# Université de Lille I/Université des Sciences et Technologies de Lille

U. F. R. des Sciences de la Terre

"Laboratoire de Paléontologie et Paléogéographie du Paléozoïque", UMR 8014 du CNRS

Doctorat de Paléontologie présenté par Sébastien CLAUSEN

### "Les communautés non-récifales à échinodermes et éponges de la transition

### Cambrien inférieur-moyen dans la région méditerranéenne occidentale"

"The non-reefal echinoderm-sponge meadows of the Lower-Middle Cambrian transition in the western Mediterranean region"

### Thèse dirigée par

José Javier ÁLVARO BLASCO (Maître de Conférences à l'université de Lille1)

Thèse soutenue à Villeneuve d'Ascq le 20/12/2004.

#### Jury composé de

Alain Blieck (président de jury), Université de Lille I, UMR 8014 CNRS

Françoise Debrenne (rapporteur), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Jean Vannier (rapporteur), Université de Lyon I, UMR 5125 CNRS

Christina Franzén-Bengtson (examinateur), Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

Stefan Bengtson (examinateur), Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

Splendeurs des buprestes, où le métal vert de l'élytre se cloisonne de soufre et d'orangé, sur les chatons d'acacias.

Tisserlitine. A perte de vue, un cailloutis gris ou brunâtre, disséqué de petits ravins où affleurent des marnes vertes et du gypse. Tristesse infinie. Graviers ensablés. Mais ces pauvres étendues incolores sont jonchées de galets de quartz dépolis : gouttes de lune, grains d'aurore, gelées translucides, jaune pâle, jaune de miel, ambre rosé. De chasseur d'insectes et de plantes, me voici promu chasseur de cailloux : j'en remplis mes poches.

Sauterelle verte avec des dessins blancs finement arborescents, rehaussés de lignes carminées.

12 décembre : mon premier pou de cet hiver. Mais Besnard en accaparait deux et le lieutenant m'en fournit, pour les collections zoologiques, un plein flacon. Nuit, sous le signe triomphant du *mejbou'a* l'Orion de nos ciels familiers, mais redressé, grimpé au zénith et culbuté.

Asselar : fonds de lacs, coquillages, ossements de poissons, de crocodiles, d'hippopotames, squelette humain fossilisé de quelque noyé préhistorique,

honorable document qui trouvera place, sous le nom *d'Homme d'Asselar*, dans les traités, malgré les mensongères et burlesques grandiloquences des manchettes : *Ape man of the Sahara, Ape-like features*, etc.

Le lendemain, forte marche hélio-pétrée, de pénitence : j'ai, l'autre jour, du haut de ma monture, entrevu une fleur bleue inédite (pour mon herbier), sans avoir eu le courage de baraquer pour la cueillir ; j'y retourne pour cataloguer, bien entendu, une banalité.

Monod, T. 1989. Méharées. Arles, Actes Sud.

### **Remerciements**

"De chasseur d'insectes et de plantes, me voici promu chasseur de cailloux : j'en remplis aujourd'hui mes poches". Cette "promotion" est l'aboutissement de quatre années passées au sein du "Laboratoire de Paléontologie et Paléogéographie du Paléozoïque" de l'université de Lille I à tenter de porter à bout de bras la bonne étoile qui m'y avait conduit, de m'approprier une thématique de recherche,... de rédiger une thèse. J'ai rencontré de nombreuses personnes qui m'ont aidé de différentes façons dans l'accomplissement de ces tâches sans jamais oublier de noter leur nom sur quelques papiers en pensant au jour "béni" de la rédaction des remerciements qui conclut en général la dernière année de thèse. La plupart de ces papiers ont aujourd'hui disparus, sûrement fossilisés quelque part au sein des accumulations de documents qui recouvrent mes différents bureaux, et les nuits courtes de ces dernières semaines ainsi qu'un calendrier galopant me poussent à abréger cette traditionnelle page liminaire. Pourtant, après avoir rédigé ce travail, guidé par le devoir d'objectivité et les données fossiles (que j'espère avoir respectés), je ne pourrai résister à cet espace libre d'expression. Je vais donc tenter de réfléchir une dernière fois (peut-être sera-ce la bonne?) avant de sceller cette monographie et de me souvenir de tous mes petits papiers. Je remercie d'avance les personnes que j'oublierais de remercier, et les assure que je ne manquerai pas de penser à elles à l'occasion de futures séances d'exhumation de documents.

J'exprimerai tout d'abord ma reconnaissance aux différentes personnes, enseignants, collègues, ou amis qui m'ont aidé au cours de mes études et m'ont en quelque sorte conduit aux portes du bâtiment SN5. Je n'irai pas jusqu'à évoquer les acteurs de ma petite enfance, d'aucuns pourraient en effet voir dans ce récit une influence psychanalytique conjugale. Je citerai simplement l'ensemble du personnel du Centre Scolaire Saint Paul dont j'ai été l'élève avant d'en faire partie. Je remercie plus particulièrement son directeur, Monsieur Ponthieu,

qui a toujours considéré les surveillants comme des éducateurs dont la priorité devait rester les études universitaires. En écrivant ces lignes, je ne peux m'empêcher de penser à Monsieur et Madame Magnan, Monsieur Bour, et Monsieur Janvier pour leur soutien lors de ma recherche d'un D.E.A.

Il m'est malheureusement impossible de remercier nominalement toutes les membres, techniciens, enseignants et chercheurs de l'U.F.R. des Sciences de la Terre et de la Faculté des Sciences de Lille qui ont participé, peut-être sans le savoir, à la réalisation de ce travail, je leur adresse néanmoins à tous ma reconnaissance. Je pense particulièrement à Christine et Mercedes dont le bonjour soigne toutes les mauvaises humeurs matinales; à Miguel, entre autres pour ses jeux de mots matinaux qui m'ont parfois poussé au travail ; à Omar, qui a accepté de perdre systématiquement au tennis pour ménager mon ego et se défouler ensuite sur mes "cailloux" ; à Eric, qui contrairement aux trompeuses apparences est toujours disponible, et qui m'a beaucoup appris en informatique, particulièrement sur les manipulations du BIOS ; Philippe et ses drôles de dames pour leur éternelle disponibilité ; Anne-Marie Candilier et Madame Netter pour avoir patiemment récupéré mon portefeuille chaque fois (et elles ont été nombreuses) que je l'ai abandonné dans les laboratoires, salles-café et autres... J'adresse une pensée amicale à Carine, Jérémie, Ludovic, *Numar*, Stéphane et les autres étudiants de Sciences de la Terre.

Tous les étudiants du Laboratoire de Paléontologie et Paléogéographie du Paléozoïque peuvent témoigner de l'accueil et de l'encadrement dont ils bénéficient, et de la place qui leur y est faite. Toute ma gratitude va notamment à Monsieur Vachard, pour son aide bibliographique et les discussions sur le groupe des Foraminifères et autres microfossiles, à Catherine Crônier pour son aide significative\*\*\* en statistique, et bien sûr à Alain Blieck pour l'ambiance qu'il sait créer autour de lui, pour sa disponibilité et sa considération des étudiants au sein du laboratoire qu'il dirige. Je dois en outre le remercier pour sa sympathie, et

pour avoir supporté avec humour l'impertinence de mon jeune age (au moins mental) qui je l'espère ne l'a pas fait douter du profond respect que je lui porte.

Une thèse ne peut se faire sans encadrement. Un merci tout particulier va à Martial Caridroit qui pendant deux années a été mon directeur de thèse et qui n'a rien changé à nos rapports après avoir cédé sa place à mon encadrant, Jose-Javier Álvaro. Mon "Maestro" a joué un rôle clef dans mon équilibre psychologique et social, m'invitant toujours à prendre part à une sorte de thérapie de groupe monothématique (ou presque) ; je ne sais toujours pas pourquoi c'est à moi qu'il parlait ni même s'il était réellement intéressé par mon discours, mais je lui demanderai sûrement à la fin de ma thèse... D'autre part, il a été pour moi un maître d'apprentissage dans toute les étapes de la recherche depuis les missions de terrain jusqu'à la restitution de résultats. Il m'a en outre présenté au membre de la *dream-team* de la Montagne-Noire (Daniel Vizcaïno, Sylvie et Eric Monceret, Nicolas Tormo), et les membres du Département des Sciences de la Terre de l'Université de Saragosse. Enfin, il m'a intégré à différents projets de recherche et m'a encouragé à chercher des financements pour me déplacer et collaborer avec des chercheurs extérieurs au laboratoire.

Ce travail a ainsi pu bénéficier des financements de l'U.M.R. C.N.R.S. 8014 mais aussi du projet A.T.I 15-52, de l'Ecole Doctorale "Sciences de la Matière, du rayonnement et de l'environnement" de l'université de Lille I (merci à Brigitte Van Vliet Lanoë pour l'aide dans mes démarches), et de la Communauté Européenne (*High-Lat program*).

Je remercie Monsieur Bruno David et l'ensemble des membres de l'U.M.R. C.N.R.S. 5561 de l'université de Bourgogne pour l'accueil à Dijon lors de cette étude, et particulièrement Bertrand Lefebvre pour m'avoir hébergé et pour ses discussions critiques de l'un des travaux inclus dans cette thèse. De même, je remercie Monsieur Hervé Lelièvre et les membres du Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle d'avoir accepté ma participation à leur séminaire de cladistique; l'équipe du Laboratoire de

Paléozoologie du Muséum National d'Histoire Naturel de Stockholm pour m'avoir accueilli à deux reprises, et Monsieur Peter Jell du Muséum du Queensland pour le prêt de matériel.

Au cours de ce travail, j'ai eu la chance de faire la rencontre et de bénéficier de l'aide scientifique de Madame Françoise Debrenne, Madame Christina Franzén-Bengtson, Monsieur Stefan Bengtson, et Monsieur Jean Vannier qui m'ont fait l'honneur, tout comme monsieur Alain Blieck, de bien vouloir siéger dans le jury de cette thèse.

Enfin, je me permets d'adresser une pensée à ma Famille, et particulièrement à Virginie, mon épouse, qui sait combien il est difficile de me supporter, et à Noé qui ne tardera pas à le découvrir...

### TABLE DES MATIERES

Ι	Introduction		_10	
II	Situation géographique et géologique		_ 16	
	II.1 Nappe	d'Esla (région Cantabrique, Nord-Ouest de l'Espagne)	_16	
	II.2 Unité s	tructurale de Mesones (chaînes Ibériques, Nord-Est de l'Espagne)_	_20	
	II.3 Synclin	al de Lemdad (Haut-Atlas, Maroc)	_24	
III Stratigraphie				
	III.1 Aperçu paléogéographique			
	III.2 Région Cantabrique		_30	
	III.3 Chaîne	s Ibériques	_34	
	III.4 Haut-A	tlas	_38	
	III.5 Cadre	biostratigraphique	_43	
	III.5.1	Péninsule Ibérique	_43	
	III.5.2	Maroc	_45	
	III.6 Faciès	et épigénie	_48	
	III.6.1	Formation de Láncara, nappe d'Esla	_49	
	III.6.2	Formation de Valdemiedes, unité de Mesones	_ 55	
	III.6.3	Brèche à <i>Micmacca</i> , vallée de Lemdad	_58	
IV	IV Systématique			
V	Remplacement	s des communautés benthiques	174	
	V.1 Plate-fo	orme cantabrique	174	

V.2 Plate-forme ibérique	179
V.3 Plate-forme de Lemdad (Bassin du Souss)	186
VI Discussion	195
VIIConclusions et perspectives	201
VIII Références bibliographiques	207
IX Planches photographiques (Plates)	240

## I Introduction

"L'explosion cambrienne" est généralement admise comme l'un des événements les plus importants dans l'évolution du vivant sur Terre. Néanmoins, la signification de ce terme est parfois ambiguë : "l'explosion Cambrienne" correspond-elle à une multiplication de la biodiversité des organismes ou des fossiles ? En effet, pour certains auteurs, cet événement correspond à l'émergence et la diversification initiale de la plupart des embranchements animaux connus actuellement ainsi que de nombreux autres aujourd'hui éteints. Pourtant, des données moléculaires récentes obtenues à partir de génomes actuels viennent compléter les données paléontologiques et suggèrent une divergence entre embranchements antérieure au Cambrien (voir entre autres Bromham et al., 1998 et Conway-Morris, 2000) : "l'explosion cambrienne" prise dans ce sens deviendrait alors l'ultime étape d'un processus évolutif débuté dès l'Ediacarien (selon une décision récente de l'International Subcommission on the Terminal Proterozoic System, le nom Ediacarien doit maintenant être appliqué à la dernière Période du Néoprotérozoïque). Pour d'autres, "l'explosion cambrienne" correspond d'avantage à l'acquisition polyphylétique de la capacité de biominéralisation, même si cette dernière ne peut suffire à expliquer à elle seule la radiation observée qui touche également les organismes à corps mou (Bengtson, 1990, 1994) et la biodiversité des ichnofossiles. En effet, à l'exception de quelques rares organismes édiacariens qui ont précipité un squelette (tels que Cloudina? ou Namacalathus) la plupart des métazoaires ont acquis cette capacité à la base du Tommotien (second étage de l'échelle sibérienne du Cambrien). Cet épisode a changé la biosphère marine et les sédiments marins associés de façon radicale. A partir de cet événement, des communautés benthiques et pélagiques complexes se sont succédées, et les substrats marins, les bioaccumulations et les récifs se sont modifiés pour ressembler aux écosystèmes connus actuellement.

Les archéocyathes, éponges sans spicules, sont les métazoaires les plus abondants au sein des récifs du Cambrien inférieur et ont contribué, en association avec des calcimicrobes (communautés microbiennes capables de fixer le carbonate), à l'édification de monticules récifaux dans le continent sibérien dès la base du Tommotien (Riding & Zhuravlev, 1995). Ils ont progressivement colonisé les plates-formes carbonatées de la quasi-totalité des marges continentales, ont connu leur acmé au Botomien et ont décliné au cours du Toyonien ; très peu de formes persistent dans le Cambrien moyen (Debrenne & Reitner, 2000). De par leur intérêt paléoécologique et biostratigraphique (les archéocyathes apparaissent avant les trilobites dans la plupart des plates-formes), les récifs à archéocyathes et calcimicrobes, tout comme les bioaccumulations à trilobites, constituent le registre fossile cambrien le mieux étudié.

D'autres communautés benthiques, telles que les communautés à échinodermes et éponges spiculées, ont été en grande partie négligées car elles ne sont jamais conservées en gisements autochtones. La plupart des éponges spiculées ont été étudiées, d'un point de vue taxinomique, dans des dépôts silicoclastiques fins tels que les schistes de Burgess (Rigby, 1986). Des spicules siliceux de démosponges et d'hexactinellidés sont fréquemment extraits des calcaires cambriens par attaque à l'acide, mais leur état désarticulé ne permet généralement pas une étude taxinomique précise, ce qui a rendu impossible l'estimation de leur biodiversité au cours du Cambrien. Le cas des échinodermes, rarement préservés articulés, est encore plus dramatique : après leur mort, la désarticulation rapide de leur thèque, et éventuellement de leur tige, composées de nombreuses plaques faiblement articulées, générait une quantité importante d'éléments squelettiques préservés au sein de calcaires (*packstones-grainstones*) à échinodermes ou encrinites. Même si ces encrinites sont fréquentes dans les sédiments cambriens, la nature carbonatée des squelettes d'échinodermes a traditionnellement empêché leur étude tri-dimensionnelle après attaque à l'acide de la roche encaissante et leur étude reste très limitée.

D'autre part, l'un des principaux projets de *l'International Subcommission on Cambrian Stratigraphy* (ISCS) est la proposition d'une charte chronostratigraphique globale utilisable pour corrélation internationale (Geyer & Shergold, 2000). Dans ce projet, une difficulté majeure réside dans le provincialisme drastique des faunes benthiques comme les trilobites. En effet, une différenciation biogéographique en trois provinces principales est établie dès l'apparition des trilobites au Cambrien inférieur : une province à olenellidés (Baltica, Laurentia, Siberia), une province à redlichiidés (Gondwana) et une troisième province à bigotinidés chevauchant les précédentes (Palmer, 1972; Pillola, 1991). Le schéma se complique au cours du Cambrien moyen et supérieur pour lesquels Palmer (1972) décrit un total de 7 provinces.

L'un des secteurs géographiques où les corrélations biostratigraphiques restent activement débattues est la marge périgondwanienne occidentale (où se situe le secteur méditerranéen occidental étudié ici) où de nombreuses études sur les trilobites ont mis en évidence une forte disparité biogéographique (voir dernière synthèse *in* Álvaro *et al.*, 2003). Dans cette marge, la transition Cambrien inférieur-moyen constitue une charnière dans le remplacement des communautés benthiques : elle est caractérisée par la disparition des récifs à archéocyathes et calcimicrobes associée à la diminution progressive de la productivité carbonatée jusqu'à son arrêt complet au cours du Cambrien moyen (voir synthèse *in* Álvaro & Vennin, 2001 ; Álvaro *et al.*, 2003). Cette transition a également été analysée en détail à partir des faunes de trilobites qui montrent le remplacement de faunes endémiques par des faunes à caractère plus cosmopolite qui comprennent les paradoxididés. Bien que dans cette région périgondwanienne l'apparition des paradoxididés ait traditionnellement été utilisée traditionnellement comme marqueur de la limite Cambrien inférieur-moyen, les différentes espèces sélectionnées pour définir cette limite apparaissent de façon diachrone. Or, les règles de l'ISCS insistent sur l'utilisation des premières apparitions de taxons (FAD) pour la définition des limites chronostratigraphiques, ces apparitions devant être synchrones pour conserver une signification chronostratigraphique (Remane, 2003). C'est dans cet objectif qu'a été créé au sein de l'ISCS un groupe de travail focalisé sur la transition Cambrien inférieur-moyen (*Lower-Middle Cambrian GSSP Working Group*), projet auquel contribue cette monographie.

Les fluctuations de la biodiversité au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen ne peuvent être déduites de l'analyse d'un nombre réduit de taxons. Paradoxalement, les prairies à éocrinoïdes et éponges qui colonisèrent les plates-formes mixtes carbonatosilicoclastiques de cette transition ont fait l'objet de peu d'études malgré leur développement dans différentes régions périgondwaniennes. Álvaro & Vennin (1996b, 1997) décrivent d'abondants spicules siliceux d'éponges (étudiés après extraction à l'acide) associés à des pièces d'échinodermes attribuées aux éocrinoïdes (visibles en lame mince) au sein de dépôts carbonatés des chaînes Ibériques (Nord-Est de l'Espagne). Ils reconnaissent différents facteurs sédimentaires et géodynamiques qui ont favorisé l'installation de ces communautés benthiques non-récifales qu'ils nomment "*eocrinoid-sponge meadows*". Depuis, ces communautés ont été reconnues en d'autres affleurements cambriens du secteur méditerranéen occidental (marge périgondwanienne occidentale) où elles ont traversé la transition Cambrien inférieur-moyen.

L'étude des communautés benthiques à échinodermes et éponges a été rendue possible dans ce travail par la découverte de trois gisements exceptionnels qui ont subi des processus diagénétiques précoces spéciaux : une silicification des calcaires de la Formation de Valdemiedes dans les chaînes Ibériques (NE de l'Espagne), une phosphatisation des calcaires de la Formation de Láncara dans la nappe d'Esla (région Cantabrique, NE de l'Espagne) et une ferruginisation des calcaires volcanoclastiques de la "Brèche à *Micmacca*" (synclinal de

Lemdad, Haut-Atlas marocain). Ces trois unités lithostratigraphiques, qui affleurent dans trois plate-formes de la marge périgondwanienne occidentale à productivité carbonatée épisodique, comprennent la transition Cambrien inférieur-moyen dans des milieux non-récifaux (à l'exception de quelques monticules récifaux cantabriques), mais enregistrent une histoire différente des conditions paléoécologiques dans des conditions sédimentaires et géodynamiques différentes.

L'objectif principal de cette thèse est d'étudier l'évolution des communautés benthiques non-récifales de la marge périgondwanienne occidentale au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen afin de déterminer si les taxons des prairies à échinodermes et éponges se maintiennent ou s'ils présentent un remplacement à l'intérieur des communautés au cours de cette transition : existe-t-il une véritable extinction au cours de cette transition ou s'agit-il d'un biais d'échantillonnage en faveur des trilobites (généralement étudiés dans des successions schisteuses monotones favorables à leur préservation et à leur utilisation à des fins biostratigraphiques) ? Pour répondre à cette question, il est nécessaire d'établir l'influence relative des différents contrôles paléogéographiques et paléoenvironnementaux sur les associations taphonomiques observées : comment la migration vers le pôle Sud de la marge occidentale périgondwanienne, les fluctuations du niveau marin relatif et les phases tectoniques et volcaniques décrites au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen (voir synthèse in Álvaro, 2002) influent-ils sur l'évolution des communautés observées ? D'autre part, il est admis que les facteurs biotiques (complexification des réseaux trophiques, partition des niches écologiques, biominéralisation, etc.) ont eux-mêmes joué un rôle primordial dans les changements environnementaux (modification des substrats, par exemple) observés au cours de "l'explosion Cambrienne". Comment, à l'échelle des communautés benthiques nonrécifales de la marge périgondwanienne occidentale, les différents organismes de cet écosystème ont-ils interagi pour permettre la colonisation des plates-formes carbonatées ?

Quelles adaptations ont permis aux premiers métazoaires épibenthiques suspensivores qui dominent les communautés benthiques cambriennes de s'élever au-dessus du substrat et d'occuper ainsi de nouvelles niches écologiques ? Cette thèse tentera de répondre à ces diverses questions par une approche principalement taxinomique et paléoécologique des communautés décrites, et ainsi de proposer quelques points de discussion nécessaires pour l'avancée de la corrélation de la transition Cambrien inférieur-moyen.

## II Situation géographique et géologique

# II.1 Nappe d'Esla (région Cantabrique, Nord-Ouest de l'Espagne)

Le Paléozoïque et, en plus faible proportion, le Protérozoïque affleurent dans un domaine de la péninsule Ibérique nommé massif Ibérique et en d'autres affleurements isolés tels que le système Ibérique, la sierra de la Demanda, les Pyrénées et la cordillère Bétique (Fig. 1), cette dernière se prolongeant dans l'île de Mallorca. Le massif Ibérique occupe la majeure partie de la moitié occidentale de la péninsule. Il est limité au Nord, à l'Ouest et au Sud-Ouest par le golfe de Biscaye et l'océan Atlantique, bien que la plate-forme continentale, tout comme les quelques aires émergées côtières, soit en réalité occupée par des terrains mésozoïques et tertiaires. A l'Est, un large domaine mésozoïque et cénozoïque sépare le massif Ibérique du reste du domaine hercynien de la péninsule.

Lotze (1945) fut le premier à proposer une division du massif Ibérique en six "zones" ou unités tectonostratigraphiques majeures, nommées : Cantabrique, Asturoccidentale-Léonèse, Gallicienne-Castillienne, Lusitanne occidentale-Alcudienne, Ossa-Morena et Sud-Portugaise (Fig. 1). Julivert *et al.* (1972) redéfinissent les zones de Lotze et leurs limites : ils regroupent les zones Gallicienne-Castillienne et Lusitane occidentale-Alcudienne en une zone unique qu'ils nomment Centro-Ibérique. Cette "zonation" tectonostratigraphique repose sur des critères géologiques variés dont la structure et les successions stratigraphiques. Le système Ibérique (chaînes Ibériques et Hespériques et sierra de la Demanda, NE de l'Espagne) est aujourd'hui considéré comme une prolongation des zones Asturoccidentale-Léonèse et Cantabrique (Julivert *et al.*, 1972 ; Gozalo & Liñán, 1988).



