collectes qui peuvent influencer les interprétations.

VII- Références

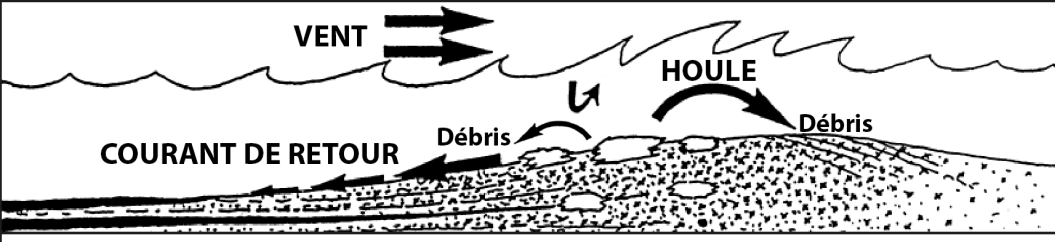
- Arkell, W.J. 1928. Aspects of the Ecology of Certain Fossil Coral Reefs. *The Journal of Ecology* 16, pp. 134–149.
- Ayyagari, A., Kondamudi, R.B. 2014. Ecological Significance of the Association between *Stomopneustes variolaris* (Echinoidea) and *Lumbrineris latreilli* (Polychaeta) from Visakhapatnam Coast, India. *Journal of Marine Sciences* 2014, pp. 1–4.
- Baumeister, J.G., & R.R., Leinfelder. 1998. Constructional Morphology and Palaeoecological Significance of Three Late Jurassic Regular Echinoids. *Palaeontology* 14(2), pp. 203–219.
- Baumiller, T. 2008. Crinoid Ecological Morphology. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 36(1), pp. 221–249.
- Beaufils, S., Vullo, R., Gendry, D., Picot, L., Cavin, L. 2026. Composition and paleoecology of the mid-Jurassic bony fish assemblage of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France). *PLOS ONE* 21, pp. 1–41.
- Borszcz, T., Gorzelak, P., Koniecznyński, K., Łukowiak (Łukowiak), M., Salamon, M. 2009. Upper Jurassic (Kimmeridgian) crinoids from the southern Poland. *Freiberger Forschungshefte* 532, pp. 83–93.
- Bradshaw, M.J., Cope, J.C.W., Cripps, D.W., Donovan, D.T., Howarth, M.K., Rawson, P.F., West, I.M., Wimbledon, W.A. 1992. Jurassic. In J.C.W. Cope (Eds.), *Atlas of Paleogeography and Lithofacies* (13^e éd., pp. 107–129). Geological Society, pp. 129.
- Brett, C.E., Moffat, H.A., Taylor, W.L. 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. *The Paleontological Society Papers* 3, pp. 147–190.
- Buffetaut, E. 2013. Les dinosaures des Vaches-Noires. *Fossiles*, HS 4, pp. 105–110.
- Chanket, W. & Wangkulangkul, K. 2019. Role of the Sea Urchin *Stomopneustes variolaris* (Lamarck, 1816) Pits as a Habitat for Epilithic Macroinvertebrates on a Tropical Intertidal Rocky Shore. *jzoo* 36, pp. 330–338.
- Cotteau, G. 1867-1874. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, terrains jurassiques échinides irréguliers (1^{ère} éd., vol. 9). G. Masson, pp. 551.
- Cotteau, G. 1875-1880. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, terrains jurassiques échinides réguliers : Familles des Cidaridées et des Salénidées (1^{ère} éd., vol. 10(1)). G. Masson, pp. 256.
- Cotteau, G. 1880-1885. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, terrains jurassiques échinides réguliers : Familles des Diadematidées et des Échinidées (1^{ère} éd., vol. 10(2)). G. Masson, pp. 466.
- Crônier, C. & Courville, P. 2004. A Rich and Highly Endemic Decapod Crustacean Fauna from the Middle Jurassic of North-east France. *Palaeontology* 47, pp. 999–1014.
- Dugué, O. 1989. Géodynamique d'une bordure de massifs anciens : la bordure occidentale du bassin anglo-parisien au Callovo-Oxfordien : pulsations épirogéniques et cycles eustatiques [Thèse de doctorat, Université de Caen]. Thèse.fr, pp. 593.
- Fernández, D.E., Pérez, D.E., Luci, L., Carrizo, M.A. 2014. An Early Cretaceous astropectinid (Echinodermata, Asteroidea) from Patagonia (Argentina): A new species and the oldest record of the family for the Southern Hemisphere. *Andean Geology* 41, pp. 210–223.
- Greenstein, B.J. 1992. Taphonomic bias and the evolutionary history of the family Cidaridae (Echinodermata: Echinoidea). *Paleobiology* 18(1), pp. 50–79.
- Hemleben, C., Spindler, M., Anderson, O.R. 1989. Modern Planktonic Foraminifera (1^{ère} éd. vol. 1). Springer-Verlag, pp. 376.
- Hess, H. 2014. Origin and radiation of the comatulids (Crinoidea) in the Jurassic. *Swiss J Palaeontol* 133, pp. 23–34.
- Hess, H., Ausich, W.I., Brett, C.E., Simms, M.J. 1999. Fossil crinoids 1. Cambridge University Press, pp. 1–299.
- Hua, S. 2013. Les crocodiles marins jurassiques des Vaches-Noires (Calvados, France) : Systématique et paléoécologie. *Fossiles* HS 4, pp. 90–97.
- Jain, S. 2016. Echinoids. *Springer Geology* 1, pp. 210.
- Jangoux, M. 1980. Echinoderms Present and Past. CRC Press 1, pp. 480.
- Kidwell, S.M. & Baumiller, T. 1990. Experimental disintegration of regular echinoids: roles of temperature, oxygen, and decay thresholds. *Paleobiology* 16, pp. 247–271.
- Krajewski, M., Ferré, B., Salamon, M.A. 2020. Cyrtocrinids (Cyrtocrinida, Crinoidea) and other associated crinoids from the Jurassic (Kimmeridgian–Tithonian)–Cretaceous (Berriasian–Barremian) of the Carpathian Foredeep basement (western Ukraine). *Geobios* 60, pp. 61–77.
- Lawrence, J.M. & Jangoux, M. 2013. Cidaroids in: John Lawrence (Eds.), *Sea Urchins: Biology and Ecology* (38^e éd, vol. 1). Elsevier, pp. 225–242.
- Lebrun, P. & Courville, P. 2013. Le Jurassique des falaises des Vaches-Noires. *Fossiles* HS 4, pp. 16–28.
- Loriol, P. 1877. Monographie des Crinoïdes fossiles de la Suisse (1^{ère} éd., Part. 1). Imprimerie Ramboz et Schuchardt, pp. 300.
- Loriol, P. 1878. Monographie des Crinoïdes fossiles de la Suisse (1^{ère} éd., Part. 2). Imprimerie Ramboz et Schuchardt, pp. 124.
- Loriol, P. 1884-1889. Paléontologie française ou description des fossiles de la France, terrains jurassiques crinoïdes (1^{ère} éd., vol. 11(2)). G. Masson, pp. 585.
- Martill, D.M. & Hudson J.D. 1991. Fossils of the Oxford Clay. *Palaeontological Association Field Guide to Fossils* 4, pp. 1–286.