Fig. 1 - Unités géologiques et géographiques pré-mésozoïques de la péninsule Ibérique (d'après Lotze, 1945; Julivert *et al.*, 1972; Álvaro *et al.*, 1993) : ZC, zone Cantabrique; ZAOL, zone Asturoccidentale-Léonèse; ZGC, zone Gallicienne-Castillienne; ZLOA, zone Lusitanne occidentale-Alcudienne; ZOM, zone Ossa-Morena; ZPS, zone Sud-Portuguaise; AD, sierra de la Demanda; CI, chaînes Ibériques; P, Pyrénées; ACC, chaîne côtière Catalane; AB, alignements Bétiques.

Pre-Mesozoic outcrops of the Iberian Peninsula (from Lotze, 1945; Julivert et al., 1972; Álvaro et al., 1993): ZC – Cantabrian zone, ZAOL, West Asturian-Leonese zone; ZGC, Galician-Castilian Zone; ZLOA, West Lusitanian-Alcudian zone; ZOM, Ossa-Morena zone; ZPS, South Portuguese Zone; AD, Demanda Mountains; CI, Iberian Chains, P: Pyrenees; ACC, Catalonian coastal ranges; AB, Betic ranges.

La région (terme géographique) Cantabrique est répartie sur deux "zones" (terme géologique) : la zone Asturoccidentale-Léonèse et la zone Cantabrique où se situent les affleurements étudiés. La région Cantabrique longe la côte Nord-Ouest de l'Espagne sur approximativement 300 km. Ces alignements séparent nettement le plateau de la Castille au Sud et le golfe de Biscaye au Nord (côtes cantabriques). Leurs limites occidentale et orientale demeurent plus vagues, représentées par les sources de l'Ebre à l'Est et celles du Miño à l'Ouest. Ce massif, allongé selon un axe Est-Ouest, culmine à la *peña* de Cerredo dans les pics d'Europe (2648 m, au Sud de Santander). Cette crête majeure se poursuit à l'Ouest, dépassant rarement les 100 km de large, mais atteignant des altitudes de 1500 à 2000 m. A l'Ouest de la

vallée du Narcea, les alignements changent de direction et la sierra de Rañado se présente majoritairement selon un axe Nord-Sud. La chaîne principale se divise et forme ainsi les sierras d'Ancares et de Courel au Sud-Ouest, et la sierra de Gistreo et les monts de Léon plus à l'Est pour limiter ainsi le bassin d'El Bierzo, qui est drainé par la rivière Sil.

La zone Cantabrique (Fig. 2A) se situe au cœur de l'arc Ibéro-Armoricain, défini d'après les structures hercyniennes de cette partie de la péninsule Ibérique. Les limites de la zone Cantabrique et ses particularités, basées principalement sur les différences stratigraphiques par rapport aux régions voisines, ont été caractérisées par Lotze (1945). A l'Ouest, la zone Cantabrique est séparée de la zone orogénique plus interne (la zone Asturoccidentale-Léonèse) par les terrains protérozoïques qui affleurent au cœur de l'antiforme du Narcea. La limite occidentale de la zone Cantabrique est une faille située au sein de cet antiforme. Les autres limites sont constituées par des sédiments mésozoïques et tertiaires qui recouvrent les roches paléozoïques à l'Est et au Sud, et par la mer Cantabrique au Nord. Cette zone a une structure générale en écailles tectoniques, compliquée par l'existence de plusieurs niveaux de décollements et par le développement de différents systèmes de failles liés à sa forme arquée. Toutefois, les plans de failles divergent principalement à partir d'un niveau de décollement situé au sein de la Formation cambrienne de Láncara. La déformation y est superficielle, sans métamorphisme associé ni clivage important.

La nappe d'Esla affleure au sein de la ceinture interne plissée et faillée de l'orogenèse hercynienne reconnue dans la zone Cantabrique. La nappe se caractérise par le développement de trois écailles tectoniques majeures, de trois duplexes, accumulant un déplacement horizontal total d'environ 90 km (Pérez Estáun & Bastida, 1990). Au sein de la nappe d'Esla, les affleurements étudiés se situent à proximité des villages de Crémenes et de Valdoré (Fig. 2B).



Fig. 2 –(A) Localisation géologique de la zone Cantabrique au sein des affleurements pré-Hercyniens de la péninsule Ibérique et principales unités tectonostratigraphiques. (B) Carte géologique de la nappe d'Esla [surface encadrée en (A)] et sections étudiées dans ce travail (d'après Truyols *et al.*, 1990; Aramburu *et al.*, 1992 ; Alvaro *et al.*, 2000b, c).

(A) Geological setting and main tectonostratigraphic units of the Cantabrian Zone in the context of the pre-Hercynian outcrops of the Iberian Peninsula. (B) Geological map of the Esla nappe [boxed area in (A)] and sections studied in this work (after Truyols et al., 1990; Aramburu et al., 1992; Alvaro et al., 2000b, c).

# II.2 Unité structurale de Mesones (chaînes Ibériques, Nord-Est de l'Espagne)

Lotze (1929) dénomme système Ibérique ou Celtibérique (cordillère alpine du Nord-Est de l'Espagne) les alignements montagneux de direction NO-SE situés entre les vallées de L'Ebre, du Douro et du Tage. Ce même auteur établit la différenciation au sein du système Ibérique de : (1) la sierra de la Demanda au Nord-Ouest, située entre les villes de Burgos au Nord-Ouest et de Soria au Sud-Est, et (2) la cordillère Ibérique au Sud-Est, située entre les villes de Soria au Nord-Ouest, Teruel au Sud-Est et Saragosse au Nord. Il reprend la division de la cordillère Ibérique définie par Dereims (1868) en chaînes Hespériques (sudoccidentales) et Ibériques (nord-orientales). Les travaux sur le Paléozoïque et le Protérozoïque des chaînes Ibériques (Fig. 1 et 3) ont traditionnellement adopté la division géographique des chaînes Ibériques en chaîne Ibérique orientale et chaîne Ibérique occidentale (Lotze, 1929), deux alignements d'orientation NO-SE séparés par la dépression tertiaire de Catalayud-Teruel drainée par les rivières Jiloca et Ribota.

La chaîne Ibérique orientale commence avec les contreforts de la sierra de Moncayo et se prolonge sur une distance d'environ 400 km jusqu'au alentours de Montalbán (Teruel). En plus du Moncayo qui culmine la formation montagneuse à 2213 m, on distingue les sierras de La Virgen (1433 m), Vicort (1420 m), Algairén (1235 m) et Cucalón (1492 m). La chaîne Ibérique occidentale s'étend quant à elle de Torrubia (Soria) jusqu'à proximité de Calamocha (Teruel) sur une distance de plus de 300 km. Ses points culminants, d'altitude plus faible que dans la chaîne orientale, se partagent entre les sierras d'El Caballero (1246 m), Pardos (1264 m) et Santa Cruz (1423 m).

Les roches paléozoïques et protérozoïques constituent le noyau de ces deux alignements, qui sont recouverts de matériaux mésozoïques ou tertiaires par discordance ou par contact faillé (Fig. 3). On peut notamment reconstituer dans les chaînes Ibériques une succession stratigraphique pré-hercinienne quasiment ininterrompue, qui s'étend du Néoprotérozoïque au Carbonifère inférieur. Les sédiments cambriens y constituent une succession complète et puissante de 2500 à 3500 m.



Fig. 3 - Localisation et affleurements pré-hercyniens des chaînes Ibériques (d'après Álvaro & Vennin, 1998b).

Geological setting and pre-Hercynian outcrops of the Iberian Chains (after Álvaro & Vennin, 1998b)

Les chaînes Ibériques sont constituées de roches paléozoïques affectées par deux phases orogéniques majeures : l'une hercynienne ou varisque (Westphalien-D, Carbonifère), l'autre alpine qui remodèle les chevauchements précédents. Le massif paléozoïque a été divisé

en trois unités tectonostratigraphiques majeures (Fig. 4A; Lotze, 1961; Gozalo & Liñán, 1988) : l'unité occidentale de Badules (Précambrien à Ordovicien inférieur), traversée longitudinalement par la dépression de Catalayud-Teruel, l'unité intermédiaire de Mesones (Précambrien à Cambrien moyen) et l'unité orientale d'Herrera (Cambrien supérieur à Permien). Ces trois unités sont séparées respectivement par des failles majeures dites de Jarque et de Datos. Le chevauchement associé à la faille de Jarque traverse longitudinalement les affleurements précambriens et est considéré comme la prolongation dans les chaînes Ibériques de la limite entre les zones Cantabrique et Asturoccidentale-Léonèse du massif Ibérique (Lotze, 1929). C'est pourquoi les chaînes Ibériques sont actuellement considérées comme les prolongements des alignements structuraux hercyniens du Nord-Ouest de la péninsule (Gozalo & Liñán, 1988), bien qu'elles soient déconnectées en surface (entourées de sédiments mésozoïques et tertiaires) du reste de l'arc ibéro-armoricain. La faille de Datos divise les chaînes Ibériques en deux grandes régions de style tectonique différent : une occidentale (unités de Badules et de Mesones) avec prédominance de déformation fragile, l'autre orientale (unité d'Herrera) à déformation plutôt ductile. Álvaro (1994) divise les unités structurales principales définies ci-dessus en unités allochtones et parautochtones.

La coupe sur laquelle s'appuie cette étude  $(M_3)$  se situe au Nord-Ouest de la chaîne Ibérique orientale, à 10 km environ à l'Ouest de la localité de Mesones de Isuela, dans le ravin de la Junquera. Elle permet de reconstituer une succession détaillée et continue au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen. Elle appartient à l'écaille la plus orientale de l'unité allochtone d'Isuela (unité structurale de Mesones), constituée d'un ensemble d'écailles tectoniques de direction NO-SE (Fig. 4B). Ces écailles possèdent des contacts discordants et faillés sous un matériel triasique qui les entoure et qui appartient à la dépression triasique de Morés.



Fig. 4. Unités tectono-stratigraphiques majeures des chaînes Ibériques (A) et carte géologique de l'unité allochtone d'Isuela, secteur septentrional de la chaîne Ibérique occidentale [zone encadrée en (A); d'après Álvaro, 1994)].

Main tectonostratigraphic units of the Iberian Chains and geological map of allochtonous unit of Isuela, northern part of the eastern Iberian chain [boxed area in (A); after Álvaro, 1994].

### II.3 Synclinal de Lemdad (Haut-Atlas, Maroc)

L'Atlas "marocain" est constitué de trois chaînes (du Nord au Sud) : le Moyen-Atlas, le Haut-Atlas et l'Anti-Atlas. Le Haut-Atlas est un alignement montagneux d'orientation SO-NE qui s'étend sur environ 750 km du cap Ghir, sur l'Atlantique, à l'Algérie où il est prolongé par l'Atlas saharien. La formation montagneuse culmine avec 4165 m au jebel Toubkal. Elle est délimitée au Nord par le Haouz ou plaine de Marrakech, au Nord-Ouest par le Moyen-Atlas (Bou-Nassere, 3340 m) dont il est séparé par l'oued de Moulouya, et au Sud par l'Anti-Atlas (d'Ifni au Tafilalet ; 2351 m dans le jebel Bani) dont il est séparé par l'oued Dadès (oued Drâa) dans sa partie orientale, par les plateaux du Siroua dans sa partie centrale et, enfin, par l'oued Souss dans sa partie occidentale.

Les différentes unités marocaines (Fig. 5) se sont formées au cours de trois grands cycles orogéniques : le dernier cycle précambrien (ou orogenèse panafricaine), le cycle hercynien et le cycle atlasique (rifain ou alpin). Ces derniers entraînent la formation successive de trois grands domaines (domaine de l'Anti-Atlas, domaine hercynien de l'Atlas et domaine Rifain) qui délimitent des accidents tectoniques importants, matérialisés par des couloirs déprimés. Le Paléozoïque inférieur affleure en abondance au Maroc, chaque massif présentant au moins l'un de ses systèmes. Toutefois son épaisseur diminue progressivement du Nord au Sud.



Fig. 5. Principales unités structurales du Maroc (d'après Choubert & Faure-Muret, 1956). Main structural units of Morocco (after Choubert & Faure-Muret, 1956).

Le domaine de l'Anti-Atlas, dont la formation débute dès le Précambrien, a subi les trois cycles orogéniques. Les terrains plissés et indurés du Précambrien y ont été recouverts au cours du Paléozoïque inférieur. L'orogenèse hercynienne reprend cet ensemble et engendre un bombement de fond qui soulève le secteur. Dès lors incorporé au continent africain, ce massif devenu "inerte" ne sera plus plissé par l'orogenèse alpine qui provoque uniquement un nouveau soulèvement et des ruptures. L'Anti-Atlas se caractérise ainsi par un cœur précambrien flanqué d'une puissante série cambrienne et d'autres séries du Paléozoïque inférieur. Il disparaît vers l'Est sous des dépôts récents. La faille ou accident Sud-Atlasien, d'orientation OSO-ENE, matérialisée par le sillon pré-africain, limite le domaine de l'Anti-Atlas. Elle longe l'oued Souss au Nord, reliant Agadir à Figuig. Au Nord de cet accident s'étend le domaine Atlasique. Principalement touché par les deux derniers cycles orogéniques, il possède une architecture très complexe et se décompose en nombreuses unités dont trois

principales (du Nord au Sud) : la Meseta ou Plateau, le Moyen-Atlas et le Haut-Atlas. Le Haut-Atlas n'a incorporé de plis de fond que dans sa partie occidentale. Ce massif ancien (au Nord de l'oued Souss), se décompose en deux blocs : le bloc occidental qui constitue un tronçon de chaîne hercynienne de la Meseta et le bloc oriental ayant incorporé un tronçon de la chaîne précambrienne.



Fig. 6. Cartographie schématique (A) des affleurements du Néoprotérozoïque?-Cambrien du Haut-Atlas et de l'Anti-Atlas et (B) de la région du synclinal de Lemdad (zone encadrée en A) avec localisation des sections étudiées dans ce travail (modifiée d'après Geyer *et al.*, 1995).

Geologic sketch of (A) the Neoproterozoic(?)-Cambrian outcrops of the High-Atlas and Anti-Atlas, and (B) of the Lemdad area (boxed area in A) with setting of the studied sections (modified from Geyer et al., 1995). Le domaine homogène de l'Anti-Atlas et le bloc oriental du massif ancien du Haut-Atlas, unités séparées par l'accident Sud-Atlasien mais géologiquement semblables, constituent la région type litho- et biostratigraphique du Cambrien inférieur marocain (Fig. 6A). Le synclinal de Lemdad est situé dans le flanc méridional du Haut-Atlas (oued El Lemdad, dernier affluant nord-oriental du Souss, province de Taroudannt) qui borde l'oued Souss au Nord. Les fossiles reportés dans cette étude proviennent de deux coupes (LeI et LeXI *sensu* Geyer *et al.*, 1995) situées respectivement aux extrémités occidentale et orientale du synclinal (Fig. 6B). D'un point de vue structural, le secteur constitue un synclinal de direction NO-SE dont la fermeture périclinale est située au Nord-Ouest avec une faille subverticale occupant la charnière. La vallée de Lemdad a parfois été nommée "Ouneïn" par certains auteurs.

## III Stratigraphie

### III.1 Aperçu paléogéographique

Les massifs hercyniens (ou varisques) du Maroc et de l'Europe du SO, ce dernier étant situé au Sud de la zone Rheno-hercynienne et au Nord du domaine alpin, contiennent une mosaïque de successions cambriennes situées, d'un point de vue paléogéographique, sur la marge périgondwanienne occidentale au cours du Cambrien (Fig. 7A-C). Cette marge comprend le Maroc, les massifs Ibérique et Armoricain, la Montagne Noire, la Sardaigne, la Saxe-Thuringe et la Bohême (voir synthèse *in* Álvaro *et al.*, 2003). Quelques petits domaines cratoniques des îles britanniques sont également associés latéralement à cette marge (Avalonie orientale), leur limites étant parfois peu définies (Cocks *et al.*, 1997).

Les affleurements cambriens du massif Ibérique, subdivisé par Lotze (1961; cf. chapitre II.1) en différentes "zones", appartiennent à deux bassins (Fig. 7B) : le bassin Cantabro-Ibérique et le bassin Andalou, ce dernier comprenant la zone d'Ossa-Morena, dont l'affinité géodynamique demeure quant à elle controversée (Álvaro *et al.*, 2003). Le bassin Cantabro-Ibérique comprend les zones Cantabrique, Asturoccidentale-Léonèse, Centro-Ibérique (partie Nord), et leur prolongation orientale dans la sierra de la Demanda et les chaînes Ibériques. Ce bassin était limité au Nord-Est par une source continentale émergée nommée le massif de l'Ebre ou massif Cantabro-Ebroïque, qui constituait la source principale de sédiments pour les bassins cantabro-ibérique et pyrénéen (Carls, 1983 ; Álvaro *et al.*, 2003), et au Sud-Ouest par des hauts-fonds surélevés et autres sources émergées (Lotze, 1961) qui fournissaient des sédiments de façon épisodique (Aramburu *et al.*, 1992). Suivant quelques travaux récents (voir Álvaro *et al.*, 2003) nous distinguerons à l'intérieur du bassin Cantabro-Ibérique la plate-forme ibérique (chaînes Ibériques) de la plate-forme cantabrique (zone Cantabrique de la région Cantabrique).



Fig. 7. Localisation (A) de la marge périgondwanienne occidentale sur une reconstitution paléogéographique globale du Cambrien; (B) des bassins étudiés dans ce travail; et (C) des affleurements pré-hercyniens relatifs de la région méditerranéenne occidentale actuelle (modifié d'après Álvaro *et al.*, 2000a).

Settings (A) of the western Gondwanan margin on a global palaeogeographical reconstruction of Cambrian; (B) of basin studied herein; and (C) Pre-Hercynian outcrops of the western Mediterranean area (modified after Álvaro et al., 2000a).

Les successions sédimentaires de la transition Néoprotérozoique-Cambrien de l'Atlas marocain sont principalement situées dans l'Anti-Atlas et dans le Haut-Atlas central, bien que quelques affleurement isolés soient décrits dans les régions du Jebilet et de Rehamma, ainsi que dans le plateau ou Meseta côtière (Fig.7 C). L'axe du bassin de Souss (Fig. 7B ; Geyer, 1989), où se situent les affleurements du synclinal de Lemdad et dans lequel se sont déposées les successions du Néoprotérozoïque terminal(?)-Cambrien, correspond plus ou moins à l'orientation actuelle de l'Anti-Atlas (SO/NE). Les changements de faciès couramment

observés selon une direction Est-Ouest reflètent la localisation orientale des milieux marins proximaux (Destombes *et al.*, 1985).

### III.2 Région Cantabrique

La zone Cantabrique (région cantabrique orientale) se caractérise par une succession paléozoïque relativement complète, malgré quelques lacunes sédimentaires (Fig. 8). Cette succession sédimentaire repose en discordance angulaire sur le Néoprotérozoïque, décrit comme une succession turbiditique de 1000 à 2000 m d'épaisseur et principalement composée de grauwackes et de siltites (Pérez Estaún, 1973) et nommée depuis Lotze (1956) Schistes (maintenant Groupe) du Narcea. Bien qu'azoïque, cette unité est supposée d'âge Néoprotérozoïque (Truyols et al. 1990). La discordance décrite à la transition Précambrien-Cambrien serait due à une pénéplenation peut-être équivalente à la disconformité cadomienne décrite dans d'autres régions européennes. Le Paléozoïque commence par une succession terrigène de 500 à 1400 m d'épaisseur (la Formation d'Herrería) qui correspond à un dépôt de plate-forme peu profonde interrompu par quelques épisodes de dépôts intertidaux (voir références en Truyols et al., 1990) et formation de paléosols (Álvaro et al., 2003). Cette formation date du Cambrien basal (étages Tommotien-Atdabanien selon la nomenclature sibérienne : Spizharski et al., 1986; étage Ovétien selon la charte ibérique ; Sdzuy, 1971b ; Liñán et al., 1993b), bien qu'un âge néoprotérozoïque ne puisse être exclu pour sa partie la plus inférieure. La Formation d'Herrería est recouverte par une unité carbonatée, nommée Formation de Láncara, qui comporte la transition Cambrien inférieur-moyen. Après la Formation de Láncara, la Formation d'Oville marque le retour à la sédimentation silicoclastique: cette formation d'épaisseur variable (100 à 400 m) est principalement composée de grès glauconieux et de schistes verts aux nombreuses variations de faciès.



Fig. 8. Unités stratigraphiques de la transition Cambrien inférieur-moyen de la zone Cantabrique (d'après Aramburu *et al.*, 1992; Álvaro *et al.*, 2000b).



Le terme Láncara fut introduit par Comte (1937), mais la Formation de Láncara fut formellement définie par Oele (1964) et adopté par Zamarreño & Julivert (1967). Zamarreño (1972) établit sa division en deux membres. Le membre inférieur (100-225 m d'épaisseur) est composé de dolomies jaunes, généralement riches en oolithes, pellets et stromatolithes. Dans certains secteurs, et particulièrement dans la nappe d'Esla (voir coupes étudiées en Fig. 9), on distingue au sommet du membre inférieur une unité comprenant des calcaires gris contenant une importante porosité fenestrale. Le membre supérieur (1 à 40 m d'épaisseur) est constitué de calcaires bioclastiques riches en glauconite ("faciès Beleño" selon Zamarreño, 1972) surmontés d'une alternance de schistes et de calcaires noduleux rouges à pourpres dont l'épaisseur oscille de 0 à 30 m ("griotte" cambrienne ou "faciès Barrios" ; Zamarreño, 1972). La base du membre supérieur est marquée par une rupture majeure dans la sédimentation et coïncide avec un changement faunique net (Gietelink, 1973). Van der Meer Mohr (1969) a décrit l'existence de paléokarsts sous cette surface indiquée par la présence de cavités de dissolution dans le calcaire riche en *birdseyes* du secteur de Barrios de Luna. Aramburu *et al.* (1992) et Aramburu & García Ramos (1993) considèrent que la limite entre ces deux membres marque le passage d'une séquence régressive (sommet de la Formation d'Herrería et base de la Formation de Láncara) à une séquence transgressive (sommet de la Formation de Láncara et base de la Formation d'Oville). Enfin, Álvaro *et al.* (2000b) interprètent cette discontinuité majeure (corrélable à l'échelle de la plate-forme) comme le signe d'un contrôle eustatique et tectonique à mettre en relation avec la transgression reconnue dans les différentes plates-formes de la région méditerranéenne Bechstädt & Boni, 1989, 1994; Álvaro & Vennin, 1996a, 1997; Álvaro *et al.*, 1999).



Fig. 9. Coupes stratigraphiques étudiées dans la nappe d'Esla montrant les faciès, les discontinuités, et l'analyse séquentielle (voir Fig. 2B pour la localisation des coupes; d'après Álvaro *et al.*, 2000b).

Stratigraphic sections studied in the Esla nappe showing facies, discontinuities and sequence framework (see Fig. 2B for setting of localities; after Álvaro et al., 2000b).

### III.3 Chaînes Ibériques

La majorité de la nomenclature lithostratigraphique du Cambrien inférieur et moyen des chaînes Ibériques (Fig. 10) est maintenue depuis les travaux de Lotze (1929). Cet auteur a défini les Formations de Bámbola, Embid, Jalón, Ribota, Huérmeda et Daroca du Cambrien inférieur. Les Formations sus-jacentes de Valdemiedes et de Murero ont été décrites pour la première fois par Lotze (1958), sous la dénomination originale de Valdemiedes et Murero *Schichten* en référence au Lagerstätte de la Rambla (ravin) de Valdemiedes située à Murero (province de Saragosse). Liñán *et al.* (1992) révisent la lithostratigraphie de la transition Cambrien inférieur-moyen : ils nomment alors Groupe de Mesones l'ensemble des Formations de Valdemiedes, de Mansilla (nouvelle) et de Murero afin de prendre en compte leurs fortes variations latérales d'épaisseur.

La succession cambrienne des chaînes Ibériques possède un caractère silicoclastique prépondérant (plus de 80% en épaisseur). Des dépôts mixtes carbonato-silicoclastiques sont cependant décrits au cours de ces deux épisodes. Le premier épisode, qui inclut les formations de Jalón, Ribota, et Huérmeda, se produit de l'Ovétien terminal jusqu'au Marianien (Cambrien inférieur, voir chapitre III.V), le second a lieu au cours de la transition Cambrien inférieurmoyen au sein du Groupe de Mesones.

Le Groupe de Mesones est une unité mixte carbonato-silicoclastique comprise entre deux successions terrigènes épaisses : la Formation de Daroca (90-250 m d'épaisseur ; Lotze, 1929) et le Groupe d'Acón (850-1500 m ; Álvaro, 1995). Il représente la mise en place d'un système aggradant-transgressif compris entre deux épisodes régressifs avec mise en place de systèmes côtiers progradants (Álvaro *et al.*, 1995; Álvaro & Vennin, 1996a, 1997, 1998a). La division lithostratigraphique du groupe est principalement basée sur la proportion relative des alternances de schistes marneux, localement gréseux et de carbonates en bancs ou en nodules.

Les unités sont, du bas vers le haut (et donc chronologiquement), les Formations de Valdemiedes, de Mansilla et de Murero.



Fig. 10. Unités stratigraphiques du Cambrien des chaînes Ibériques citées dans le texte (voir texte pour références).

Cambrian stratigraphic units of the Iberian Chains cited in the text (see text for references).

La coupe 3 de Mesones étudiée ici (M<sub>3</sub>, Fig. 11) comprend la transition Cambrien inférieur-moyen identifiée au préalable par Álvaro et al. (1993) au sein de la Formation de Valdemiedes. La limite Cambrien inférieur-moyen y est située juste au-dessus d'un événement écologique majeur nommé événement Valdemiedes (Liñán et al., 1993a, 1996 ; Álvaro et al., 1999). La Formation de Valdemiedes est une succession de 20 à 150 m d'épaisseur, composée d'une alternance de schistes marneux à gréseux verts et de carbonates qui correspond à un dépôt de plate-forme peu profonde de faible énergie interrompu par quelques épisodes de tempêtes. Les intercalations calcaires sont de petits bancs stromatolithiques et bioclastiques décimétriques, blancs, parfois dolomitisés et jaunâtres. La Formation de Mansilla (10 à 70 m d'épaisseur) a été subdivisée en trois membres : elle est composée d'une alternance de schistes et de calcaires (ou de dolomies selon le membre considéré), de teinte rouge à violacée (type "griotte"). Elle marque la rupture du plancher marin qui se divise alors en une mosaïque de hauts-fonds et de grabens (Álvaro & Vennin, 1996a). Enfin, la Formation de Murero est une succession monotone de 50 à 250 m composée de schistes verts comprenant des nodules carbonatés parallèles à la stratification. Cette dernière formation caractérise l'immersion finale de la plate-forme.

A l'intérieur de la Formation de Valdemiedes les intercalations carbonatées qui atteignent 5 à 20 cm d'épaisseur deviennent progressivement des nodules calcaires à l'intérieur des schistes, pouvant donner l'impression d'une matrice schisteuse à nodules si les épaisseurs de bancs sont disproportionnées. La relation d'épaisseur entre les lithologies (relation calcaire/schiste) varie de 40/1 à 1/100. Dans ce dernier cas, les alternances ont été largement modifiées par diagenèse, ce qui engendre des nodules de dolomie disposés parallèlement à la stratification. La limite entre nodules, lenticulaires pour la plupart, est nette à l'échelle de l'affleurement, mais les lames minces révèlent la présence de limites anastomosées avec des veines argileuses, des microstylolites et des stylolites suturés. Les


processus diagénétiques principaux incluent une compaction mécanique sélective, une dissolution par pression et une dolomitisation.

Fig. 11.. Coupe stratigraphique de la section de Mesones 3 étudiée dans ce travail et localisation des niveaux calcaires sélectionnés (d'après Clausen & Álvaro, 2002; Clausen, 2004).

Stratigraphic section of the Mesones-3 section studied herein, and location of the selected bioclastic limestones (after Clausen & Álvaro, 2002; Clausen, 2004).

# III.4 Haut-Atlas

L'orogenèse panafricaine (Protérozoïque terminal) a été suivie au Maroc par le dépôt d'une succession Néoprotérozoïque(?)-Cambrien qui inclut une longue succession (plus de 2000 m localement) de roches sédimentaires à dominance calcaire suivies de roches principalement silicoclastiques plus haut dans le Cambrien de l'Anti-Atlas occidental et du bloc oriental du massif ancien du Haut-Atlas. La transition Néoprotérozoïque-Cambrien dans cette région (c'est à dire les Formations d'Adoudou, de Lie de Vin et d'Igoudine, Fig. 12 ; nomenclature selon Geyer, 1990a) est dominée par des dolomies et des calcaires riches en stromatolithes et thrombolithes de plate-forme restreinte. Cette succession est suivie d'une succession schisto-calcaire du Cambrien inférieur terminal (Formation d'Amouslek). Les unités du Cambrien inférieur le plus terminal incluent jusqu'à 200 m de roches silicoclastiques à grains fins avec des bancs et nodules calcaires mineurs (Formation d'Issafen) recouvertes par des faciès principalement gréseux (Formations d'Asrir et de Tazlaft) de plate-forme proximale peu profonde et de plus forte énergie. La base du Cambrien moyen se caractérise également par une pauvreté en productivité carbonatée. Les seuls calcaires fossilifères se trouvent dans la "Brèche à Micmacca", partie inférieure de la Formation du Jbel Warmast qui caractérise la transition Cambrien inférieur-moyen (Geyer & Landing, 1995 ; Álvaro et al., 2003a).

Bien qu'une activité volcanique mineure soit enregistrée épisodiquement au cours de la majeure partie du Cambrien marocain, on reconnaît deux intervalles majeurs d'activité volcanique qui correspondent à deux réorganisations majeures du bassin (Destombes *et al.*, 1985 ; Geyer & Landing, 1995). Des coulées de lave et des *tuffs* sont intercalées localement dans les dolomies de la Formation d'Adoudou (Choubert & Faure Muret, 1970). Une des sources de ces émissions volcaniques, le "volcan d'Alougoum", situé dans la partie orientale du massif d'El Graara, a été daté à 534 ±10 Ma (méthode U/Pb; Ducrot & Lancelot, 1977).

tentatives de corrélations magnétostratigraphiques Cette datation et d'autres et chimiostratigraphiques (Kirshvink et al., 1991; Magaritz et al., 1991) indiquent que la limite Précambrien-Cambrien serait comprise dans la partie supérieure de la Formation d'Adoudou. La seconde phase volcanique est reconnue au cours de la transition Cambrien inférieurmoyen. Buggish & Siegert (1988) ont proposé une source de débris volcaniques dans l'Anti-Atlas située vers le Nord-Ouest au cours du Cambrien inférieur terminal. Viland (1972), Boudda & Choubert (1972), Destombes (1985) et Geyer & Landing (1995) indiquent que de fines bentonites et des coulées de lave sont régulièrement rencontrées sous forme de fines couches dans la partie inférieure de la Formation du Jbel Wawrmast dans l'Anti-Atlas central et occidental, le Jbel Sarhro et le Haut-Atlas. Ce volcanisme accompagnerait un onlap avec légère discordance angulaire du Cambrien moyen basal sur le Cambrien inférieur basal sur le flanc sud du Jbel Sarhro et sur l'orogenèse panafricaine sur le flanc Nord du Jbel Sarhro et le Haut-Atlas oriental (Hupé, 1953 ; Geyer & Landing, 1995).



Fig. 12 Unités stratigraphiques du Néoprotérozoïque?-Cambrien de l'Atlas marocain et tentative de distribution chronostratigraphique (modifié d'après Geyer & Landing, 1995).

Neoproterozoic?-Cambrian lithostratigraphic units of the Moroccan Atlas regions and their tentative chronostratigraphic distribution (modified after Geyer & Landing, 1995)

La définition du Membre de la "Brèche à Micmacca" montre certaines ambiguïtés lithostratigraphiques dans les révisions réalisées par Geyer (1990a) et Geyer & Landing (1995). Ce membre repose en conformité sur la Formation d'Asrir (Geyer, 1990a : p. 107), élargie aux Formations silicoclastiques de Tazlaft et d'Akerouz (Geyer & Landing, 1995 : fig. 2, p. 29; Fig. 12). Selon Geyer & Landing (1995) ce membre apparaît dans la partie inférieure de la Formation du Jbel Warmast (originellement définie "formation schisteuse du Jbel Warmast" par Destombes, 1985) et de la Formation de Tamanart (définie par Geyer, 1989). Sans entrer dans la discussion d'une possible synonymie entre les Formations du Jbel Warmast (priorité chronologique de définition) et de Tamanart (voir discussion in Geyer & Landing, 1995 : p. 31, "Nevertheless, the Tamanart Formation may be considered a junior synonym of the Jbel Warmast Formation"), les règles de nomenclature stratigraphique n'acceptent pas la définition du même membre au sein de deux formations distinctes. Le travail de terrain et l'échantillonnage de la "Brèche à Micmacca" réalisé dans le cadre de ce travail dans le synclinal de Lemdad (flanc méridional du Haut-Atlas occidental; Fig. 6 et 13) et dans le jebel Sarhro (Anti-Atlas oriental) a permis d'apprécier les variations lithologiques latérales de la base de la Formation du Jbel Warwrmast et ainsi de reconnaître la "Brèche à Micmacca" comme une unité lithostratigraphique guide en cartographie, déjà utilisé comme niveau repère dans les cartes géologiques 1/20000ème de la région. Malgré sa disparition latérale, elle possède les caractéristiques propres des formations (Salvador, 1994). Elle est donc ici proposée comme une formation à part entière et émendée afin de permettre d'identifier correctement la base de la Formation du Jbel Warwmast là où la "Brèche à Micmacca" n'apparaît pas.



Fig. 13. Coupes stratigraphiques étudiées dans la vallée de Lemdad montrant les faciès, les discontinuités, et l'analyse séquentielle (voir Fig. 6 pour la localisation des sections; modifié d'après Álvaro, 2002).

Stratigraphic sections studied in the Lemdad valley showing facies, discontinuities and sequence framework (see Fig. 6 for setting of localities; after Álvaro, 2002).

#### Formation de la "Brèche à Micmacca" (ou simplement Brèche à Micmacca)

Nom : Brèche à Micmacca (d'après Bondon & Neltner, 1933)

Caractères lithologiques : alternance de schistes et de calcaires rouges à verdâtres bio- et volcanoclastiques possédant des intercalations locales de bancs gréseux à microconglomératiques volcanoclastiques gris.

Epaisseur : variable, de 5 à 26 m dans le synclinal de Lemdad.

- Limite inférieure : située à la base du premier banc carbonaté volcanoclastique d'épaisseur supérieure à 10 cm.
- Limite supérieure : au sommet du dernier banc carbonaté volcanoclastique d'épaisseur supérieure à 10 cm et suivi d'une succession de schistes verts à violacés (Formation du Jbel Warmast) qui peut contenir des nodules et des bancs calcaires bioclastiques blancs à beiges dépourvus de matériel volcanoclastique.
- Répartition géographique : l'unité affleure dans différents secteurs depuis les blocs occidentaux et orientaux du massif d'Adrar n'Dren dans le Haut-Atlas, jusqu'à la partie occidentale du Jbel Sarhro et le massif d'El Graara (d'après Destombes *et al.*, 1985 ; Geyer & Landing, 1995). Elle est toutefois absente des affleurements d'Amouslek et au Nord d'Alnif.
- Stratotype : section d'Ourika Warwmast, près de Agdz, Anti-Atlas central (d'après Choubert & Faure-Muret, 1956 : p. 90)
- Age : Cambrien moyen basal selon la charte marocaine (voir discussion *in* Geyer & Landing, 1995 et chapitre III.5.2.) et transition Cambrien inférieur-moyen selon la charte ibérique.

Cette définition élimine les ambiguïtés des limites utilisées au préalable, tout en demeurant fidèle à la définition originelle de la Brèche à Micmacca (Choubert & Faure-

Muret, 1956: p. 90-91, "On appelle « Brèche à *Micmacca* » des passées calcaires lenticulaires, riches en débris de fossiles et en matériel détritique ..."). En effet, la limite inférieure définie par Geyer était incorrectement basée sur des lithologies typiques des formations silicoclastiques sous-jacentes (Geyer, 1990a : p. 107, « *Base of the first unit of bright green to blue-green shales, or greenish argillaceous fine-grained sandstones* » ; Geyer & Landing, 1995 : p.27, « *The brèche à Micmacca Member commences with a few meters of purple or grey tuffitic and somewhat arenaceous slates in this type section* ») et la limite supérieure demeurait non définie.

# III.5 Cadre biostratigraphique

#### III.5.1 Péninsule Ibérique

La première division biostratigraphique du Cambrien de la péninsule Ibérique est due à Lotze (1961) qui définit le Cambrien inférieur et moyen sur la base des distributions stratigraphiques des trilobites. Sdzuy (1958, 1968, 1971a,b, 1972) décrit la majeure partie des étages régionaux du Cambrien inférieur et moyen dont la limite a été officiellement définie dans la péninsule Ibérique par l'apparition du trilobite *Acadoparadoxides mureroensis*, suite à l'événement Valdemiedes. L'importance paléoécologique de cet événement, interprété comme un remplacement majeur des communautés benthiques (Álvaro *et al.*, 1993, 2003) voire un niveau d'extinction (Liñán *et al.*, 1993a), sera discutée dans le chapitre V.

La sélection d'une limite Cambrien inférieur-moyen internationalement acceptée sera proposée par le *Lower-Middle Cambrian GSSP Working Group* de la Sous-Commission Internationale pour la Stratigraphie du Cambrien, ISCS. Dans les chaînes Ibériques, l'enregistrement paléontologique et sédimentaire relativement continu au sein de la Formation de Valdemiedes dans le graben cambrien de Villafeliche (rambla de Valdemiedes ; Álvaro & Vennin, 1996) a permis de proposer avec précision une limite régionale Cambrien inférieurmoyen (ou Bilbilien-Léonien) située à la limite entre les biozones d'intervalle des espèces de trilobites *Hamatolenus (Hamatolenus) ibericus* et *Acadoparadoxides mureroensis* (Álvaro *et al.*, 1993). Liñán *et al.* (1993b) et Álvaro & Vizcaïno (1998) réévaluent les étages du Cambrien inférieur et moyen de l'Europe occidentale afin d'établir des unités chronostratigraphiques régionales formelles valables pour la corrélation de la région méditerranéenne: la Série du Cambrien inférieur comprend les étages Cordubien, Ovétien, Marianien et Bilbilien, et celle du Cambrien moyen les étages Léonien, Caesaraugustien et Languedocien (Fig. 14).

En région Cantabrique, la Formation de Láncara ne contient des récifs à archéocyathes que dans la nappe d'Esla (Debrenne & Zamarreño, 1970) où ils sont concentrés au sommet du membre inférieur de la formation. Cette faune d'archéocyathes inclue les espèces Archaeocyathus laqueus, Okulitchicyathus valdorensis, Polythamalia sp., Pycnoidocyathus erbiensis (dernière révision in Perejón & Moreno-Eiris, 2003). Ces espèces appartiennent à la zone IX de Perejón (1986, 1994; Fig. 14) et à la "unnamed zone" de Moreno-Eiris et al. (1995) considérées comme faisant partie du Bilbilien (Cambrien inférieur terminal ; Perejón & Moreno-Eiris, 2003) ou de l'étage Toyonien sibérien (Spizharski et al., 1986). La faune à trilobites dans le membre supérieur de la Formation de Láncara et dans la Formation d'Oville sus-jacente est indicatrice de la partie inférieure du Cambrien moyen (Léonien et Caesaraugustien; Sdzuy, 1968, 1969a, 1971b, 1995; Álvaro et al., 1993). La discontinuité majeure séparant les deux membres de la formation marque donc la limite Cambrien inférieur-moyen à l'échelle de la nappe d'Esla et de la zone Cantabrique (Alvaro et al., 2000b) et inclut un hiatus biostratigraphique de durée inconnue à ce jour. Cette discontinuité demeure sans relation avec l'événement de Valdemiedes qui, à ce jour, n'a été reconnu que dans les chaînes Ibériques.

#### III.5.2 Maroc

La première division biostratigraphique du Cambrien de l'Anti-Atlas basée sur les trilobites, division appliquée au bloc oriental du massif ancien du Haut-Atlas, est due aux travaux d'Hupé (1952, 1953, 1960). L'utilisation inappropriée et la permutation des termes litho- et biostratigraphiques a introduit une confusion considérable dans la compréhension du Cambrien marocain et particulièrement dans la distribution stratigraphique de nombreux taxons (Geyer, 1983, 1990b,c; Geyer & Landing, 1995). C'est pourquoi l'apport d'informations nouvelles sur le Cambrien inférieur (Sdzuy, 1978) et sur la transition Cambrien inférieur-moyen (Geyer, 1983) a entraîné la révision biostratigraphique (Geyer, 1990b) et a permis la définition de biozones à trilobites et à archéocyathes (Debrenne & Debrenne, 1995) depuis leur première apparition locale (Atdabanien; Cambrien inférieur) jusqu'à la partie intermédiaire du Cambrien moyen. La définition des biozones du Cambrien moyen terminal et du Cambrien supérieur n'est pas établie à ce jour. Quatre étages ont ainsi été décrits sur la base des trilobites et archéocyathes depuis le Cambrien inférieur jusqu'au Cambrien moyen : l'Issendalenien, le Banien, le Tissafinien et le Toushamien (Geyer, 1990b; Geyer & Landing, 1995 ; Debrenne & Debrenne, 1995). La base du Tissafinien représente la limite Cambrien inférieur-moyen (sensu Geyer, 1990b; Geyer & Landing, 1995; Geyer & Palmer, 1995). Debrenne et al. (1992), Debrenne & Debrenne (1995) et Zhuravlev (1995) proposent une corrélation entre les chartes litho- et biostratigraphiques du Cambrien inférieur basées sur les trilobites et les archéocyathes (Fig.14).

Au Maroc, la limite Cambrien inférieur-moyen est placé selon Geyer (1990b) à la première apparition du genre *Hupeolenus*, originellement décrit comme sous-genre *Protolenus (Hupeolenus)*, qui marque la base du Tissafinien. Le même auteur précise que trois espèces du genre, ayant des aires de répartition et intervalles stratigraphiques différentes peuvent être reconnus, parmi lesquels il cite: *Hupeolenus hupei* Geyer, 1990c et *Hupeolenus* 

termierelloides Geyer, 1990c (ce dernier trouvé dans le Bilbilien inférieur des chaînes Ibériques). Récemment, Geyer & Landing (2004 : p.188) considèrent à nouveaux ces espèces comme appartenant au sous-genre Protolenus (Hupeolenus), et argumentent que celles-ci, d'intervales stratigraphiques quasiment identiques (?), sont utilisées comme index fossiles de la zone marocaine à Hupeolenus. Toutefois, ces auteurs (Geyer & Landing, 2004 : p.189) ont défini la limite inférieure du Tissafinien à la première apparition de l'espèce Protolenus (Hupeolenus) termierelloides à la base de la formation de Tazlaft de la section IV de Lemdad. Il faut cependant noter que la Formation de Tazlaft est une unité gréseuse lithologiquement proche de la formation d'Asrir mais n'est présente, par définition, que dans l'Anti-Atlas (Geyer & Landing, 1995 : p. 24). Dans le synclinal de Lemdad, Hupeolenus apparaît à l'intérieur de la Formation d'Asrir qui représente par ailleurs une régression majeure corrélée avec les régressions d'Hawke Bay en Laurentie et Daroca en péninsule Ibérique (voir discussion in Álvaro & Vennin, 1998b). Ce genre fait partie d'un assemblage de trilobites protolénidés qui ont colonisé les plates-formes de la marge occidentale périgondwanienne au cours d'un épisode de stress écologique en relation avec une régression généralisée de possible origine eustatique. Cependant, cet épisode ne présente pas de remplacement faunique majeur. Par contre, l'immigration postérieure des paradoxididés dans les mêmes plates-formes (limite classique Géorgien-Acadien ou Cambrien inférieur-moyen de la province Acado-Baltique; Sdzuy, 1972) est mis en relation avec plusieurs remplacements majeurs fauniques. Cette limite a été utilisée traditionnellement au Maroc dans les travaux de Neltner (1938), Hupé (1953, 1960) et Choubert & Faure-Muret (1956). Ces auteurs avaient déjà exprimé le paradoxe du Cambrien marocain : la coexistence de faunes du Cambrien inférieur et moyen dans la Brèche à Micmacca. Le problème d'une probable condensation taphonomique a été évité par Geyer et Landing (1995) qui ont choisi de définir la limite Cambrien inférieurmoyen (base du Tissafinien) dans la Formation sous-jacente d'Asrir. Enfin, Geyer & Landing

(2004) ont proposé une nouvelle charte chronostratigraphique "unifiée" pour la marge Ouest du Gondwana (région méditerranéenne occidentale) basée sur les étages ibériques et marocains du Cambrien inférieur et moyen. Ils définissent les Séries cordubienne, atlasienne et celtibérienne, la limite entre ces dernières correspondant à la limite Banien-Tissafinien. L'établissement de cette charte a ainsi amené les auteurs sus-cités à proposer l'abandon des étages Bilbilien et Léonien ibériques.

Les coupes de la vallée de Lemdad comprennent, entre autres, les Formations d'Asrir et du Jbel Warmast entre lesquelles est redéfinie la Brèche à *Micmacca* fortement diachrone (cf. ci-dessus). La limite inférieure de cette formation se situe selon les coupes entre les zones à *Hupeolenus* et à *Cephalopyge notabilis* tandis que sa limite supérieure s'étend de la zone à *Hupeolenus* jusqu'à la zone à *Kymataspis arenosa*, voire au-dessus de cette zone dans certaines régions marginales (Geyer & Landing ,1995). Cette formation inclut donc la limite Cambrien inférieur-moyen selon la charte ibérique.

L'élaboration d'une charte chronostratigraphique commune à toute la région méditerranéenne serait nécessaire. Cependant, cette discussion sort des objectifs de ce travail. De plus, comme le font remarquer Geyer & Landing (2004: p. 187), les différentes définitions de la limite Cambrien inférieur-moyen doivent être considérées comme toutes aussi robustes jusqu'à ce que les membres de l'ISCS de la Commission Internationale de Stratigraphie s'accordent sur une définition globale de cette limite (voir chapitre I). C'est pourquoi, bien que ce travail soit focalisé sur l'étude du remplacement des communautés benthiques associé à la disparition des récifs à archéocyathes et à l'immigration d'une faune à trilobites plus cosmopolite contenant des paradoxididés, la charte biostratigraphique de Geyer (1990b) et Geyer & Landing (1995) est utilisée dans ce travail pour repérer les gisements fossilifères marocains (voir corrélation des chartes ibérique et marocaine en Fig. 14).