- Neraudeau, D. & Moreau, P.** 1989. Paléoécologie et paléobiogéographie des faunes d'échinides du Cénomaniens nord-aquitain (Charente-Maritime, France). *Geobios* 22, pp. 293–324.
- Nicolleau, P. & Vadet, A.** 2010. Les oursins fossiles du Jurassique supérieur (Oxfordien) de Normandie, France. *L'écho des Falaises* 14, pp. 1–91.
- O'Hara, T. & Byrne, M.** 2017. *Australian Echinoderms: Biology, Ecology and Evolution* (1^{ère} ed., vol. 1). Csiro Publishing, pp. 624.
- Olivier, N., Pittet, B., Werner, W., Hantzpergue, P., Gaillard, C.** 2008. Facies distribution and coral-microbialite reef development on a low-energy carbonate ramp (Chay Peninsula, Kimmeridgian, western France). *Sedimentary Geology* 205, pp. 14–33.
- Pellenard, P., Tramoy, R., Cornuault, M., Pucéat, E.** 2013. Conference: STRATI 2013 First International Congress on Stratigraphy At the Cutting Edge of Stratigraphy Volume. Springer, pp. 865–867.
- Prouho, H. & Lawrence, J.M.** 1888. *Investigations on Dorocidaris papillata and some other echinoids of the Mediteranea* [Thèse de doctorat, University of South Florida]. Digital Commons at The University of South Florida, pp. 135.
- Radwańska, U.** 2004. Jeżowce oksfordu Bałtowa. *Volumina Jurassica* 2, pp. 131–140.
- Samson, Y., Janin, M.C., Guyader, J., Breton, G.** 1992. Les Globuligerines (foraminifères planctoniques) de l'Oxfordien inférieur de Villers-sur-Mer (Calvados, France) dans leur gisement. *Revue de Paléobiologie* 11(2), pp. 409–431.
- Saucède, T. & Gendry D.** 2014. Les faunes d'échinodermes. *Fossiles HS* 4, pp. 76–79.
- Scurry, D.G.A.** 1979. *A quantitative study of variation within the mesozoic echinoid Nucleolites* [Thèse de doctorat, Bedford College]. Royal Holloway Research Online, pp. 338.
- Smith, A.B.** 1984. Echinoid Palaeobiology. Allen & Unwin. pp. 1–190.
- Smith, A.B.** 2016. British Jurassic Regular Echinoids. *Monograph of the Palaeontographical Society* 170 (646), pp. 69–176.
- Stam, B.** 1986. Quantitative analysis of middle and late Jurassic foraminifera from Portugal and its implications for the Grand Banks of Newfoundland, *Utrecht micropaleontological bulletins* 34, pp. 1–167.
- Stöhr, S., O'Hara, T.D., Thuy, B.** 2012. Global Diversity of Brittle Stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLOS ONE* 7(3), pp. 1–14.
- Telford, M. & Mooi, R.** 1996. Podial Particle Picking in *Cassidulus caribearum* (Echinodermata: Echinoidea) and the Phylogeny of Sea Urchin Feeding Mechanisms. *The Biological Bulletin* 191, pp. 209–223.
- Vadet, A., Remy, N., Wille, E.** 2000. Echinides du Corallien des Ardennes. *Mémoires de la Société Académique du Boulonnais Série Histoire Naturelle* 21, pp. 1–119.
- Watts, J.D.** 2025. *Exploring the morphospace of cidaroid echinoid spines* [Thèse de doctorat, Baylor University]. Vlaams Instituut voor de Zee, pp. 32.