	MOROCCO			IBERIAN PENINSULA			SIBERIA	CHINA
ľ	mixed zones	trilobite zones	archaeocyathan zones	mixed zones	trilobite zones	archaeoc. zones	mixed zones	mixed zones
				(unnamed)				
	(unnamed) B. cf. levyi (unnamed)		Langue- docian	E. macrocercus B. souchoni J.? cf. prantli				
orian		B. cf. levyi			Solenopleuropsis			
Ē		(unnamed)		Caesarau- gustian				
ő	Tousha- mian	Pardailhania			Pardailhania			
ddle		B. tenera			Badulesia *			
Ξ		K. arenosa		Leonian	E asturianus	unnamed	Amgan	Maozhuangian
	Tissa- finian	O. frequens			E. sdzuyi A. mureroensis		Toyonian	Longwangmiaoa
		C. notabilis		? Bilbilian	H (H) iberious			
		Hupeolenus						
	Banian	Sectigena	Jebileticoscinus Paranacyathus- Porocyathus Polystillicidoyathus- Halysicyathus	Marianian		? ? IX	-	Canalananuan
		Antatlasia gutta-pluviae		] ?		VIII Botomian VIII VIII VIII VIII VIII III III	Cangiangpoan	
brian		Antatlasia hollardi		Ovetian			:	Qionzhusian
Cam	lssenda- lenian	Daguinaspis	Erismacoscinus marocanus	2				
ower		Choubertella		Cordubian				
Ľ		Fallotaspis tazemmourtensis					Atdabanian.	Meishucunian
		Eofaliotapsis	Erismacoscinus fasciolus Retecoscinus minutus			<b>I</b>		
		BIOSTRATIGRAPHICAL USEFUL FOSSILS ABSE	LY NT				Tommotian	
				*	several zones of the	genus		

Fig. 14. Corrélation chronostratigraphique des chartes régionales des secteurs étudiés ici et d'autres régions majeures pour l'étude du Cambrien (seule le Cambrien inférieur et moyen basal de Sibérie et de Chine sont présentés; d'après Álvaro *et al.*, 2003; Perejón & Moreno-Eiris, 2003; Zhuravlev & Riding, 2001).

Chronostratigraphic correlation of regional charts and major regions for Cambrian study (only the Lower and earliest Middle Cambrian of China and the Siberian platform are presented; after Álvaro et al. 2003; Perejón & Moreno-Eiris, 2003; Zhuravlev & Riding, 2001).

# III.6 Faciès et épigénie

Seuls les faciès correspondants aux niveaux calcaires desquels ont été extraits les microfosiles étudiés font l'objet d'une description détaillée. Les processus diagénétiques (en particulier épigénétiques) par lesquels les squelettes carbonatés ont subi une substitution minéralogique (épigénie) permettent leur étude tri-dimensionnelle après extraction à l'acide.

Leur connaissance détaillée permet d'envisager la nature originelle de ces squelettes ainsi que leur influence sur la fluctuation de la biodiversité enregistrée dans les niveaux concernés.

## III.6.1 Formation de Láncara, nappe d'Esla

Neuf associations de faciès sont reconnues au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen dans les affleurements de la Formation de Láncara dans la nappe d'Esla. Elles appartiennent à quatre unités stratigraphiques qui représentent quatre phases paléogéographiques séparées par trois discontinuités stratigraphiques (voir étude détaillée en Álvaro *et al.*, 2000b; Fig. 9).

La première phase (unité des calcaires blancs en plaquettes) représente une rampe carbonatée homoclinale. Elle se compose d'une alternance de grainstones à fenestrae et péloïdes, de grainstones à ooïdes et de wackestones/mudstones bioclastiques. Les calcaires à péloïdes se caractérisent par différentes structures de dessiccation, des lamination parallèles, ainsi qu'une forte activité microbienne (oncolithes et bioaccumulations à calcimicrobes tels que *Proaulopora* et *Subtifloria*) qui caractérisent un environnement péritidal (supratidal à subtidal peu profond) avec des expositions subaériennes fréquentes. Des grainstones à ooïdes contenant des bioclastes remaniés (trilobites, échinodermes et hyolithes) reflètent des épisodes de hautes énergies ; leur base érosive est encroûtée par des tapis bactériens qui s'intercalent dans les bancs à péloïdes. Enfin, des intercalations de wackestones/mudstones bioclastiques à base érosive, riches en bioclastes à degrés de désarticulation variables (trilobites, échinodermes, brachiopodes et hyolithes) entourés d'une matrice micritique, caractérisent un environnement de dépôt infratidal, de régime énergétique faible, interrompu par des tempêtes.

La seconde phase reflète l'installation d'une rampe carbonatée avec développement de barres hydrauliques influencée par l'apport continu de matériel terrigène depuis les sources émergées. Elle se compose de chenaux gréseux progradants, de *grainstones* oolithiques à

bioclastiques, de récifs mixtes à archéocyathes et calcimicrobes et, enfin, de wackestones riches en hyolithes. Les grainstones oolithiques à bioclastiques ont une épaisseur variant de 1 à 3,6 m. Ce faciès est délimité à sa base et à son sommet par des surfaces érosives. Les oolithes y sont très bien triées (sables fins à moyens). Leurs noyaux sont généralement composés de micrite, d'agrégats micritiques, d'intraclastes et de bioclastes. Leurs cortex montrent l'association de structures radiales et concentriques (Fig. 15A). Les bioclastes (principalement des trilobites, des échinodermes et des hyolithes), des intraclastes remaniés (bioclastes et péloïdes) et des grains de sables silicoclastiques composent également le faciès en quantité variable. Trois faciès se différencient verticalement et latéralement par leurs structures sédimentaires. Ils sont généralement séparés par des surfaces érosives et suggèrent différentes étapes de développement de masses bioclastiques et oolithiques en fonction des mécanismes hydrauliques de sédimentation et des fréquents changements de direction et de vitesse du courant. L'association de faciès constitue des masses sédimentaires importantes d'environ 10 à 20 m de large sur une épaisseur de 1,5 m. Elles sont en général lenticulaires et sont fréquemment amalgamées. Le plafond de l'ensemble est recouvert par une croûte ferrugineuse de 1 à 5 cm. La formation de ces grainstones est interprétée comme une progradation de bancs oolithiques et bioclastiques sur une plate-forme de mer ouverte, ce qui suggère le dépôt depuis les milieux de shoreface à foreshore.

Des récifs à archéocyathes et calcimicrobes se développent dans la seconde moitié de cette phase, protégés par les barres oolithiques et bioclastiques décrites ci-dessus. Ils se présentent sous la forme de monticules plus ou moins lenticulaires de base plate et de sommet convexe (0,2 à 0,6 m d'épaisseur et jusqu'à 1 m de large). Les archéocyathes (*Archaeocyathus laqueus, Okulitchicyathus valdorensis, Polythamalia* sp., *Pycnoidocyathus erbiensis*; Perejón & Moreno-Eiris, 2003) sont conservés en position de vie à l'intérieur de *boundstones* et encroûtés par des *Epiphyton, Renalcis* et *Girvanella*. Ils sont généralement entourés par des

sédiments riches en squelettes et intraclastes dérivés des monticules et en quartz silteux à sableux. Des *floatstones* à archéocyathes, riches en matériel terrigène, occupent les flancs lenticulaires des monticules (0,2 à 0,6 m d'épaisseur, jusqu'à 1 m de large). Ils sont composés de clastes (des débris de calcimicrobes, de grainstones à ooïdes et de bioclastes inclus dans une boue calcaire). Les fragments d'archéocyathes y sont les plus abondants. La matrice occupe la majeure partie de la porosité inter-particulaire qui comprend des porosités de type shelter. Ces faciès se sont développés sous des conditions énergétiques faibles (présence d'archéocyathes en position de vie et faiblement désarticulés). Les récifs se sont développés dans des eaux peu profondes, protégés par des barres oolithiques et bioclastiques qui offrent un environnement favorable stable et dépourvu de courants benthiques. La présence de bioclastes et de quartz sableux à silteux sur les flancs des récifs suggère un dépôt lié à des courants benthiques dans lesquels se mélange du matériel dérivé des carbonates et des sources terrigènes situées dans les secteurs émergés. Enfin, des wackestones hyolithiques sont constitués par accumulations de tubes d'hyolithes, de valves de brachiopodes, de plaques d'échinodermes et d'ooïdes dans une matrice micritique. Les bioclastes ne présentent pas d'orientation préférentielle, ce qui reflète des conditions d'offshore de mer ouverte, avec des évènements de haute énergie épisodiques (tempêtes).

La troisième phase, à la base du Cambrien moyen, représente la mise en place de barres bioclastiques de faible relief dans les secteurs proximaux de la nappe d'Esla (Zamarreño, 1972) et de l'ensemble de la plate-forme cantabrique, tandis que les secteurs plus distaux enregistrent une sédimentation argileuse. Elle est nommée association de faciès "Beleño". Les *packstones* roses (encrinites de 40 m d'épaisseur maximale) qui la composent sont d'apparence massive avec des laminations de bas angle, des *ripples* symétriques et des surfaces érosives nettes. Les fragments d'échinodermes, relativement bien triés, sont les débris bioclastiques les plus fréquents, mais les trilobites et les brachiopodes sont également très

abondants (Fig. 15B-C). La dissolution de la matrice calcaire à l'acide acétique a permis l'extraction de bioclastes de composition phosphatique (secondaire) liée à un remplacement cryptocristallin sélectif des squelettes carbonatés. Ces bioclastes, généralement désarticulés et fragmentés, sont associés à des pellets de glauconite. De nombreuses surfaces érosives sont fréquemment recouvertes de brachiopodes centimétriques et de trilobites partiellement désarticulés. Des séquences centimétriques de granoclassement verticaux sont rares. Les autres composants sont des clastes de *grainstones* oolitiques et bioclastiques anguleux et irréguliers, situés à la base irrégulière et érosive de l'unité, et des *hardgrounds* issus des deux unités calcaires sous-jacentes. De plus, des clastes argileux millimétriques à centimétriques, déplacés depuis des environnements distaux par des événements de tempêtes sont fréquemment intercalés dans ce faciès, isolés ou dans des poches. La taille des grains (grossiers) et l'absence de matrice fine suggèrent un faciès de haute-énergie, déposé dans un environnement subtidal caractérisé par le développement de barres bioclastiques de faible relief.

Enfin, l'association de faciès de type "Barrios" constitue la partie supérieure de la Formation de Láncara. Ce faciès dit "griotte" dans le SO de l'Europe se compose d'une alternance de calcaires noduleux, lenticulaires ou sous forme de bancs irréguliers et de schistes rouges à violacés. Cette alternance est en relation avec des fluctuations périodiques de la productivité carbonatée, de l'apport en matériel terrigène et de la remise en suspension du matériel (tempêtes). Les calcaires, de textures variées, contiennent des échinodermes, des brachiopodes, des spicules d'éponges, des sclérites de chancelloriidés et des trilobites, tandis que les schistes intercalés contiennent des échinodermes (cincta) et des trilobites à degrés de désarticulation variable, ainsi que des hyolithes et des brachiopodes. Cette alternance représente le développement d'une paléotopographie du fond marin avec des hauts-fonds relatifs où se développent des faciès carbonatés de type « griotte » et des grabens dans

lesquels se déposent des faciès schisteux de milieux profonds. Ce faciès passe, à l'échelle de la zone Cantabrique, aussi bien verticalement que latéralement à la Formation d'Oville (Aramburu *et al.*, 1992), qui marque l'effondrement final et l'immersion générale de la plateforme. Les deux faciès attaqués à l'acide qui ont livré les microfossiles décrits dans le chapitre systématique correspondent aux *grainstones* oolithiques à bioclastiques et au faciès "Beleño", lesquels représentent deux systèmes de barrières (*shoals*) hydrauliques de haute énergie séparés par la discontinuité de la limite Cambrien inférieur-moyen (Álvaro *et al.*, 2000b). Les conditions écologiques, énergétiques et environnementales seraient similaires de part et d'autre de la discontinuité. Ainsi, l'étude de ces deux unités stratigraphiques permet de comparer la biodiversité de part et d'autre de la limite Cambrien inférieur-moyen et de décrire les événements d'immigration faunique post-discontinuité. C'est pourquoi l'étude des bioconstructions à archéocyathes et calcimicrobes (disparues à la base du Cambrien moyen) n'est pas incluse dans ce travail.



Fig. 15. Photographies illustrant les faciès et les processus diagénétiques des niveaux étudiés (Formations de Valdemiedes et de Láncara). A. Grainstone oolithique riche en hyolithes, dans lesquels les cortex des oolithes montrent l'association de structures radiales et concentriques,  $V_1/4a$ . B. Packstone à échinodermes (encrinite, association de faciès Beleño),  $V_1/7b$ . C. Clastes de *grainstone* oolithique du Cambrien inférieur remanié dans le packstone à échinodermes du Cambrien moyen,  $Cr_2/4a$ . D. *Wackestone* riche en trilobites avec porosités de type *shelter* remplies par plusieurs générations de ciment calcitique  $M_3/6$ . E. Section transverse d'une columnale d'échinoderme à structure calcitique monocristalline recristallisée.  $M_3/6$ . F. *Packstone/wackestone* riche en trilobites, développé sur une surface érosive (flèche), passant progressivement et verticalement à un *wackestone/mudstone*.  $M_3/10$ .

Photomicrographs showing facies and diagenetic features of studied beds (Láncara and Valdemiedes Formations). A. Ooidal grainstone rich in hyoliths, in which ooids exhibit both radial and concentric cortices,  $V_1/4a$ . B. Encrinitic packstone (Beleño facies association),  $V_1/7b$ . C. Lower Cambrian clasts of oolitic grainstones within Middle Cambrian encrinitic packstone;  $Cr_2/4a$ . D. Trilobit-rich wackestone with shelter porosities occluded by several generations of calcite cements,  $M_3/6$ . E. Characteristic transverse sections of echinoderm columnal with re-crystallized monocrystalline calcitic structure,  $M_3/6$ . F. Trilobit-rich packstone/wackestone, resting on an erosive surface (arrowed), passing gradually upwards into a wackestone/mudstone texture,  $M_3/10$ .

### III.6.2 Formation de Valdemiedes, unité de Mesones

Trois associations de faciès sont successivement reconnues dans la coupe  $M_3$  (étudiées *in* Álvaro & Vennin, 1997, 1998b; Fig. 11). La première association (Bilbilien supérieur) est une alternance de calcaires ou de dolomies stromatolithiques et de schistes, déposée en milieu péritidal dans un environnement restreint. Elle apparaît dans la partie inférieure de la coupe ( $M_3/1-9$ ). Les niveaux carbonatés, présents sous la forme de bancs centimétriques et nodules blancs à jaunes localement dolomitisés, atteignent 20 cm d'épaisseur. Ils contiennent une lamination millimétrique uniforme, notamment entre les repères  $M_3/6-7$ , occasionnellement discontinue, qui montre verticalement et latéralement des morphologies irrégulières de faible relief, ondulantes et ridées, typiques des stromatolithes, parfois affectées par des fentes de dessiccations. Les intercalations schisteuses vertes, dont la plus épaisse apparaît à la base de la coupe (environ 30 m,  $M_3/1-3$ ), sont très pauvres en structures sédimentaires et en fossiles. Des ichnofossiles sont toutefois relativement abondants, parmi lesquels *Arenicolites, Planolites* et *Skolithos*.

Cette association est interrompue par des niveaux calcaires riches en bioclastes (Bilbilien supérieur), massifs, délimités par des veines d'argiles fines de moins d'un centimètre d'épaisseur, et caractérisés par l'amalgamation de plusieurs surfaces d'érosion. Cette association comprend des textures *wackestone/packstone* en bancs décimétriques nets, qui passent latéralement et verticalement à des schistes riches en nodules calcaires. Les *packstones* à échinodermes et brachiopodes sont composés à plus de 90% par des plaques d'échinodermes, des valves de brachiopodes à coquilles calcaires et, en moindre proportion, des fragments de trilobites et des sclérites de chancelloriidés. Les plaques atteignent 1 mm et les valves 4 mm. Le matériel squelettique de grande taille apparaît fragmenté et abrasé, tandis que les microfossiles, bien que désarticulés, sont complets. Ces bioclastes sont entourés d'une matrice calcaire microsparitique, sauf ponctuellement où la matrice micritique originale à été

conservée. La fraction silicoclastique, inférieure à 10 % en volume, comprend des cristaux de quartz et de feldspath de taille silteuse (3,9 à 62,5 µm). Des ciments syntaxiaux se développent souvent autour des échinodermes. Ces calcaires sont disposés selon des unités centimétriques montrant une diminution de taille des squelettes et déposées au-dessus de surfaces érosives nettes, parfois amalgamées. Ils passent verticalement à des calcaires de type wackestone. Ces wackestones à brachiopodes, échinodermes et trilobites (Fig. 15D-E) ont une composante bioclastique principale constituée de plaques d'échinodermes, de valves de brachiopodes à coquille carbonatée, de segments désarticulés de trilobites et, en proportion moindre, de coquilles d'hyolithes et de sclérites de chancelloriidés. Ces bioclastes sont millimétriques à submillimétriques et mal sélectionnés. Leur axe principal est parallèle au plan de stratification ou forme un angle aigu avec ce dernier. Les valves de brachiopodes y sont parfois articulées et sont disposées selon leur axe principal subparallèle au plan de stratification, leur cavité interne étant plus ou moins remplie de matrice microsparitique. Les squelettes calcaires sont la plupart du temps recristallisés en mosaïques de sparite ou remplacés par de la chlorite ou de l'oxyde de fer. La fraction silteuse comprend des grains de quartz et de feldspath, qui comprennent 5 à 10 % de la roche.

La diversité fossile rencontrée au sein de cette seconde association de faciès est la plus abondante de toute la coupe, bien qu'aucun macrofossile n'ait été déterminé, et comprend des trilobites, des sclérites de chancelloriidés, des brachiopodes, des échinodermes, etc. Cette association est interprétée comme une alternance d'épisodes calmes à taux de sédimentation relativement faible et de tempête au cours desquels se sont formés les niveaux carbonatés. Ces dépôts se sont mis en place en milieu péritidal et interrompent le développement des communautés stromatolithiques décrites dans l'association de faciès précédente.

Enfin, une troisième association (Léonien basal) est reconnaissable dans la partie supérieure de la coupe ( $M_3/10-11$ ) qui correspond à la partie basale du Cambrien moyen. Il

s'agit d'une alternance de calcaires bioclastiques et de schistes verts où les squelettes conservés sont de grande taille. Les niveaux calcaires apparaissent ici sous la forme de bancs de nodules décimétriques partiellement dolomitisés. Ils sont composés de et mudstones/wackestones à trilobites, brachiopodes et spicules d'éponges. Les bioclastes y sont subparallèles à la stratification et constituent jusqu'à 60 % de la roche. Les plus communs sont les trilobites et les brachiopodes à coquille calcaire de grande taille (jusque 8 cm), ainsi que les spicules d'éponges ; les sclérites de chancelloriidés et les plaques d'échinodermes sont plus rares. On reconnaît parfois une base érosive sur laquelle se développent un packstone/wackestone passant progressivement et verticalement à un wackestone/mudstone (Fig. 15F). La concentration et la sélection de la taille des squelettes sont moins marquées que dans les microfaciès précédents. Ces niveaux se sont déposés sous un régime énergétique relativement faible interrompu par des évènements de tempête, en zone subtidale.

Bien que les sclérites de chancelloriidés soient abondants à l'échelle des chaînes Ibériques (Álvaro & Vennin, 1997), elles ne le sont pas dans cette coupe. Les fossiles, partiellement désarticulés, peuvent atteindre une taille de 10 cm.

Tous les fossiles à squelettes calcaires des niveaux étudiés ont subi une épigenèse importante affectant leur préservation et permettant parfois leur extraction par attaque de la matrice calcaire à l'acide acétique (Álvaro & Vennin, 1998b). Les trilobites se conservent préférentiellement sous forme de mosaïques sparitiques, bien que certains conservent leur microstructure micritique. Dans certains cas, la conservation détaillée de la cuticule et la faible taille cristalline permettent de déduire l'absence de processus de néoformation et d'altération : leur microstructure interne est composée de deux couches micritiques d'extinction différente parcourant longitudinalement les bioclastes (Fig. 16A). La matrice microsparitique (30 à 70 %) atteint localement la taille pseudosparitique et la fraction silicoclastique est quasiment inexistante. Une cimentation calcaire de type *shelter* se

développe dans la partie inférieure des bioclastes (porosité inter-particulaire principalement sous les brachiopodes et les segments de trilobites). On reconnaît différentes couches de ciments montrant les précipitations successives depuis les parois des bioclastes (Fig. 15D): cristaux fibreux (30 x 100 µm), transverses aux parois des bioclastes; cristaux de type fibrolaminaire (150 x 350 µm), en "glaive de romain" (sensu Boulvain, 1993), disposés transversalement à la paroi des bioclastes et remplissant partiellement la cavité restante; et enfin cristaux équigranulaires (100 x 100  $\mu$ m) à développement drusique comblant l'espace encore disponible. L'étude des microfossiles de la coupe a été permise par une dernière phase de cimentation siliceuse. Cette cimentation siliceuse en mosaïque drusique équigranulaire  $(10-40 \ \mu m)$  a rempli de nombreuses porosités secondaires de type vuggy (sections subcirculaires, 1 x 2 mm) et a affecté tant les ciments calcaires décrits antérieurement que les bioclastes (Fig. 16B). Lors de cette phase de silicification tardive (mais antérieure à la phase de compaction) les bioclastes ont parfois été recouverts d'une couche monocristalline de silice d'une épaisseur moyenne de 20 µm qui a permis leur protection lors de l'attaque à l'acide (Fig. 16A). Enfin, au cours de la diagenèse, les spicules d'éponges siliceuses ont été recristallisés en mosaïque de cristaux de quartz, dont la taille est d'environ 80 µm.

Fréquentes dans la coupe sous forme de nodules ou bancs en plaquettes, les dolomies montrent des microfaciès variés dans lesquelles on distingue parfois des fantômes de bioclastes en mosaïque de cristaux de dolomite, silice ou mica. Leur morphologie rappelle parfois des contours bioclastiques.

#### III.6.3 Brèche à Micmacca, vallée de Lemdad

Dans la vallée de Lemdad, la transition Cambrien inférieur-moyen (voir chapitre III.5, Fig. 13) comprend la Formation d'Asrir, succession hétérolithique de grès, de conglomérats et de cinérites, et la Formation du Jbel Warmast composée dans sa partie supérieure de schistes verts à pourpres et de grès fins avec quelques intercalations de cinérites. La Brèche à *Micmacca*, présente localement à la base de la Formation du Jbel Warmast, est redéfinie ici en tant que formation (voir chapitre III.4). Cette succession comprend dans la vallée de Lemdad trois associations de faciès (voir l'étude détaillée *in* Álvaro, 2002).

Des barres et des chenaux volcanoclastiques apparaissent au sein de la Formation d'Asrir et de la Brèche à Micmacca. Ces sédiments sont composés de roches allant de conglomérats polygéniques à des litharénites grossières. Contrairement à la fraction fine de la roche, les clastes subanguleux à arrondis (de faible maturité texturale) sont faiblement triés. La matrice, qui représente moins de 10% de la roche, comprend des fragments de siltite et de grès localement cimentés par de l'hématite. Ces microconglomérats et grès se présentent à grande échelle sous la forme de grès à stratification entrecroisée (0,2 à 1,8 m d'épaisseur) de géométrie lenticulaire à base érosive et sommet plan. Des stratifications entrecroisées sigmoïdales devenant subparallèles à l'imbrication des bancs en profondeur constituent la structure intermédiaire du faciès. Les structures sédimentaires, la faible teneur en matrice, la géométrie, la taille et la forme des grains suggèrent que ces microconglomérats riches en clastes aient été déposés dans des chenaux et des barres hydrauliques. Cette association forme des ensembles d'épaisseur décroissante (2 m maximum) dans des masses lenticulaires et bases érosives. Les grains ont probablement dérivé d'écoulements latéraux de lave, comme l'indiquent des reliques localisées à la base de la Brèche à Micmacca dans le Jbel Sarhro et d'autres affleurements (Destombes et al., 1985; Geyer & Landing, 1995). Au contraire, les feldspaths anguleux n'ont pas subi de transport important, mais proviennent sûrement d'évènements volcaniques des secteurs environnants.

Les dépôts les plus caractéristiques de la Brèche à *Micmacca*, dans lesquels est décrite la deuxième association de faciès, ont fourni les microfossiles après attaques à l'acide. Ce sont des bancs calcaires corrélables latéralement et constitués de brèches et de *grainstones* bioclastiques (Fig. 16C-F). Ils sont en nombre variable, pouvant être condensés en un banc unique (section Le<sub>1</sub>). Latéralement, ils sont intercalés avec des niveaux schisteux avec lesquels ils montrent toujours des contacts nets. Ces contacts, tout comme les surfaces situées à l'intérieur des bancs, sont érosifs et irréguliers. Les niveaux bréchiques ont une structure interne chaotique dans laquelle les litho- et bioclastes ont une orientation aléatoire, rarement parallèle au plan de stratification. Les stylolites, localement abondants, accroissent l'apparence bréchique de ces bancs. Leur couleur verte à rouge est directement liée à l'abondance et à la conservation des débris volcanoclastiques. Lorsqu'ils sont peu triés (jusqu'à 2 cm) et remplacés par de la chlorite, l'ensemble de la roche prend une teinte verte. Au contraire, si les fragments volcanoclastiques sont bien triés (de taille inférieure à 0,5 cm), et entourés d'oxydes de fer (hématite affectant également le contenu bioclastique), les roches apparaissent rouges à l'affleurement.

La texture des carbonates est de type *grainstone* passant latéralement à des *packstones* et brèches mineures. Ces calcaires contiennent majoritairement des débris de trilobites, des plaques d'échinodermes et, secondairement, des chancelloriidés, des brachiopodes, des helcionelloïdés, etc. (voir chapitres IV-V). Les bioclastes sont majoritairement désarticulés et localement subparallèles à la stratification. Tout comme dans les niveaux de la Formation de Valdemiedes (chaînes Ibériques), les porosités de type *shelter* qui se sont développées généralement sous les débris de trilobites et de brachiopodes ont été partiellement à totalement remplies par une ou plusieurs générations de calcite. La première phase est invariablement représentée par des cristaux fibreux (0,5 x 0,1-0,2 mm), parfois différentiée en deux phases. Elle est suivie d'une phase sparitique de cristaux en forme de glaive (0,2-0,3 mm transversalement).

De rares intraclastes (des *grainstones* et *packstones* bioclastiques), de taille millimétrique, sont dispersés dans les *grainstones*. Les lithoclastes, d'abondance variable, ont une granulométrie allant des silts jusqu'aux galets. Leur forme est également variable, bien

que les formes subarrondies à subanguleuses soient les plus communes (Fig. 16D). Les fréquents clastes pluriphasiques contiennent des galets de première génération entourés de sédiments d'accrétion et de surfaces érosives, ce qui suggère de multiples événements de déposition, de cimentation et d'érosion. Les lithoclastes et les bioclastes ont subi des déformations et des fractures durant leur transport. La présence de fines fissures en forme de "V" à l'intérieur des bioclastes est indiquée par la couleur de leur remplissage, composé de sédiment inter-particulaire et de ciment hématitique. L'hématite enveloppe les clastes d'une couche très fine, mais teinte également en rouge les hétérogénéités minérales tels que les plans de clivages des feldspaths, allant parfois jusqu'au remplacement complet des squelettes.

La composition de la matrice varie depuis des mélanges de matériel détritique dolomitique et de sable et silt terrigènes, à des sables terrigènes en proportions variables. La matrice micritique est dispersée en poches millimétriques, remplissant parfois les structures géopétales en discordance avec la stratification et les remplissages de type *shelter*. Cette porosité primaire de type *shelter*, présente sous les bioclastes, a été remplie par les ciments en forme de glaive suivi de cristaux de sparites. Cette porosité n'est généralement pas placée parallèlement à la stratification, ce qui suggère une resédimentation.

Les grainstones et brèches n'ont pas été déposées par des courants de gravités en relation avec des pentes. En effet, ces unités sont litées et relativement fines (jusqu'à 5 cm d'épaisseur), les clastes sont petits, et la pente de dépôt que l'on peut en déduire serait faible. Quelques clastes composites ont des grains et ciments tronqués en surface, ce qui indique que certains sédiments étaient fortement indurés lors de leur remise en transport. D'autre part, les grains volcanoclastiques subarrondis à subanguleux indiquent un transport latéral variable avant leur resédimentation. Les intraclastes indiquent quant à eux des processus de remise en transport affectant les fonds marins carbonatés eux-mêmes. Les grainstones bioclastiques sont interprétés comme le produit du lessivage et de la reprise des bioclastes et d'autres allochèmes

des fonds marins environnants générant des barres hydrauliques de faible relief dans un milieu de haute énergie. La présence d'une importante précipitation diagénétique d'oxydes de fer permet de différencier des bioclastes parautochtones et allochtones. La plupart des bioclastes et lithoclastes sont recouverts d'oxyde de fer. Ce ciment cryptocristallin remplit la porosité primaire des bioclastes, allant même jusqu'au remplacement total des squelettes d'échinodermes qui présente alors en lame mince un stéréome particulièrement bien conservé (Fig. 16E, Pl. XLV/7-11).

Enfin, la troisième association de faciès est composée de *mudstones* argileux, silteux à sableux, présents en alternances au sein de la Formation d'Asrir et de la Brèche à *Micmacca*, qui forment la majorité de la Formation du Jbel Warmast. Les schistes contiennent des intercalations centimétriques de touffes (couches de cendres volcaniques lithifiées) de couleur variable et déposée lors d'éruptions explosives épisodiques. Ces schistes, caractérisant des épisodes d'approfondissement de la plate-forme, ont un contenu fossilifère relativement pauvre au sein des Formations d'Asrir et du Jbel Warmast, exception faite des faunes à trilobites.



Fig. 16. Photographies illustrant les microfaciès et les processus diagénétiques des niveaux étudiés (Formations de Valdemiedes et de la Brèche à *Micmacca*). A. Sclérite de trilobite à la microstructure interne préservée et recouvert d'une couche monocristalline de silice (flèche),  $M_3/11$ . B. Porosités secondaires (*vuggy*, flèches) remplies par une cimentation siliceuse en mosaïque drusique équigranulaire. C. Grainstone à ciment hématitique, Brèche à *Micmacca*, Le<sub>11</sub>/15. D. Grainstone à échinodermes, brachiopodes et chancelloriidés montrant le mélange d'éléments parautochtones et allochtones (recouvert et/ou remplacés par des oxydes de fer), Le<sub>1</sub>/27. E. Stéréome de pièce thécale d'échinoderme remplacé par des oxydes de fer, Le<sub>11</sub>/14. F. Extraclaste encroûté par des stromatolithes dans un grainstone bioclastique, Le<sub>1</sub>/27.

Photomicrographs illustrating microfacies and diagenetic features of studied beds (Valdemiedes and Brèche à Micmacca Formations). A. Trilobite sclerite with preserved internal structure coated by a monocrystalline silica layer,  $M_3/11$ . B. Equigranular, drusy mosaic of silica filling secondary vuggy porosities (arrows),  $M_3/11$ . C. Grainstone texture with hematite cement (Brèche à Micmacca),  $Le_{11}/15$ . D. Echinoderm-, brachiopod-, and chancelloriids-rich grainstone showing mixture of parautochtonous and allochtonous (replaced and/or coated by iron-oxides) elements,  $Le_1/27$ . E. Echinoderm, thecal-plate, stereom replaced by iron oxides,  $Le_{11}/14$ . F. Extraclast encrusted by stromatolitic biofilms in a bioclastic grainstone,  $Le_1/27$ .

# **IV** Systématique

Some of the described specimens are already housed in the Museo Paleontológico of the Zaragoza University (prefixed MPZ) and in the Faculty of Geology of the Oviedo University (DGO), Spain.

### Superphylum Rhizopoda Karpov, 1990

# Phylum Granuloreticulosa Lee, 1990Class Foraminifera Eichwald, 1830 Order Astrorhizida Brady, 1881 Family Psammosphaeridae Haeckel, 1894

*Diagnosis.-* Agglutinated wall with particles attached to a proteinaceous or mineralised matrix; single-chambered, branching tubular or irregularly multichambered with incomplete septa. Test of various shapes, including branching; lack of septa, although the single chamber may be partially divided. Test globular or irregular; several may be joined together; with large pores but no distinct apertures (after Hemleben & Kaminski, 1990; Gupta, 1999).

# Genus *Psammosphaera* Schultze, 1875 *Psammosphaera* sp. *sensu* Clausen & Álvaro (2002)

#### **Pl. I/1-10**

Studied material.- More than 200 complete and incomplete specimens, some of them attached to shells. Their wall consist of quartz grains (up to 20  $\mu$ m in size) cemented by silica, and secondary mica flakes (Pl. I/10).

*Description.-* Agglutinated, hemispherical, unilocular test (up to 3 mm in diameter and 2 mm high, but generally less than 0.5 mm in diameter), the convex (dorsal) side of which allows differentiation from the flat (ventral) basal surface by which it is attached to other shells. Multipored test with an external wall ca. 50  $\mu$ m thick. They occur isolated or in clusters (Pl. I/1-9), as described by Loeblich & Tappan (1988). Examination by SEM techniques permits identification of concentric growth lines on well-preserved basal surfaces, whose distance ranges from 100 to 150  $\mu$ m (Pl. I/1, Pl. I/2).

*Remarks.*- These specimens occur both isolated and arranged into clumps, which permits their differentiation from *Sorosphera*, described as 'a series of globular chambers' (*op.cit.* : Loeblich & Tappan, 1988). Complete psammosphaerids are only found in the Iberian Chains attached to shells (Pl. I/5-7); fragments of agglutinating hemispheres are very common in the Valdemiedes limestones, resembling other debris of uncertain affinity reported from other outcrops, such as the Lower Cambrian of the Mackenzie Mountains (Conway Morris & Fritz, 1980), and south-western Sardinia (Cherchi & Schröeder, 1984; Loi *et al.*, 1995).

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6, 10-11), Hamatolenus (Hamatolenus) ibericus to Acadoparadoxides mureroensis biozones, latest Early Cambrian to earliest Middle Cambrian (after Liñán *et al.*, 1993b; Álvaro and Vizcaïno, 1998).

# Phylum Annelida Lamarck, 1809 Class Polychæta Grube, 1851 Order Sabellida Malgrem, 1867

*Remarks.*- Due to the enormous diversity of Recent polychaetes, distinct diagnostic characters are commonly based on soft parts. However, three main families build hard calcareous tubes: serpulids, spirorbids and sabellids. Serpulid tubes differ from sabellids in that it is a blind tube with an anterior opening, and from spirorbids by the lack of tightly coiled tubes.

#### Family Serpulidae Johnston, 1865

## Gen. et sp. indet. sensu Clausen & Álvaro (2002)

#### Pl. I/11-12, Pl. II/1-7

*Studied material.*- More than 300 specimens generally detached and fragmented, in some cases preserved attached to shell debris. Tubes presumably originally calcareous (analysed as Mg-calcite) exhibiting overgrowth pattern (Pl I/9-10, I/3-4).

Description.- The tube is small-sized, up to 2 mm in (straight) length, relatively straight in the attached part (Pl. II/2), becoming distally folded, coiled (Pl. II/5) and in closer zigzag patterns. The outer surface of the hollow tubes is ornamented by distinct striae, whereas their inner surfaces are unknown because of matrix filling. SEM observations on transverse fractures evidence a homogeneous composition for the tube wall, consisting of Mg-calcite, fibrous crystals, 120-180 x 10  $\mu$ m in size, in which no different shell-layers are visible (Pl. II/6-7). Although the earliest part of the tube (juvenile stage) is smooth, growth lines are

distinct and sometimes pronounced, changing ontogenically from oblique to transversal to the longitudinal axis (Pl. II/1); their separation is variable, reaching up to 15  $\mu$ m. Longitudinal striae are too well-preserved in adult stages. The tube cross-section is not perfectly circular due to the presence of a distinct longitudinal furrow that permits to subdivide the adult tube into two longitudinal halves. The outer diameter is relatively constant along the tube (ca. 250-270  $\mu$ m), and the wall thickness ranges from 120 to 180  $\mu$ m.

*Remarks.*- Detached and fragmented tubes (especially distal ends) were commonly found free. Attachment to shelled hosts is frequently preserved as carbonate crusts, relatively flat and irregular (Pl. I/12; Pl. II/2-3).

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/10), Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Liñán et al., 1993b; Álvaro & Vizcaïno, 1998).

# Phylum Porifera Grant, 1836

*Remarks.*- Disarticulated sponge spicules are the only remains commonly available after etching with acid. Most isolated spicules of hexactinellids and desmosponges from Cambrian rocks exist in many taxa, and are even similar to some present-day spicules (Bengtson, 1986; Zhang & Pratt; 1994). Therefore, it is impossible in most of the cases to reconstruct the network or even to recognize formally the assemblage belonging to an individual taxon on the basis of isolated spicules. Then, only recurrent co-occurrences of distinct spicule morphotypes along with constructional or functional analyses provide evidence the spicules belong to the same scleritome (Bengtson, *in* Bengtson *et al.* 1990). When further taxonomic investigations are impossible, only the parataxonomic nomenclature of spicules will be applied.

#### **Class Calcarea Bowerbank, 1864**

*Diagnosis.*- This class includes Porifera whose spicules consist of monocristalline calcite. Ontogenetically, the spicules are secreted extracellularily without an organic axial filament, and they consistently show now axial filament (after Mehl & Lehnert, 1997).

# Order Heteractinida Hinde, 1888 Family Eiffeliidae Rigby, 1986 Genus Eiffelia Walcott, 1920

*Diagnosis.*- Spicules six-rayed, with rays diverging at  $60^{\circ}$ , occasionally with a seventh, usually short, central ray perpendicular to or inclined to the plane of the other six (after Bengtson *et al.*, 1990).

### Eiffelia araniformis (Missarzhevsky, 1981)

### **Pl. II/8**

*Diagnosis.*- Species of *Eiffelia* with six-rayed spicules and less commonly seven rayed forms with central ray usually short and sometimes inclined relative to the plane of the six rays (after Bengtson *et al.*, 1990).

Studied material.- Ten specimens preserved as secondarily phosphatized spicules.

*Description.*- The spicules have a regular six-rayed disk,  $310-330 \mu m$  in diameter, with rays diverging at ca.  $60^{\circ}$ ; the rays are slender and can be of unequal length ( $80-200 \mu m$ ); they usually intersect at a slight angle to the plane of the central disk so that both concave and convex sides are distinguishable; lack of central transverse ray.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### *Eiffelia*? sp.

#### Pl. II/9-11, Pl. III/1-9

Studied material.- 10 specimens replaced by iron oxides.

*Description.*- Spicules with regular (Pl. II/9-11, Pl. III/6) to irregular (Pl. III/8-9), fiveto seven-rayed disk, 0.425 to 1.285 mm in diameter (although it may be larger because of broken rays), with rays diverging respectively of about 50° to 70°. The rays are slender to massive in larger specimens, and are generally of unequal diameter and length. They usually make a slight angle with the plane of the central disk, so that both convex and concave sides are distinguishable. Spicules with basal disk lower than 1 mm in diameter have a sixth-toeighth transverse central ray, perpendicular to the disk. This ray is commonly broken, but may have generally been longer (Pl. III/4) and with similar diameter than basal ones. The border of the lateral rays are prolonged into narrow, shallow sutures, which reach the transverse ray on the convex side and a polygonal depressed area on the concave side. The spicules with basal disk larger than 1 mm in diameter lack transverse ray. Their convex side is dome-shaped, sometimes with a crest-like rim joining the ray axis to the summit, and lack of furrow. All spicules are relatively smooth with rays apparently lacking axial cavities.

*Discussion and comparison.*- Specimens with regular six-rayed basal disks and without transverse central rays (Pl. II/9-11) show distinctive feature of *Eiffelia*. They are similar to specimens released from Iberian Chains and the Esla nappe (herein), and otherwise to some specimens figured and described by Mehl (1998: p.1172) and Bengtson (*in* Bengtson

et al. 1990: fig. 12G). Specimens with six-rayed basal disks and perpendicular central rays can be compared with Early Cambrian specimens of E. araniformis from South Australia (in Bengtson et al. 1990: p. 28-29). The latter sometimes show similar furrows on convex and concave sides and more or less, irregularly shaped basal disks (though a polygonal depressed zone are indistinct on the concave side), and sometimes with rays of unequal length. Bengtson (in Bengtson et al. 1990) argued that co-occurrences of this spicule type in Lower Cambrian coeval deposits in Australia, Kazakhstan, and China (considering that species of Actinoites Duan, 1984; Lenastella Missarzhecsky in Missarzhesky & Mambetov, 1981, and Niphadus Duan, 1984 are synonyms of E. araniformis) were good evidence that this different spicules belong to the skeleton of one species. In the same way, the assemblage described above may be derived from the skeleton of one species. However, this assemblage differs significantly from Eiffelia in comprising spicules with five- and seven-rayed disks, though the specimens with six-rayed basal disks are the most abundant. These morphotypes may be included in the remarkable variation in shape and size within the Eiffelia spicules, but the possibility that more than one genus or species are disarticulated in this assemblage must not be excluded. In conclusion, the assignation of the spicule assemblage described above to *Eiffelia* is tentative.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 and 11 sections (Le<sub>1</sub>/27, Le<sub>11</sub>/14?), High-Atlas, *Hupeolenus* to *Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

# Eiffelia? sp. sensu Álvaro & Vennin (1996b)

#### Pl. III/10-11

Studied material .- MPZ 17098 (in Álvaro & Vennin, 1996b) and two additional silicified specimens.

*Description.-* The highly recristallized spicules have a six- to eight-rayed disk, with rays diverging respectively at about 45° to 60°. The rays are of unequal length and diameter and make a very slight angle to the plane of the central disk, so that both convex and concave sides are distinguishable. One specimen with six-rayed basal disk has a seventh (broken) ray emanating from the central part of the convex side. Others exhibit a dome-shaped central part on the convex side apparently lacking a central transverse ray, but its presence cannot be excluded because of the high recristallized features of these spicules.

*Discussion.-* As noted above, the genus *Eiffelia* is characterized by a six-rayed central disk, with rays diverging at 60°. Even if one of the sclerites shares this feature with *Eiffelia* (Pl. III/11), the number of the rays observed in other co-occuring related specimens (Pl. III/10) does not permit their definitive assignation to the genus. Nevertheless, the description of similar assemblages from the deposits of the Lemdad syncline reinforces the hypothesis that these different spicules types belong to the skeleton of one species.

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/10-11), Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Liñán *et al.*, 1993b and Álvaro & Vizcaïno, 1998).

#### **Class Hexactinellida Shmidt, 1870**

*Diagnosis.*- Porifera with siliceous triaxial spicules, originally hexactine, always with central canals. The three axis are perpendicular to each other (after Mehl & Lehnert, 1997).

#### Order and family uncertain

#### **Triaxon hexactine A**

### Pl. III/1, Pl. IV/1-4

Studied material.- Tens of recrystallized siliceous spicules, some of them described in Álvaro & Vennin (1996b).

Description.- Siliceous hexactinellid spicules exhibiting regular triaxons with six rays at right angles displaying the original symmetry of the hexactinellids, variables in size and generally broken (800 to 1750 µm in length); best preserved specimens (Pl. III/1, Pl. IV/1-2) having 4 rays of equal dimensions radiating in the same plane and two opposite, unequal rays longer and shorter than the others and perpendicular to their plane; longest ray (up to 95% of maximum length) with basal diameter about two times larger than other diameters, more or less inflated in their median part and tapering towards its pointed end; shortest ray (down to 5 % of maximum length) rounded; broken specimens exhibiting 6 rays of equal diameter at their base and possibly equal length. When broken, the rays show a distinct axial cavity (Pl. III/12, Pl. IV/3).

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6; M<sub>3</sub>/10-11), Hamatolenus (Hamatolenus) ibericus to Acadoparadoxides mureroensis biozones, latest Early Cambrian to earliest Middle Cambrian (after Liñán *et al.*, 1993b and Álvaro & Vizcaïno, 1998).
## **Triaxons hexactine B**

## Pl. IV/5-12, Pl. V/1-2

Studied material.- More than 100 specimens preserved as siliceous spicules in samples from the Esla nappe (Pl. IV/5-7), and coated by iron oxides in samples from the Lemdad syncline (Pl. V/1-2).

*Description.*- Siliceous hexactine spicules, exhibiting regular triaxons with six rays at right angles displaying the original symmetry of the hexactinellids; size variable, from about 0.2 to 1.2 mm in length; rays long and inflated with rounded ends; basal ray diameter of 80–225  $\mu$ m; in some specimens, the rays radiate from an inflated spherical center reaching 350–400  $\mu$ m in diameter (Pl. IV/7). Generally, the rays are approximately of equal length (ca. 100  $\mu$ m), but in some specimens a few rays are shorter and, in others, one or two rays have double lengths. When broken, most of the rays show central canals (Pl. V/1-2), and the spherical center is hollow (Pl. IV/7).

*Remarks.*- Similar inflated hexactines (with inflated rays) have been reported from the Middle Cambrian of Australia (Mehl, 1998), and the Upper Cambrian of Argentina (Heredia *et al.*, 1987). Although they share most if not all the features, the hexactines from the Lemdad syncline are generally larger and have a less inflated spherical center.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara formation, Esla nappe, Cantabrian zone, *Acadoparadoxides mureroensis* biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro *et al.*, 1993b, 2000b); Lemdad 1 and 11 sections (Le<sub>1</sub>/27, Le<sub>11</sub>/15), High-Atlas, *Hupeolenus* to *Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## Stauractine spicule

#### Pl. V/3-8

Studied material.- Three incomplete siliceous spicules.