VIII- Annexes



Annexe 1 : Coupe stratigraphique des Falaises des Vaches noires, modifiée d'après Dugué (1989) et Lebrun & Courville (2013).

Paramètres environnementaux et roches déposées en contexte carbonaté						
	Marnes	Calcaires, alternances marno-calcaires et tempestites		Calcaires à débris coralliens	Calcaires	Calcaires et marnes
Milieu de dépôt	Rampe externe	Rampe moyenne	Plate-forme carbonatée dominée par les houles	Récif, flanc de récif et patchs récifaux	Haut-fond	Milieu lagunaire
Caractéristiques taphonomiques dominantes	Connexion anatomique	Echinodermes en connexion anatomique et ossicules isolés	Principalement des ossicules isolés ; fossiles articulés abondant dans la partie supérieure	Restes désarticulés et partiellement articulés	Majoritairement désarticulés ; restes corrodés et abrasés	Fossiles articulés et petits ossicules

Annexe 2 : Schéma synthétisant la taphonomie des échinodermes en fonction du milieu de dépôt dans un contexte carbonaté, modifié d'après Brett *et al.* (1997).

		Marnes de Dives	Marnes de Villers	Oolithe ferrugineuse de Villers	Argiles à Lophogregarea	Calcaire d'Auberville	Calcaire oolithique de Trouville	Coral-Rag
		Callovien	Oxfordien inférieur			Oxfordien moyen		
Asteroidea								
	Astropectinidae indet.	X		X	X		X	X
	Goniasteridae indet.	X						
Crinoidea								
	<i>Solanocrinites tessonii</i>	X						
	<i>Millericrinus convexus</i>		X		X			
	<i>Millericrinus horridus</i>	X	X	X	X			
	« <i>Pentacrinus</i> » <i>normaniensis</i>	X	X		X			
Echinoidea réguliers								

	<i>Glypticus hieroglyphicus</i>							X
	<i>Paracidaris florigemma</i>							X
	<i>Abelleicidaris</i> sp.	X						
	<i>Hemicidaris</i> sp.					X		X
	<i>Hemicidaris intermedia</i>							X
	<i>Pseudodiadema pseudodiadema</i>							X
	<i>Diplopodia versipora</i>							X
	<i>Polydiadema</i> sp.							X
	<i>Polydiadema mamillanus</i>					X		
	<i>Phymechinus mirabilis</i>							X
	? <i>Milnia</i> cf. <i>angularis</i>			X				
	<i>Stomechinus perlatus</i>					X		
Echinoidea irréguliers								
	<i>Mepygurus depressus</i>			X				
	<i>Nucleolites scutatus</i>						X	
	<i>Holectypus</i> cf. <i>depressus</i>						X	
	<i>Macropygus gresslyi</i>					X		
	<i>Disaster</i> cf. <i>granulosus</i>	X						
Ophiuroidea		X						

Annexe 3 : Tableau recensant et localisant les échinodermes étudiés par Formation dans le Jurassique des Falaises des Vaches noires. En noir ceux dont la Formation d'origine est certaine, en orange, ceux dont elle est incertaine.