Description.- Tetractine spicules with 4 rays slightly inclined into four distinct (tetraxon) rays forming the lines of a low pyramid; total length of rays unknown (broken in studied material, up to 675  $\mu$ m in observed length), diameter of ray (up to 65  $\mu$ m) more or less constant along their available part. When broken, most of the rays show a central canal (P1.V/4)

*Discussion and comparison.*- Similar Early-Middle Cambrian tetractines from Antarctica have been described by Wrona (2004). Although the four rays of the illustrated specimen (Wrona, 2004: Fig.4) appear to be disposed following four axes, they have been described as oriented in one plane and therefore treated as an hexactinellid stauract (hexactine spicules where two of the opposing rays are aborted). Other similar stauractine spicules have been illustrated by Bengtson (*in* Bengtson *et al.* 1990: fig 14E)

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 and 11 sections (Le<sub>1</sub>/27, Le<sub>11</sub>/13-16), High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## **Class Demospongiae Sollas, 1875**

Diagnosis.-This group is characterized by siliceous spicules, basically tetractines and monactines (after Mehl, 1998).

#### Order and family uncertain

#### Calthrops Pl. V/9

Studied material.- Five recrystallized siliceous spicules pr.

*Description*.- Tetraxial, tetractine spicules, with four rays equal in length (about 450  $\mu$ m); pointed extremity of the rays forming the vertices of tetrahedron (*in* Álvaro & Vennin; 1996b).

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6; M<sub>3</sub>/10-11), Hupeolenus (Hupeolenus) ibericus to Acadoparadoxides mureroensis biozones, latest Early Cambrian to earliest Middle Cambrian (after Liñán *et al.*, 1993b and Álvaro & Vizcaïno, 1998).

#### Class, order, and family unassigned

#### **Spicule A**

#### **Pl. V/10-11**

Studied material.- One specimen preserved as siliceous (?) spicule.

Description.- Siliceous or silicified spicule with central shaft joining a rayed-disk to a branching extremity; shaft about 285  $\mu$ m in length, tapering from 55  $\mu$ m at its branching extremity down to 20  $\mu$ m at its extremity carrying a rayed-disk; disk (about 135  $\mu$ m in diameter) composed of seven straight rays, variable in length, about 15  $\mu$ m in diameter, with rounded extremity, and regularly radiating from the base of the shaft in a plane perpendicular to it; opposite end of the shaft branching into four processes (about 45  $\mu$ m in diameter) rapidly splitting into two and then into two to three short rounded processes; branching

structure (about 300  $\mu$ m in diameter) regularly radiate away from a plane perpendicular to the central shaft. The spicule is apparently hollow (Pl. V/11).

*Comparison and discussion.*- Spicule A shows similarities with *Taraxaculum volans* Bengtson, 1990 (*in* Bengtson *et al.*, 1990; Early Cambrian, South Australia), which is composed of a shaft carrying 4 to 7 lateral rays at one end and more or less elaborated splitting at its opposite end. Nevertheless, these similarities are superficial as the radiating structure of *T. volans* and the branching structure are very irregular. Moreover, contrary to the spicule A, no trace of an axial canal or filament was observed in *T. volans*. Therefore, this sclerite may be referred to the hexactinellids (modified hexactines).

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 (Le<sub>1</sub>/27), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

# Phylum and Class uncertain Order Coeloscleritophora Bengtson & Missarzhevsky, 1981 Family Chancelloriidae Walcott, 1920

*Diagnosis.-* Coeloscleritophorans with armor consisting of spiny sclerites; sclerites usually composite, consisting of individual rays joined at base but having separate internal cavities and foramina; cross-section of ray nearly circular, except where bases are joined; foramen restricted (*after* Bengtson in Bengtson *et al.* 1990).

*Remarks.*- As reported above, the 'species' described in the sponge spicules and chancelloriid sclerites are considered as sciotaxa (Bengtson, 1985) or species forms (s.f.). Qian & Bengtson (1989) revised and updated the chancelloriids genera.

#### Genus Allonnia Doré & Reid, 1965

*Diagnosis.*-Chancelloriids with (3 + 0) [possibly also (2 + 0) and (4 + 0)] sclerites, the rays of which bend sharply away from the plane of the basal facet (emended by Bengtson, *in* Bengtson *et al.* 1990).

*Remarks.*- Qian & Bengtson (1989, p. 19) broadened the concept of the genus [originally including only sclerites with a (3 + 0) formula] to include sclerites with (2 + 0) and (4 + 0) formulas with the rays bending sharply away from the plane of the basal facet.

## Allonia ? cf. simplex

## Pl. V/12, Pl. VI/1

Diagnosis.- Two-rayed sclerites diverging at about a right angle (after Qian & Bengtson, 1989).

Studied material.- Ten specimens preserved as phosphatic steinkerns.

*Description.*- Two-rayed sclerites (up to 500  $\mu$ m long) diverging at about a right angle with distinct boundary between the rays (Pl. VI/1).

*Remarks.*- Although these sclerites seem to represent *Allonnia? simplex* (Jiang *in* Luo *et al.*, 1982), the foramina are indiscernible due to the preservation of the phosphatic steinkerns. These specimens are not interpreted as fragments of three- or four-rayed forms because the two rays diverge at a right angle, are straight and not bend away, and lay on the same plane. If this interpretation is confirmed, the co-occurrence with 5+0 sclerites (*A. cf. pentactina*, see below) could be speculated to represent a scleritome of *Archiasterella* cf. *pentactina* Sdzuy, 1969b biological species.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### Allonnia? tetrathallis (Jiang in Luo et al., 1982) s.f.

## **Pl. VI/2-10**

*Diagnosis.*- Sclerites having four symmetrically disposed rays (up to 0.5 mm long) that bend away from the basal surface, bearing or lacking distinct boundaries between the rays angle (after Qian & Bengtson, 1989).

Studied material.- About 20 specimens preserved as secondarily phosphatized sclerites.

*Description.*- The best preserved specimens permit recognition of the foramina and boundaries between the four rays (up to 300  $\mu$ m long), which merge with distinct external boundaries; some specimens (Pl. VI/2-6) show different patterns of bent rays, and others (Pl. VI/7-10) have subrectangular outlines of the foramina-bearing base.

Discussion and comparison.- The co-occurrence of (4+0) sclerites (Allonia? tetrathallis sensu Qian & Bengtson, 1989) with (6-7+1) sclerites (Chancelloria sp. B below) could be speculate to represent the scleritome of Chancelloria cf eros Walcott, 1920 biological species. Nevertheless, Chancelloria sp. B (herein) includes (5-7+1) sclerites, whereas C. cf eros is characterized by (6-8+1) and rarer (4+0) sclerites.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### Allonnia tripodophora Doré and Reid, 1965 s.f.

#### **Pl. VI/11-12**

*Diagnosis.*- Sclerites having three symmetrically disposed rays that bend away from the basal surface, bearing distinct boundaries between the rays that form an approximately 120° angle and touch each other in a common axial center.

Studied material.- About 20 specimens from the Esla nappe preserved as secondarily phosphatized sclerites, and one specimen preserved as coated, replaced.

*Description.*- Phosphatic steinkerns (rarely exceeding 0.7 mm) with sclerite formula of (3 + 0). Rays of equal width, thin, slender, and tapering, each with a round to weakly elliptical aperture located on a swollen base.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

## Allonia tripodophora ? Doré and Reid, 1965 s.f.

#### **Pl. VII/1-2**

Studied material.- Two specimens and relative steinckern partially coated and remplaced by iron oxides.

*Description.*- Sclerites having 3 equal rays, up to 1.35 mm in length, diverging at about 120 ° from each other and at about 40° from the basal plane; boundary between rays slightly marked. The foramina are not well preserved on this specimen.

Discussion and comparison.- Allonia tripodophora differs from A. erromenosa Jiang, 1982 in the presence of a distinct external boundary between the rays and an angle of approximately 45-80° from the basal plane. Distinction with *C. racemifundis* Bengtson, 1990 (*in* Bengtson *et al.*, 1990), which may also contain 3-rayed sclerites, would be made in the different shape of the base.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 (Le<sub>11</sub>/12-14) section, High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

#### Genus Archiasterella Sdzuy, 1969b

*Diagnosis.*- Bilaterally symmetric sclerites having no central ray, but sagittally positioned marginal ray recurved away from plane of well-developed basal face; number of marginal rays usually 4 or 5; (2 + 0) sclerites may also be present (emended by Bengtson *in* Bengtson *et al.*, 1990).

#### Archiasterella cf. pentactina Sdzuy, 1969b s.f.

#### **Pl. VII/3-4**

Studied material.- Twelve specimens preserved as secondarily phosphatized sclerites.

Description.- Specimens with 5 + 0 sclerites having one long and well-preserved median recurved ray (up to 200  $\mu$ m long), and four lateral rays (up to 300  $\mu$ m long) incompletely preserved.

*Remarks.*- The incomplete preservation of the lateral rays does not permit definite assignment of these specimens to *A. pentactina*.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### Genus Chancelloria Walcott, 1920

*Diagnosis.*- Radially symmetric sclerites, with or without vertical rays, and with 4-12 lateral rays (emended by Bengtson *in* Bengtson *et al.* 1990).

#### Chancelloria sp. Pl. VII/5-11

Studied material.- Ten sclerites preserved as secondarily silicified.

*Description.*- Radially symmetrical sclerites with a central vertical ray (up to 500  $\mu$ m long), and 6 to 7 lateral rays lying on the same plane or slightly bent, which can be of approximately equal or variable length (up to 975  $\mu$ m); rays circular in transverse section except in their basal part where they are more or less flattened and inflated.

*Comparison and discussion.*- Even if Álvaro & Vennin (1996b) described only disarticulated rays or incomplete sclerites, the complete sclerites described above, etched from other samples of the same beds, most probably represent specimens with articulated rays of their reported *Chancelloria* sp. However, some of the rays described by Álvaro & Vennin (1996b), more bent and lacking inflated basal parts have been found articulated in complete or incomplete sclerites. They are badly preserved but probably represent *Allonia* species.

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6; M<sub>3</sub>/10-11), Hupeolenus (Hupeolenus) ibericus to Acadoparadoxides mureroensis biozones,

latest Early Cambrian to earliest Middle Cambrian (after Liñán et al., 1993b and Álvaro & Vizcaïno, 1998).

## Chancelloria sp. A

#### Pl. VII/12, Pl. VIII/1-4

Studied material.- About 20 specimens preserved as secondarily phosphatized sclerites.

*Description.*- Radially symmetrical sclerites with a tapering central vertical ray (0.5 to 0.7 mm in length) and five to seven prominent recurved lateral rays; lateral rays are asymmetrically arranged and commonly differ in size; the curvature of rays is greatest at the intersection with the vertical ray; they are relatively straight, and make an acute angle (less than 30°) with the central ray; diameter of the lateral–ray outline can reach 0.6 mm, whereas the maximum diameter of the central ray is 0.4 mm; specimens commonly have five to six lateral rays, although a few have seven; they are oval to subrectangular in cross-section, except their tips are round in outline, whereas the whole central ray is round in cross-section; specimens are slightly longer (central ray) than large (including lateral-ray outline), with a ratio varying from 1 to 1.5. Specimens cut longitudinally (Pl. VIII/4) show an inner cavity (axial canal) along the central ray, subtriangular in cross-section, bounded completely by a wall, ca. 30 µm thick.

*Remarks.*- Some specimens of *Chancelloria eros* from the Lower Cambrian of United States (Mehl, 1996: fig. 1D) and Australia (Mehl, 1998: pl. 7, figs. 7–8) show similar robust-like rays, although they have a distinct flat base and flat rays, and the Cantabrian sclerites are prominently recurved. The Cantabrian sclerites are very close to *Nabaviella* Mostler & Mosleh-Yazdi, 1976, but differ in the composition (secondarily phosphatized and not

siliceous) and the presence of foramina. The morphology of *Chancelloria* sp. A resembles that of paraclavules, interpreted as anchorate root-tuft spicules by Mehl (1996) in hexactinellids associated with dermal or gastral membranes (Mehl, 1998). Some Late Cambrian–earliest Ordovician pelmatozoan holdfasts share close morphological similarities, although their size, composition and inner cavities are different (Sumrall *et al.*, 1997; Álvaro & Colchen, 2002).

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

### Chancelloria sp. B

## **Pl. VIII/5-7**

Studied material.- More than 50 specimens preserved as secondarily phosphatized sclerites.

*Description.*- Radially symmetrical sclerites with a central vertical ray (up to 300  $\mu$ m long), and 5 to 7 lateral rays lying on the same plane, which can be approximately of equal (ca. 300  $\mu$ m) or variable (200 to 400  $\mu$ m) length. A broken specimen (fig. 4.7) shows circular transverse sections of rays.

*Remarks.*- The Cantabrian species is relatively similar to other previously described sclerites, such as those from the Lower Cambrian of Australia (Mehl, 1998: pl. 7, fig. 3), the Ossa-Morena Zone in southern Spain (Fernández-Remolar, 2001: fig. 4a-b), and Antarctica (Wrona, 2004: fig. 6j); however, the lateral rays of the Cantabrian specimens lie on the same plane whereas they are clearly bent in the others.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### Chancelloria sp. C

#### Pl. VIII/8-Pl. X/12.

Studied material.- More than 50 specimens and steinckerns coated and replaced by iron oxides.

*Description.*- Radially symmetrical sclerites (about 0.85 to 2 mm in diameter) with a central vertical ray (up to up to 675  $\mu$ m, often broken) and 4 to 7 lateral rays of approximately equal or variable length (up to 850  $\mu$ m), which form a variable angle (approximately 10-45°) with the plane of the basal facet; base circular to lobate (each lobe delimiting a foramen) in outline, smooth, forming a depressed area, and bounded by distinct ridge; foramina relatively small and located centrally (except in few (7+1) specimens that may represent another taxon; Pl.X/11-12).

Discussion and comparison.- Chancelloria sp. C differs from the previous ones in the presence of a peripheral ridge bounding the basal facet and from *C. racemifundis* Bengtson, 1990 (*in* Bengtson *et al.*, 1990) in the lack of ridges between the foramina. This assemblage may represent a new species. Nevertheless, the iron-oxide coating of the sclerites, which masks surface details, and the frequent preservation as internal moulds make impossible their precise description.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 (Le<sub>1</sub>/27) and 11 (Le<sub>11</sub>/13-16) sections, High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

#### Phylum uncertain

## Class Cambroclavida Conway Morris & Chen, 1991 Family Zhijinitidae Qian, 1978

*Diagnosis.*- Elongate (cambroclavid morph) to circular (zhijinitid morph) sclerites, bearing elongated spine on upper surface. Spine smooth or transversally corrugated, upper surface of sclerite ornamented with radiating striations, typically rather weak. Lower surface typically smooth. Interior hollow, original composition of wall probably calcareous. (after Conway Morris, *in* Bengtson *et al.*, 1990: p.103)

### Genus Parazhijinites Qian & Yin, 1984

*Diagnosis.*-Sclerite small, in the shape of ice-hockey stick, about 1 mm in length, consisting of spine and discoid. Thicker end of spine connected with the anterior-most margin of discoid, forming an obvious commissure, and intersecting with each other at an angle of 80°, bilaterally subsymmetric. Spine straight, apex pointed, cross-section semi-elliptical, with longitudinal lines ornamented on surface. Discoid tabulate or subelliptical in upper and lower views, apical face coarse and without sculpture, while apical face with radial ribs radiating from commissure (*in* Qian, 1989).

#### Parazhijinites cf. guizhouensis Qian & Yin, 1984

## **Pl. XI/1-2**

Studied material.- Two specimens preserved as secondarily phosphatized(?) sclerites.

Description.- Elongate sclerites, subhexagonal in outline and posteriorly expanded (650  $\mu$ m long and 400  $\mu$ m large), bilaterally symmetrical; anterior spine perpendicular to slightly bent at its extremity (400  $\mu$ m long), with oval cross-section (160  $\mu$ m in diameter), except at its tip where it is round; surface smooth.

*Remarks.*- Bengtson *et al.* (1990) indicated that cambroclavids exhibit a wide morphological variability within the same scleritome, so that additional material seems necessary to complete the description and systematic assignment of the Cantabrian taxon. *Parazhijinites guizhouensis* shows a widespread morphological variability, and the Cantabrian sclerites have all the characters visible of some Chinese sclerites of Meishucunian (Zhou *et al.*, 2001, p. 212, fig. 4.2) to Atdabanian (Conway Morris *et al.*, 1997) age. This paper offers the youngest occurrence of *Parazhijinites* within the lowest trilobite biozone of the Iberian Middle Cambrian.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

## Phylum and class uncertain

## **Order Hyolithelmintes Fisher, 1962**

Description.- Small conical phosphatic tubes with an irregular curved apical area, but elongate and straighter toward the aperture, and lacking mineralized opercula. Their crosssection can be circular (Hyolithellidae) or elliptical (Torellellidae). Outer surface of the tubes may be ornamented with distinct striae or ribs, whereas their inner surfaces seem to be smooth.

*Remarks.*-The subdivision of hyolithelminths into two families was established more than one century ago, and is only based on a few morphological features, such as the cross-sections. Consequently, the diagnostic basis for both families is rather imprecise.

#### Family Hyolithellidae Walcott, 1886

## Genus Hyolithellus Billings, 1871

*Diagnosis.*- Phosphatic, laminated tubes, low rate of taper, circular in cross-section. Surface smooth or with simple growth lines (after Bengtson, *in* Bengtson *et al.*, 1990).

#### Hyolithellus sp.

Pl. XI/3-4

Studied material.- One specimen preserved as phosphatic tube.

Description.- Phosphatic tube, 0.8 mm long, with a circular to irregular (partly deformed) cross-section (up to 150  $\mu$ m in diameter), broadly straight, but exhibiting slightly curved irregularities (difficult to differentiate from deformational features). The angle of divergence of the subparallel sides is ca. 5°. The surface is smooth with weakly preserved transverse ribs. The wall is made up of thin layers paralleling the outer wall.

*Remarks.*- The specimen is close to *H. micans*, although the diagnostic characters of the Canadian types are still ambiguous (Brasier, 1984; Bengtson *et al.*, 1990).

Stratigraphic distribution and age.- Ooidal-bioclastic limestones, lower member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, latest Early Cambrian (age after Perejón & Moreno-Eiris, 2003).

## Family Torellellidae Holm, 1893 Genus Torellella Holm, 1893

Type species.- Torellella laevigata (Linnarsson, 1871), by original designation.

*Diagnosis.*- Small, narrow, conical, calcium-phosphatic tube, curved and irregularly shaped near the closed apex and straighter toward the aperture; low angle of wall divergence; elliptical to biconvex (lens-shaped) cross-section; aperture perpendicular to shell axis; exterior surface with transverse striae and ribbing more pronounced than in the hyolithellids; inner surface smooth (after Álvaro *et al.*, 2002).

## Torellella lentiformis (Sysoiev, 1962)

## Pl. XI/5-6

Studied material.- More than 100 specimens from ooid packstones.

Description.- Phosphatic, elongated, tube fragments of narrow shape and elliptical cross-section. Keels are faint or not developed. Nearly all tubes show a distinct irregular and curved growth pattern, both laterally and dorsoventrally. Thickness of tube-walls ranges between 5 to 15  $\mu$ m. No different shell-layers are visible. The angle of divergence is not constant and increases sharply near the narrowest (proximal) part of the tube. The largest (distal) part of each tube is clearly more elliptical in cross-section. Most specimens display growth lines, well preserved on outer surfaces: these structures are sometimes very regular to

relatively irregular, and depend on the relative position of the curvature. Ring-like or other morphological characters are not observed on outer surfaces. Inner surfaces of these tubes are smooth.

Stratigraphic distribution and age.- Ooidal-bioclastic limestones, lower member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, latest Early Cambrian (age after Perejón & Moreno-Eiris, 2003).

#### **Phylum uncertain**

#### **Class Hyolitha Marek, 1963**

*Remarks.*- Following Landing & Bartowski (1996), numerous families and genera have been assigned to orthothecid and hyolithid families, based on minor differences in conch cross-section, surface ornamentation, and isolated opercula. These taxa need extensive revision and a suprageneric–level groupings will not be used herein.

## **Operculum A**

## Pl. XI/7-11

Studied material.- About 20 specimens preserved as secondarily phosphatized.

*Description.-* Operculum circular to slightly oval in outline, up to 0.6 mm in diameter, with anterior margin (close to cardinal processes) broadly straight; outer side strongly convex (hemispherical) and smooth, except for faint concentric growth lines that occur in the last external band reaching ca. 1/10 of the diameter; dorsal well-rounded apex situated generally in the center of the operculum. The inner (concave) side bears a distinctly offset marginal zone with a width of about 1/10 of the diameter. The paired cardinal processes are prominent,

crescent-shaped, symmetrical, diverging at 30–40° in their proximal edge, and can reach 4/5 of the diameter; the processes bound the offset marginal zone. Ventrally diverging clavicle-like tubules present below the cardinal processes are absent.

*Remarks.*- The Cantabrian operculum differs from *Conotheca* from the Lower Cambrian of Australia and Laurentia (Bengtson *et al.*, 1990; Landing & Bartowski, 1996), and from *Turcutheca*? sp. A (Hinz, 1987) from the Lower Cambrian of Shropshire (UK) in the setting of the apex and the crescent shape of the cardinal processes. Marek (1963) pointed out that hyolith taxa should not be erected without complete information from both conch and operculum morphology, so that these opercula are taxonomically unassigned. The above-described morphology differs greatly from that described by Dzik (1994). Cardinal processes are presumed to be attachments of main operculum retractor muscles (Dzik, 1994).

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### Phylum, class, order and family uncertain

#### Genus Plicatella n. gen.

Type species.- Plicatella margaritus n. gen. sp.

Diagnosis.- As for the species (because of monotypy).

*Etymology.*- From *Triplicatella* Conway Morris (*in* Bengtson *et al.*, 1990), a Lower Cambrian sclerite remarkably similar to the new genus erected here.

#### Plicatella margaritus n. sp.

#### Pl. XI/12-Pl. XIII/5

*Etymology.*- After 'margarita' (in Spanish, daisy), the broad aspect of the convex side of the sclerite.

Holotype.- Sclerite DGO 21143 (Pl. XII/12-Pl. XIII/5).

Studied material.- Eight specimens preserved as secondarily phosphatized (?).

*Diagnosis.*- Bilaterally symmetrical, concavo-convex sclerites, oval to subtrapezoidal in outline, bearing one prominent notch and two subduded domes on concave side, two distinct pits and radially symmetrical folds or invaginations on antero-lateral margins.

Description.- Two faces can be distinguished in these sclerites, the convex and concave ones. One margin of the sclerite bears a prominent notch, and is here considered (by analogy with marginal notches of *Wushichites*; Conway Morris *et al.*, 1997) as the posterior margin. On the convex face, the opposite (anterior) margin bears two symmetrical (perpendicular) folds or invaginations, which form prominent sulci on margin, and attenuate toward the center. The lateral margins connecting both folds and the posterior notch are slightly convex-concave in a rounded sinuous pattern that also attenuates toward the center. The anterior margin of the concave face bears two symmetrical domes with rounded tops, which correspond to the prolongation of the above-described folds, connected by a faint depression, the whole framework elevated above the rest of the face; the center of the concave face is depressed anteriorly and laterally bounded by an amphitheater-like wall. The lateral (concave upward) view of the sclerite is subtriangular increasing in thickness toward the anterior margin, and bears to lateral pits (60  $\mu$ m in outer diameter) in the wall at both antero-lateral sides.

*Comparison.- Wushichites minutus* and *W. polyedrus* were originally defined in Xinjiang (China) by Qian & Xiao (1984) as cambroclaves of uncertain affinity. Although Bengtson *et al.* (1990, p. 103) reported both taxa as 'doubtful species' likely referable to the genus *Cambroclavus*, their morphological characters are so striking that it seems reasonable to place them in a separate genus. (Conway Morris *et al.*, 1997). These authors revised new material from the type area, and considered *W. polyedrus* to be a junior synonym of *W. minutus*. The presence of a prominent spine broadly transverse to the disc (Qian Yi, 1989: p. 235) was the criterion for keeping *Isoclavus* and *Wushichites* separate (Conway Morris *et al.*, 1997) in the presence of folds and lateral pits, and the broadly inflated (and not flattened) character of the sclerites.

*Triplicatella* (Bengtson *et al.*, 1990; Skovsted, 2003) is composed of bilaterally symmetrical, concave-convex sclerites, with strongly developed folds and invaginations concentrated at both margins of the axis of symmetry. On the contrary, *Plicatella* has a prominent notch (as *Wushichites*) and two antero-lateral pits.

*Remarks.*- Although *Triplicatella* was interpreted as the earliest polyplacophoran (Yates *et al.*, 1992), their shape and putative muscle scars, and their occurrence as internal molds sealing the aperture of a hyolith-like conch (Demidenko, *in* Gravestock *et al.*, 2001) are suggestive of an operculum function (Bengtson *et al.*, 1990; Conway Morris & Peel, 1995). Skovsted (2003) has recently proposed to place *Triplicatella* in a still undefined 'hyolith stem group'. *Plicatella* n. gen. might be interpreted as a part of a larger scleritome of uncertain affinity, although an operculum function cannot be rejected.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

#### Plicatella? sp.

## **Pl. XIII/6-7**

Studied material.- One isolated specimen preserved as secondarily phosphatized (?).

Description.- Bilaterally symmetrical, concave-convex sclerite, ca. 750  $\mu$ m in diameter. The convex face of the sclerite is oval in outline, bearing two pairs of distinct symmetrical folds on the antero-lateral half of the face. The anterior margin of the concave side bears two lateral symmetrical sharp-pointed domes, which correspond to the prolongation of the above-described folds, connected by an offset marginal platform, U-shaped, and bounded by steep slopes. In lateral view, both domes and the platform are prolonged into a subtriangular face bearing a central pit, circular in outline and 120  $\mu$ m in diameter. The posterior margin of the concave face is depressed, connected with the center of the concavity and with the steep slopes that bound the U-shaped offset marginal platform. The posterior margin is rounded and has no notch.

*Remarks.*- Although the specimen is morphologically close to *Plicatella margaritus* n. gen. n. sp., it differs from the latter in the absence of a prominent notch on the posterior margin, and the presence of two pointed domes on the anterior margin and of a distinct pit on the anterior margin of the sclerite.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).

## Genus Cantabria n. gen.

Type species.- Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp.

Diagnosis.- As for the species (because of monotypy).

Etymology.- After 'Cantabrian' Mountains, in which the fauna was sampled.

#### Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp.

### **Pl. XIII/8–Pl. XV/7**

*Etymology.*- After 'labyrinthine', the diagnostic character of the meshwork microstructure.

Holotype.- Plate DGO 21146 (Pl. XIII/9-10).

Studied material.- More than 100 specimens preserved as phosphatic sclerites.

*Diagnosis.*- Phosphatic sclerites, subcircular in outline and trapezoidal in crosssection, composed of a labyrinthine meshwork of tubes that centripetally increase in diameter and length; tubes inter-connected by transverse smaller tubes; upper surface perforated by meshwork of holes, round to oval in shape.

Description.- Phosphatic sclerites, subcircular in outline and trapezoidal in crosssection, with flat bottom, up to 0.8 mm in diameter and 0.2 mm thick, constructed of two parts: a framework forming a labyrinthine meshwork of tubes, and an upper surface making up the uppermost wall junctions of tubes; in some cases the latter is absent due to erosion or incomplete preservation. Edge of sclerites formed by peripheral girdle, completely perforated: holes 5–15  $\mu$ m in diameter on bottom and lateral sides, and 50–200  $\mu$ m on upper cap. Basal and lateral girdle rough containing grooves joining small perforations. Upper cap usually flat to slightly convex, perforated by chaotic meshwork of holes, round to oval in shape, highly variable in size (from 50 to 200  $\mu$ m in diameter) but distinctly decreasing in size close to periphery; wall junctions between holes thin (ca. 30–35  $\mu$ m) and smooth.

Thin-sections through sclerites (Pl. XIV/1-7) reveal a complex internal structure, composed of a labyrinthine meshwork of tubes centripetally increasing in diameter and length by anastomosing their walls (Fig. 17); lowermost and lateral tubes (representing juvenile part of organism) randomly oriented, closed basally by thin hemispherical but perforated part of framework, passing upward into vertical, parallel and larger tubes, with annulated outer and inner walls. Tubes laterally perforated by transverse small synapticule-like tubes, up to 10  $\mu$ m in diameter, connecting neighboring tubes. As a result, whole tube meshwork (and, originally, soft-bodied parts filling it) inter-communicated. Tube walls composed of two distinct apatitic layers, 0.25–0.3  $\mu$ m thick (Pl. XIV/6-7).

*Remarks.- Cantabria labyrinthica* might be tentatively assigned to the eoconchariids due to the characters observed on the upper surface: the lack of protruding nodes or spines on the wall junctions separating the chaotic hole meshwork is a character shared by *Fusuconcharium* Hao & Shu, 1987. However, the holes of *Microdictyon* Bengtson, Matthews and Missarzhevsky (*in* Missarzhevsky & Mambetov, 1981), *Fusuconcharium* and *Quadratapora* Hao & Shu, 1987 (even if the two last ones are considered as synonyms of the former) can be both open and closed basally, are laterally unperforated, and continue as a single assemblage of parallel tubes through the plate, which has a bidimensional shape lacking a cup-shaped form.

Although the labyrinthine microstructure of *Cantabria* can be related to stereom microstructures (see e.g. Bengtson *et al.*, 1990: fig. 174A–C) there are some distinct differences. The Beleño facies is dominated by 'encrinitic' (echinoderm-rich) packstones (see Álvaro *et al.*, 2000b), but echinoderm ossicles are absent after etching as they were not secondarily phosphatized: phosphatization was selective and did not apparently affect

95

stereoms. In addition, a labyrinthic stereom (Smith, 1980: p. 12) consists of a completely unorganized mesh of trabeculae (which are not hollow) that behaves as a single crystal, whereas the meshwork of *Cantabria* is composed of (hollow) tubes (Pl. XIV/6-7) with walls containing two distinct apatitic layers, although this last character may be diagenetic. These skeletons were either originally phosphatic in composition or secondarily replaced by phosphate. However, the apatitic meshwork cannot represent phosphatic crusts lining trabeculae (external molds) as they have a constant wall thickness, and both their inner and outer sides are ornamented (Pl. XV/1-7).

The global morphology and inter-communicated meshwork microstructure of *Cantabria* suggest that these external sclerites covered an unknown metazoan. The taxonomic affinity of *Cantabria* is uncertain, although it might be considered as a Mid Cambrian form phylogenetically related to the Early Cambrian eoconchariid *Microdictyon*. However, new sclerites found in other outcrops, and eventually with other mineralogical composition, would help to improve this uncertain assignation.

Stratigraphic distribution and age.- 'Beleño' facies, upper member of the Láncara Formation, Esla nappe, Cantabrian zone, Acadoparadoxides mureroensis biozone, earliest Middle Cambrian (after Álvaro et al., 1993, 2000b).



**Fig. 17-** Sketch of *Cantabria labyrinthica* illustrating the cross-sections of the plate (Pl. XIV). Schéma de Cantabria labyrinthica illustrant les sections latérales de la plaque (Pl. XIV)

## Phylum Echinodermata Klein, 1734

#### Class Ctenocystoidea Robison & Sprinkle, 1969

*Diagnosis (emended).-* Echinoderms with flattened, ovoid to elongated, near bilaterally symmetrical skeleton composed of theca and anterior ctenoid apparatus; no aulacophore, stele, arm or brachiole appendages present; theca divided into two flexibly plated ventral (lower) and dorsal (upper) surfaces; ventral and dorsal surfaces composed of almost identical tiny plates or well differentiated and bounded by double-layered overlapping frame of larger marginal plates enclosing two central areas; ctenoid apparatus made of grill like array of blade-shaped ctenoid plates attached to anterior of theca and apparently covering central mouth.

*Remarks.-* Because of their flattened thecal shape, the differentiation into marginal frame and enclosed central areas, and the lack of radial symmetry, the ctenocystoids were originally assigned to the echinoderm subphylum Homalozoa Whitehouse 1941 (Sprinkle & Robison, 1978). However, as noted by Robison & Sprinkle (1969) and Sprinkle & Robison (1978), they differ from the other three homalozoan classes (stylophorans, homosteleans, and homoiosteleans) in several important characters including the lack of appendages, and their distinctive feeding apparatus (ctenoid apparatus). The peculiarities of the homalozoans, such as the lack of a fivefold symmetry, have been relied upon by Gislén (1930) and Jefferies (1967) to argue for the removal of the homalozoans from the echinodermata, and to propose the 'calcichordate hypothesis'. Afterwards, Jefferies (1990, 1991) considered the homosteleans and ctenocystoids as stem-group echinoderms, whereas the stylophorans and nearly all the solutes were treated as chordates. The application of the 'Extraxial Axial Theory', a model for skeletal homology based on embryology and later ontogeny of extant echinoderm clades

(David *et al.*, 2000; and references within) proposed that the ctenoid organ of the ctenocystoids is homologous to the brachioles (?), suggesting their inclusion in the Blastozoan subphylum. Nevertheless, although they defined a Blastozoan clade, they did not emend formally the classification of the echinoderms. The evaluation of this different hypothesis and the proposition of a new subphylum-level classification of the echinoderms fall out of the topics of this work. Therefore, the ctenocystoid echinoderms will be treated as unassigned at the supra-class level.

The Class Ctenocystoidea was originally defined based on only one species. Two more genera and at least five species of ctenocystoids have been erected since their first description in 1968 (Robison & Sprinkle, 1969, Domínguez *et al.*, 2002) and have been included into two families.

The first named family, the Ctenocystidae Sprinkle and Robison, 1978, includes 2 genus and 5 species (Guensburg & Sprinkle, 1992). The genus *Ctenocystis* Robison & Sprinkle, 1969 includes 4 species from the Middle Cambrian: *C. colodon* Ubaghs & Robison, 1988 from western Utah (western United States); *C. jagoi* Jell *et al.*, 1985 from northern Tasmania (eastern Australia), *C. smithi* Ubaghs, 1987 from the Montagne Noire (southern France), and *C. utahensis* Robison & Sprinkle, 1969 (type species of the genus), which occurs in northern Utah and southern Idaho (western United States; Sprinkle and Robison, 1978). Fatka & Kordule (1985) described the fifth species of the family Ctenocystidae from the Czech Republic, *Etoctenocystis bohemica* Fatka & Kordule 1985, which was assigned to a new genus mainly differentiated by additional plates inserted between the marginals. The second family, the Jugoszoviidae Dzik & Orlowski, 1995 (monospecific), was erected for the earliest known ctenocystoid species, *Jugoszovia archaeocyathoides* Dzik & Orlowski, 1995, from the Middle Cambrian of Poland. The jugoszoviids particularly differ from the

ctenocystids in the lack of any thecal frame, and in the almost undifferentiated ventral and dorsal surfaces of the theca.

In conclusion, the diagnosis has been emended above in order to include all the assigned species. When shared by all species, the diagnostic characters advanced by Robison & Sprinkle (1969) and Sprinkle & Robison (1978) were maintained. However, some characters became only diagnostic at lower taxonomic level, and were therefore cancelled in the emended diagnosis.

The nomenclature and the orientation terminology adopted below is that of Robison & Sprinkle (1969) and Sprinkle & Robison (1978).

#### Order Ctenocystoida Ubaghs & Robison, 1988

Diagnosis (emended).- Characters of class (see above).

*Remarks.*- This taxon was established by Ubaghs and Robinson (1988) to complete the taxonomic hierarchy to which the described ctenocystoid species were assigned. The characters pointed out where those of the class as defined by Sprinkle & Robison (1978). As the diagnosis of the class has been emended, the enlarged definition of the class is assigned to its single order defined until present day.



## Family Ctenocystidae Sprinkle & Robison, 1978

*Diagnosis (emended).-* Ctenocystoids bearing a double layered marginal frame surrounding two flexibly plated, differentiated central areas; ovoid theca shows near perfect bilateral symmetry with mouth and anus at opposite body poles; anal pyramid between layers of marginal frame at rear of the theca.

Remarks.- See remarks made above about emendation of the class diagnosis.

#### Genus Ctenocystis Robison & Sprinkle, 1969

*Remarks.*- The disarticulated sclerites described herein are considered to represent an assemblage of dissociated parts from one single species belonging to the family Ctenocystidae, probably related to *Ctenocystis* (see discussion below). Nevertheless, as the collected material is incomplete, the generic assignation is open

## Ctenocystis? marocanus n. sp.

## Pl. XV/8-Pl. XVIII/12

*Etymology.*- From 'Maroc', were some disarticulated sclerites of the species were found.

*Diagnosis.- Ctenocystis*? with rounded suroral bearing spike-like anterior process, relatively short suboral-plate without posterior projection, and anterolateral inframarginal-plates with two prominent processes, the second inner-process perpendicular to the plane of the anterior.

Holotype.- Suroral plate (Pl. XV/8-12, Pl. XVI/1)

*Material.*- Holotype (suroral plate) and paratypes (4 suborals, 1 anterolateral inframarginal), all material preserved as disarticulated sclerites, coated and replaced by iron oxides.

*Description.*- Anteriormost plate of dorsal surface (suroral; Pl. XV/8-12, Pl. XVI/1) with massive body, almost subcircular in outline (about 850  $\mu$ m in diameter, and 250  $\mu$ m in thickness), with convex inner surface and flat to slightly convex dorsal surface (Pl. XV/8, Pl.

XVI/1), and truncated anterior border forming an oblique facet (oriented inward, Pl. XV/10), on which the central, anterior, spike-like process is inserted; anterior facet bounded by shallow and large furrow on dorsal and inner surface, divided into two well-defined depressions (Pl. XV/12) on each anterior shoulder (separated by the insertion of the anterior process); spike-like anterior process (about 350 and 240  $\mu$ m in diameter respectively at the insertion and anterior tip; about 650  $\mu$ m in length), inclined inward and slightly to the right, tapering mainly in its first posterior-third.

Anteriormost plate of the ventral surface (suboral; Pl. XVI/2-Pl. XVIII/5), up to 2 mm in length, composed of an anterior process and posterior blade; posterior blade square-shaped to rectangular in inner and dorsal views (e.g. Pl. XVI/2), up to 1.15 mm in length, up to 680  $\mu$ m in width, thickness decreasing progressively toward the posterior border down to 150  $\mu$ m; anterior end of posterior blade bent inward, at more or less right angle, forming low to prominent rim (about 500  $\mu$ m in height) slightly extended on one lateral border of posterior blade, decreasing rapidly in height backward; anterior process lanceolate in lateral view (up to 1300  $\mu$ m in length, 500  $\mu$ m in height and 425  $\mu$ m in width) with asymmetrically concave lateral surfaces (sometimes with distinct, narrow, elliptical depression on one side, Pl. XVI/9-10), rounded inner-edge and gutter-like and slightly to highly depressed dorsal edge deepening toward posterior blade (one specimen showing rounded pit oriented toward the posterior edge of the plate; Pl. XVII/10-11); process fixed to the anterior side of the blade-rim, junction more or less in lateral position toward lateral border of blade free of rim.

Anteriormost plate of the lower-surface (ventral) marginal frame (anterolateral inframarginal; Pl. XVIII/6-12), more than 1.5 mm in length, composed of anterior process and dorsal blade; posterior blade rectangular in outline in lateral view), more than 950  $\mu$ m in length (total length unknown), about 665  $\mu$ m in width (in antero-dorsal direction), thickness diminishing toward posterior border (down to 100  $\mu$ m at its broken posterior extremity);

anterior end of posterior border bent inward at more or less right angle to form prominent rim (about 500 µm in height), one dorsal extremity of which extending to form a second, inner, prominent process (about 400 µm in longest dimension, following a left-right direction, Pl. XVIII/7-8), more or less perpendicular to the plane of posterior blade and forming a large concavity with inner edge of anterior process (Pl. XVII/11); anterior process lanceolate in lateral view (about 575 µm in maximum width, 870 µm in length, 325 µm in maximum thickness) with asymmetrically concave lateral surfaces, rounded inner-edge and gutter-like and slightly to highly depressed dorsal edge deepening toward posterior blade; anterior process fixed to anterior side of blade bending, junction in lateral position toward lateral border of blade free of inner process; base of anterior process forming two (articulator?) concavity (Pl. XVIII/12), one with inner process (described above), the other with posterior bending of anterior blade.

Stereom microstructure.- Only a small broken area of the main plate body permits us to describe the stereom fabrics that form at least the dorsal surface of the suroral plates (Pl. XV/12). It is a fine, dense labyrinthic stereom (average minimum trabecular thickness and maximum diameter of pores about 10  $\mu$ m) with outermost trabecula mostly oriented perpendicular to the surface. The spike has a massive appearance, without real stereomic structure in surface, and was probably made up (at least in periphery) of massive imperforated stereom as described in echinoid tubercules (Smith, 1980). This would prevent abrasion from contact with opposing suborals (Sprinkle & Robison, 1978). Nevertheless, only further sections of new material would permit us to conclude definitively on the precise structure of the plate body and process and to exclude definitively a secondary recrystallization of the latter.

Suborals have not been sectioned because of the scarcity of material. Nevertheless, the identification of some slightly eroded plates allows us to describe partially the plate fabric. A

fine, dense to open labyrinthic-stereom layer (average minimum trabecular thickness about 5  $\mu$ m; average maximum diameter of the pore about 10  $\mu$ m; Pl. XVII/12, Pl. XVIII/2-3) constitutes the core of the suboral anterior process. This stereom changes ventrally and dorsally to a medium, dense fascicular stereom, which continues on the posterior blade (average minimum trabecular thickness and maximum diameter of the pores about 10  $\mu$ m) with trabecula oriented perpendicular to the surface. The fascicular stereom fabric with trabecula perpendicular to the surface generally reinforces this surface against erosion (e.g. from substrate; see a detailed description of the stereom of a stylophoran stylocone below) and characterizes a rapid unidirectional growth (Smith, 1980). We may guess that the stereom fabrics would have changed into the dorsal pit, which probably had a particular function during life (maybe for ligament or muscular insertion). Nevertheless, further clues were not discernable from outer views of the studied plates.

Slightly broken parts of the anterior process and posterior blade of the anterolateral inframarginal exhibit some stereom layers. Nevertheless, the plate was obviously partially replaced by iron oxides, so that the description of the poorly preserved structure would be very hypothetical.

*Comparisons and discussion.*- As stated above, the ctenocystoids are characterized by their flattened thecal shape, and further by their differentiation into marginal frame and enclosed central areas. Moreover, the ctenoid apparatus surrounding the mouth is a unique feature among the echinoderms. Even if disarticulated plates and partly disarticulated specimens constitute a great amount of available ctenocystoid fossils (Sprinkle & Robison, 1978; Fatka & Kordule, 1985, Jell *et al.* 1985), most studies focused on best preserved, articulated specimens and only description of the external moulds of sclerites have generally been reported (Ubaghs, 1987). However, the original characters of the plates described herein

are unmistakable, and can be easily compared, at least partially, with known ctenocystoid marginal plates and apparatus, which are considered as diagnostic by most authors.

The presence of marginal plates, such as the anterolateral inframarginals, is a diagnostic feature of the family Ctenocystidae Sprinkle & Robison, 1978. These plates are absent in the jugoszoviids, and none of the plates described herein are similar to their suborals and surorals. The anterolateral inframarginals and the suborals of the described species diverge obviously from those of E. bohemica, which have a short spine-like anterior process and long posterior part with a pointed tip on the suborals. They most resemble those of C. smithi, with which they share the relatively flat, rectangular posterior-blade (also visible in the suborals of C. jagoi), the rim on the inner surface of the posterior blade, and a second process located on the anterolateral inframarginal, a character at least undescribed in others species (see discussion in Ubaghs, 1987 fig. 2). Their global shape is also not as massive as in other taxa, with less broad external shoulder (reduced to a narrow concavity herein, probably to articulate only one adjacent ctenoid plate). Nevertheless, they differ in the morphology of the anterior process, which is pointed in C. smithi and lanceolate with a gutter-shaped dorsal edge herein, a character visible in the anterior processes of C. colodon (?), C. jagoi, and C. utahensis. The suroral presented here has a rounded body mass like in C. smithi and C. jagoi, whereas C. utahensis, E. bohemica, and J. archaeocyathoides share the trapezoidal shape of their suroral. Jell et al. (1985) also described two lateral depressions on each anterior shoulder of the surorals, but they did not notice the presence of a possible surrounding furrow.

Although the described ossicles are not the most abundant component of the released material, only one morphotype of each identified ossicle has been described. Therefore, these disarticulated sclerites are considered to represent an assemblage of dissociated parts from, at least, one new species belonging to the family Ctenocystidae. This species is well distinguished from other previously described species, and is probably related to *C. jagoi* and

104

*C. smithi.* Nevertheless, as the collected material is incomplete, it is necessary to question the generic assignation. Perhaps some polygonal thecal plates could be included within this assemblage (thecal plate D, below) but, as stated below, several classes of echinoderms share this morphology, and their assignation would be very hypothetic. In conclusion, *C.? marocanus*, which is a form-taxon, is the first reported ctenocystoid from Morocco, and represents the earliest occurrence of these echinoderms (earliest Middle Cambrian according to Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>1</sub>/27, Le<sub>11</sub>/13-15), High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

#### **Class Edrioasteroidea Billings, 1858**

*Diagnosis.-* Many plated echinoderms with a fixed mouth frame of ambulacral flooring plate constituting well-developed (normally) quinqueradiate endothecal ambulacral system protected by unmodified arrangement of cover plates; no arms or brachioles; anal opening in posterior interradius, generally covered by valvular pyramid; a third aperture (hydropore?), may be recognizable between mouth and anus; unstalked (after Regnell, 1966; Smith, 1985).

*Discussion.*- The scarcity of well-preserved, complete echinoderms, geographical and temporal gaps within their fossil record (Paul & Smith, 1984; Smith, 1988a; Smith & Jell, 1990; Sumral *et al.*, 1997), and the apparent sudden diversification of the phylum during Cambrian-Ordovician times make difficult the comparison of the morphologies of the known 'primitive' edrioasteroid forms and the definition of homologies with extant taxa. This has favoured the erection of numerous systematic and phylogenetic classifications (see David &

Mooi, 1999 and Smith, 1984 for previous proposals on echinoderm classification). The Cambrian edrioasteroids, the oldest-known indisputable pentaradiate echinoderms, have held an important place in the theories of echinoderm phylogeny, not only among them but also with other echinoderm groups, such as the starfishes (e.g. Bather, 1900, 1915; Fell, 1962, 1963; Termier & Termier, 1969, 1980 Ubaghs, 1971; Bell, 1980; Smith & Jell, 1990; Mooi & David, 2000). In the last Treatise on Paleontology (Regnéll, 1966; Ubaghs, 1967d), the edrioasteroids were treated as a primitive group of the sub-phylum Echinozoa. This assignation was followed in the classifications proposed by Sprinkle (1973, 1980). Smith (1984) envisaged a higher-level classification of the echinoderms mainly based on the embryology and comparative anatomy of recent forms and phylogenetic classification, in which he included some fossil forms. In his analysis, he considered the edrioasteroids as a stem group of all the eleutherozoan echinoderms (asterozoans, ophiuorideans, and echinozoans), and excluded the genus Stromatocystites, considered as a probable ancestor of all the eleutherozoans. Smith & Jell (1990) reviewed the evolutionary relationships of the edrioasteroids without major changes. Recently, the Axial-Extraxial Theory (Mooi et al., 1994; David & Mooi, 1996, 1998a, b, 1999) refutes the homologies proposed by Smith (1990) between the ring of plates (marginals) along the perimeter of some asteroids and those found in certain edrioasteroids (sensu lato), and the latter are replaced to a basal stem-group position in the inferred cladogram. Nevertheless, the authors neither emended the diagnoses of different groups nor proposed another classification. The evaluation of these different theories and classifications are beyond the scope of this study; as a result, the class Edrioasteroidea will be arbitrarily treated without any assignation at the sub-phylum level.

The nomenclature and orientation terminology adopted below is based on Smith (1984) and presented in Fig. 18.

106



Fig. 18. (A) Nomenclature of edrioasteroid ambulacral flooring plates (based on Smith, 1984; hypothetic plate based on specimens observed herein). (B) Schematic cross-section through ambulacra showing flooring plates, and the inferred arrangement of the water vascular system (following Smith, 1984).

(A) Nomenclature des plaques ambulacraires inférieures d'édrioastéroïde (basée sur Smith, 1984; plaque hypothétique basée sur les spécimens observés ici). (B) schéma d'une section transverse de l'ambulacre, et reconstitution induite du système aquifère (d'après Smith, 1984).

#### Gen. et sp. indet.

## (edrioasteroid ambulacral flooring plates)

## Pl. XIX/1-Pl. XXI/12

*Material studied*: 7 ambulacral flooring plates coated and replaced by iron oxides and, secondarily, by apatite.

Description: Ambulacral flooring plates, highly variable in dimensions and proportions; sub-square to sub-trapezoidal in shape (825-1200 µm in width, 825-1300 µm in length); external side composed of abradial face (exposed externally between interambulacral and cover plates), adradial face, above which presumably lay radial vessel, and median area articulating ambulacral flooring with cover plates, and sharing two half-sutural pores (or sutural gaps) with adjacent plates; rectangular to trapezoidal abradial facet (210-500  $\mu$ m in width, 826-1300 µm in length), rough and flat to slightly convex, bounded by straight to slightly curved abradial edge, and straight adradial edge, forming an angle of about 90° with internal side and about 80° to 100° with external median area; median area with narrow to broad (up to 100 µm in width) cover-plate facet (with furrow at the base of which the primary cover plate presumably rests), occupying more than 2/3 of plate in width, and lining the abradial edge at about 80 to 100  $\mu$ m; semi-circular to semi-ovoid sutural gaps (300  $\mu$ m in diameter), bounded by vertical to slightly inclined wall, and surrounded by wide rim decreasing towards the perradial border; U-shaped depression to distinct pit for ligamentinsertion, separated from cover-plate and adradial face by faint to well-developed ridges, which mark low angles, and bounded laterally by rims surrounding sutural pores; wide adradial facet (250-450 µm in width, 825-1300 µm in length), smooth, flat to slightly concave, forming in this case small perradial channel, and bounded by straight to slightly angular perradial border; rounded perradial border (95 µm in height) joining external and
internal sides; internal side relatively smooth, generally flat abradially and curving perradially.

Discussion: Five different Cambrian edrioasteroid genera have been described (Smith, 1985): Cambraster Cabibel et al., 1958 (Middle Cambrian); Edriodiscus Jell et al., 1985 (lower Middle Cambrian); Stromatocystites Pompecki, 1896 (uppermost Lower-Middle Cambrian); Totiglobus Bell & Sprinkle, 1978 (lower Middle Cambrian); and Walcottidiscus Bassler, 1935 (Middle Cambrian). The morphology of the flooring plates is only known in detail from Cambraster, Stromatocystites, and Totiglobus. Even if this character has not been considered as diagnostic (see e.g. the variations within the genus Stromatocystites), it seems to be quite characteristic at least for the Cambrian forms. Similar ambulacral plates have been described by Durham (1993) in the helicoplacoid genera Waucobella Durham, 1967 and Westgardella Durham, 1993. In both genera, the flooring ossicles are arranged in an uniserial column, whereas in the edrioasteroids each ambulacrum consists of a biserial column of flooring plates. Unfortunately, the articulator facets or surfaces that could argue for one of these arrangements are undifferentiated on these disarticulated plates, even in well-preserved specimens. The unique specimens of the class Helicoplacoidea Durham & Caster, 1963 occur in Lower Cambrian strata of Laurentia (western United States). Moreover, the ambulacra of these echinoderms are uncovered (Durham 1967, 1993), and contrary to the edrioasteroids, their constitutive plates lack ligament-insertion pits. Finally, two specimens (among 116) of the ctenocystoid Jugoszovia archeocyathoides Dzik & Orlowski, 1995 have been described preserved in close association with larger thecal bodies, which exhibit two biserial ambulacra similar to those beared by the edrioasteroid. As suggested by Sprinkle (in David et al., 2000), these two fossils are believed to be a composite of pieces of an edrioasteroid and a specimen of Jugoszovia.

Only the edrioasteroids *Cambraster* and *Stromatocystites* are known from the Cambrian of Gondwanan Africa and Europe (Middle Cambrian; summarized *in* Lefebvre & Fatka, 2003). A possible indeterminate edrioasteroid from the Lower Cambrian of the Iberian Chains (NE Spain) has been reported by Liñán *et al.* (1996) but neither its description nor its illustration are still available. Thus, the plates described herein may be the oldest described up to now in this peri-Gondwanan area. The straight to slightly angular perradial border of the ambulacral plates described herein characterizes an almost linear perradial suture that could be homologous to the perradial suture of *Cambraster* (Cabibel *et al.* 1958; Smith, 1985). In addition, the similarity with the ambulacral flooring plate reported as *Cambraster* sp. by Jell *et al.* (1985: fig. 6L, p. 193) suggests their assignation to this genus. However, the detailed structure of the ambulacral flooring plates is quite similar in all known genera from the Lower Cambrian (except in *Stromatocystites walcotti* Schubert, 1919, where flooring plates bear paired lateral prongs on the inner face), and the incompleteness of the material does not permit us its complete assignation.

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 1 and 11 sections (Le<sub>1</sub>/27, Le<sub>11</sub>/13-16), High-Atlas, *Hupeolenus* to *Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

#### Class Stylophora Gill & Caster, 1960

*Diagnosis.-* "Homalozoan" echinoderm in which the body comprises theca and brachial appendage (aulacophore) but not stele, stem, or peduncule; theca depressed, thickening forward, with very distinct upper and lower faces framed by marginals; mouth intrathecal, at or near the proximal end of aulacophore; anus at opposite thecal extremity; aulacophore comprising three parts –a wide hollow proximal region, covered by imbricating

scalelike platelets or more generally by tetramerous rings, a median region consisting of a conical reducing piece (stylocone), and a distal region composed of a single series of ossicles; stylocone and ossicles of the distal region carrying a median groove, typically flanked by lateral depressions being both protected by movable cover plates (after Caster & Ubaghs, *in* Ubaghs, 1967b).

## Family Ceratocystidae Jaekel, 1901

#### Genus Ceratocystis Jaekel 1901

Diagnosis.- Theca with outlines not unlike those of pointed shoe; anterolateral corners protruding and thickened; right antero-lateral margin divided by median triangular spinal projection; posterolateral marginals horn-shaped; frame slightly differentiated from central covering; knobs on lower face of M2, M'2 and M'3, M3 with downward produced external edge; centrals few and not markedly smaller than marginals; upper thecal face characterized by triradiate ridge and short transverse ridge connected with spinal projection; adoralia 3, left and right, forming anterior thecal margin on both sides of aulacophore insertion and extending on both lower and upper thecal faces into narrow rim; median adoral located on upper thecal face only, its anterior edge with triangular median notch; slit-like opening emarginating lower margin of right adoral; anus unknown, probably located between two posterior horns; pores along sutures joining median adoral with right adoral, and right adoral and marginals M2 and M3 with contiguous supracentrals; single similar pore on anterior left thecal margin between M'2 and left adoral, and on lower face between left adoral and M'1; proximal region of aulacophore covered by imbricated scale-like platelets; median aulacophore furrow limited by narrow ridge; transverse channels indistinct and lateral depression slightly marked (after Ubaghs, 1967b: p. S548).

#### Ceratocystis? sp.

## Pl. XXII/1-Pl. XXVI/12

*Remarks.*- Even if numerous authors have considered the stylophoran echinoderms as primitive non-radiate echinoderms (Gill & Caster, 1960; Ubaghs, 1967b, c; 1975; Chauvel, 1981; Parsley, 1988; Sprinkle, 1992), the interpretation of their appendage as a feeding organ was rejected by Philipps (1979). Other authors treated them as 'calci-chordates' or primitive chordates still retaining an echinoderm stereomic skeleton (Cripps, 1991; Cripps & Dailey, 1994; Jefferies, 1968, 1986; 1997; Jefferies et al., 1987; Woods & Jefferies, 1992; among others). These different interpretations have led to numerous systematic classifications (Hyman, 1955; Ubaghs, 1967d; Jefferies, 1968; Smith, 1984; among others). The 'calcichordate' theory has been convincingly rejected (Ubaghs, 1975, 1981; Philip 1979; Kolata & Jollie, 1982; Sumral, 1997; Lefebvre, 2000a), and even recently replaced by another model: the 'Extraxial Axial Theory' (or EAT; David & Mooi, 1999; and references within). The EAT is a model for skeletal homology based on embryology and later ontogeny of extant echinoderm clades further applied to the extinct clades. One of the EAT application to the non-pentaradiate homalozoans proposes that the stylophorans were highly derived echinoderms close to the crinoids with which they constitute the 'Crinozoan Clade' (David et al., 2000; although the authors did not emend the classification of echinoderms) as was previously envisaged by Sumral (1997). The evaluation of the different suggestions cited above and the proposition of a new echinoderm classification are beyond the purpose of this work; as a result, the stylophorans are here considered as members of the Echinodermata and their supra-class position is left under open nomenclature.

In their revision of the order Cornuta Jaekel, 1901, Lefebvre & Vizcaïno (1999) considered the genus *Ceratocystis* Jaekel, 1901 as belonging to the stem-group of the Cornuta

112

Jaekel, 1901 and Mitrata Jaekel, 1918, and excluded it from the order, without any other assignation. As a result, this genus will be also treated herein as unassigned at the order level.



Fig. 19. Plate nomenclature (A) of upper (left) and lower (right) faces of *Ceratocystis* and orientation terminology (B) adopted in this study (after Jaekel, 1901; Ubaghs, 1967b,c; Lefebvre & Vizcaïno, 1999).

Terminologie des plaques (A) des faces supérieure (gauche) et inférieure (droite) de Ceratocystis et termes d'orientation (B) utilisée dans cette étude (d'après Jaekel, 1901; Ubaghs, 1967b, c; Lefebvre & Vizcaïno, 1999).

The plate nomenclature adopted below (Fig. 19) is based on Jaekel (1901), Ubaghs (1967b,c), and Lefebvre & Vizcaïno (1999); and the orientation terminology is that followed in the last Treatise on Invertebrate Paleontology (Ubaghs, 1967b), classically followed by most authors. Furthermore, a direct comparison is possible between the nomenclature followed here and that proposed by Jefferies & Prokop (1972, p. 78), in which the homologous plates (following Jefferies, 1969), received the same name (Lefebvre & Vizcaïno, 1999).

Studied material.- 5 almost complete stylocones, about 12 brachials (aulacophoral) distal elements, 1 left marginal plate  $M'_2(?)$ , and 1 median supracentral  $S_2(?)$ , coated and replaced by iron oxides.

Description.- Truncated half-cone-shaped stylocone (Pl. XXII/1-Pl. XXV/9), 0.85 to 3 mm in length, proximal diameter (750 to 1250 µm) about half distal diameter (1500 to 2250 µm); smooth lateral sides forming angle of about 10 to 15° with main axis, lateral and inferior sides rounded becoming slightly angular distally in some specimens, ornamented by small irregular net of 'meshes' up to 85 µm in diameter; proximal facet entirely occupied by concavity directed upward and toward the theca (about 85 % of proximal diameter), featuring a V-shaped notch in the proximal half (50 to 60 %) of the upper surface; upper surface relatively narrow (80% of distal diameter) composed of unraised median-furrow bounded by two lateral rims and flanked by two lateral depressions; large median furrow (up to 350 µm in width, about 35 % of upper surface), 50 µm in depth at distal end, deepening progressively proximally and leading to the proximal concavity; continuous narrow lateral rims (about 50 µm in width) partially extending to lateral border of proximal notch and without distinct transverse channels; lateral depressions irregular in width (50 to 150 µm wide at distal end), extending partially to the lateral border of the proximal notch, and bounded outwardly by an irregular ridge with convex and concave areas delimiting widenings (more distinct on larger specimens), crenulated aspect of ridge attenuating towards proximal end; subcircular distal facet truncated by upper surface at about 65 % of diameter, forming angle of about 90°.

Semi-cylindrical brachial (ossicle of aulacophoral distal region, Pl. XXV/10-Pl. XXVI/8), 350 to 600  $\mu$ m in length, wider than high (400 to 900  $\mu$ m in width, 200 to 450  $\mu$ m in height); smooth lateral sides, transversally rounded to slightly angular on flat specimens, concave longitudinally, ornamented by small irregular net forming meshes up to 15  $\mu$ m in diameter; flat subcircular to subelliptical proximal and distal facets with smooth, almost imperforated, central part (probably due to preservation), perpendicular to lateral sides and upper surface; proximal facet about 95 to 99% of distal facet in width, length/width ratio uncorrelated with width; upper surface with same organization than in aulacophore, composed

of an unraised median furrow bounded by lateral rims and flanked by lateral depressions; large median furrow, 35 to 60  $\mu$ m in depth and 100 to 200  $\mu$ m in width, 20 to 25 % of maximal width of brachial, bounded by lateral rim slightly diverging at their extremity; lateral depressions irregular in width (75 to 100  $\mu$ m as minimum) bounded outwardly by irregular ridge with convex area and concave zones delimiting widenings (more distinct on larger specimens) that do not occur symmetrically on the right and left sides of specimens.

Left marginal plate (M<sub>2</sub>L after Jaeckel, 1901 and Ubaghs, 1967c; M'2 after Lefebvre & Vizcaïno, 1999; plate f or r after Jefferies & Prokop, 1972; Pl.XXVI/9-Pl. XXVII-6) tetrahedral in shape (about 2.3 mm in length, 2 mm in width, and 1.2 mm in height) with subisosceles, triangular faces; inferior face about 2.3 mm in height; 2 mm in width, concave with maximum convexity lines joining vertices to centre of gravity of the triangular area, inferior face almost perpendicular with inner, adaxial facet (angle about 100°); adaxial facet delimited by convexe base (2 mm in length), almost straight left-upper side (about 1.2 mm in length), and right-upper side with concave asymmetric notch (sutural pore with left adoral ?); upper faces triangular, right-angled in shape (about 1.85 mm in height, 1.2 mm in width), highly concave, joined by a ridge (about 1 mm in height) lining from abaxial angle to adaxial face, with proximal notch (about 500  $\mu$ m in width; 225  $\mu$ m in depth) situated in its adaxial third; abaxial end (vertices) of the plate slightly folded downward; right lower-vertice of proximal face truncated to form a small triangular, almost equilateral facet (sides about 500  $\mu$ m in length), slightly inclined adaxially and downwards.

Median supracentral (S<sub>2</sub> after Ubaghs, 1967c; median centro-dorsal C<sub>M</sub> after Jefferies, 1969; unnamed *in* Jefferies & Prokop, 1972 and Lefebvre & Vizcaïno, 1999; Pl. XXVII/7-12), polygonal (1.5 mm in maximum width, 0.6 mm in height), almost T-shaped; lower surface smooth and slightly concave; upper surface raised into three ridges joining at the centre of the plate, where maximum height is reached; each ridge leading to a triangular to trapezoidal, vertical facet; direction of facets perpendicular to the axe of the relative ridge; border joining triangular facet, thin, arched outward between the smallest (about 160  $\mu$ m in height, 270  $\mu$ m in width) and medium-sized facets (about 250  $\mu$ m in height, 400  $\mu$ m in width), and inward between these facets and the largest one (about 360  $\mu$ m in height, 850  $\mu$ m in width).

Discussion.- All the stylophoran skeletons share the same basic organization of an aulacophore (appendage) inserted in a flattened theca framed by marginal plates. The stylocone is a conical reducing piece situated in the median region of the aulacophore, and admitted as diagnostic character of the class Stylophora Gill & Caster 1960 (after Caster & Ubaghs, 1967 in Ubaghs, 1967b). Even if the systematics of the stylophorans mainly focuses on the theca, the absence of transverse channels on the upper surface of its smooth stylocone is a unique feature of Ceratocystis among the Cornuta and the 'stem-group of Cornuta', as diagnosed by Lefebvre & Vizcaïno (1999). The absence of lower excrescences (crest, spine, blade, etc.) permits us to distinguish the stylocone of this genus from those of the Mitrata lacking transverse channels. Therefore, this character was envisaged as a diagnostic character of the monogeneric family Ceratocystidae (after Caster & Ubaghs in Ubaghs, 1967b), and it has been even considered as one of the "sixteen fundamental characters" for the cladistic analysis of the stylophoran echinoderms (Lefebvre & Vizcaïno, 1999). However, the material described herein differs from the extensive description of the stylocone of Ceratocystis pernieri Jaeckel, 1901 (type species of the genus), given by Ubaghs (1967c), in the median furrow that is not raised. Nevertheless, it is noticeable that this character was not considered as diagnostic for the genus. Therefore, these ossicles are assigned to the family Ceratocystidae, even if the incompleteness of the material does not permit us their definitive assignation to its single genus.

The brachials described share with the above-discussed stylocones the characters of the upper surface. This feature is expected for the different ossicles that form the median and distal parts of a cornute (*sensu lato*) aulacophore, as reported in *Ceratocystis* (Ubaghs, 1967c; Jefferies, 1969). As seen in this genus, the length/width ratio is quite different from one piece to another, and does not show any correlation with the width of the ossicles and, therefore, with their place along the aulacophore. The low angle of divergence of their lateral sides indicates that these brachials are part of an arm that slowly tapers towards its distal end, as does the carried median furrow. For these reasons, and due to the finding of only one type of stylocone (except some differences related to size and preservation), the aulacophoral plates described here are considered as natural assemblages belonging to a single species. In conclusion, the observed differences between the diameter of the distal facet of the stylocones and the facets of the brachials suggest that these ossicles formed the median and most distal parts of the aulacophore of a single ceratocystid species.

The theca of the ceratocystids, unlike that of later cornutes, was almost entirely covered by large plates and was characterized by a strong triradiate ridge on its upper surface. Two triangular marginals that form the right and left corners on the upper and lower sides of the theca bear the proximal extremities of the ridge (which can continue on the lower surface). These right  $M_2$  and left  $M'_2$  can be differentiated by the number of sutural pores (elliptical orifices) opening in their adaxial suture: the right marginal plate ( $M_2$ ) shares several thecal openings with right adoral ( $A_1$ ) and supracentral-3 ( $S_3$ ) plates, whereas no pores (*C. vizcainoi* Ubaghs, 1987) or one pore (*C. pernieri*, Ubaghs, 1967c), which is shared with the left adoral ( $A_2$ ), is described on the adaxial suture of the left marginal. The specimen described above shares with the plates described by Ubaghs (1967c, 1987) the global triangular shape, the ridge of the upper face, the small folded abaxial-extremity, and other main features, such as the possible presence of an elliptical pore (?) on the left part of the adaxial border, or the small

triangular facet observed at the right lower vertice of the plate, which can be interpreted as an articulation facet with either supracentral  $S_4$  or left marginal M'\_3 as seen in previously described species. However, the plate described herein is more symmetrical (at least in its abaxial part), more lengthened, less massive, bears an interrupted ridge, and is smaller. Nevertheless, due to the presence of brachial ossicles of ceratocystids in the same strata and its morphological characters, this plate is interpreted as a left-marginal plate M'\_2 of an unknown species of the genus *Ceratocystis*. Even if the plate is smaller than those previously described in *Ceratocystis*, the same conclusion is assumed for the supracentral plate, in which the 3 branches of the ridges join together. The outwardly arched side of the plate described above can be interpreted as the suture between the supracentral plates S<sub>2</sub> and S<sub>5</sub> (as seen in the lectotype of *C. pernieri*, N. M. 22123, housed in the Národni Museum, Czech Republic, illustrated in Ubaghs, 1967c) oriented toward distal end, and other facets and border parts interpreted as the sutures with surrounding plates (S<sub>1</sub>, A<sub>m</sub>, S<sub>3</sub>, S<sub>7</sub>, S<sub>6</sub> clockwise).

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

Stereom microstructure (Pl. XXII/10-Pl. XXV/9).- The endoskeletal elements that form the test of echinoderms are composed of a calcite three-dimensional mesh of trabeculae named stereom. Under optical microscopy, this calcareous tissue behaves as a single crystal. This crystallographic property is one of the most important features of the phylum and, therefore, has served to establish the unity of the group (Ubaghs, 1967d), even if the genus *Arkarua* has been described by some authors as a 'stereomless' soft-bodied Ediacarian echinoderm ancestor (Gehling, 1987; Smith, 1990; Smith & Jell, 1990; Mooi & David, 1997; David & Mooi, 1998a, b; see also discussion by Sprinkle & Guensburg, 1997), and the vetulocystids (Lower Cambrian of Chengjiang, China; Shu *et al.*, 2004) have been described as the most primitive echinoderms, without calcite plating, related to the vetulicolians (Shu et al., 2001; Smith, 2004). The identification of a stereom has allowed the recognition of abundant isolated echinoderm ossicles in the Early and Middle Cambrian fossil record by thin section under the microscope or extracted by etching from the calcite matrix. Even if these multiplated organisms underwent rapid post-mortem disarticulation, their plates constituted a generally well-developed endoskeleton, which is by definition mesodermal in origin and covered by dermis during life. Hence, all the interconnecting pores and canals of the mineralized network were filled with a connective organic matter named stroma. Different studies of the stereom have been made on recent and fossil material of taxa such as the echinoids (Smith, 1980), crinoids (Roux, 1970, 1971, 1974, 1975, 1977; Macurda & Meyer, 1975; Macurda et al., 1978), and ophiuroids (Macurda, 1976), in order to analyse the wide variety of ossicle framework and stereom microstructural organization. These studies concluded that the stereom diversity is the product of different interacting factors such as phylogeny, ontogeny (rate of growth), associated soft tissues and environmental factors, and that the most important application of the stereom microstructural analysis is in the identification of associated soft tissues. Moreover, the similarities observed between these different taxa were obvious, suggesting that the results of these studies can be applied to any group of fossil echinoderm (Smith, 1980). The described echinoderm moulds from shales and muddy carbonates of the so-called Cambrian 'taphonomic-windows' or Lagerstätten prevent from precise studies of their stereom microstructure, whereas this is made possible in this work due to the exceptional replacement by iron oxides of the originally calcite *Ceratocystis*? stylocones from the Brèche à Micmacca of the Lemdad valley (High-Atlas, Morocco). *Ceratocystis* is the oldest and most primitive described stylophoran echinoderms (Lefebvre & Vizcaïno, 1999). Another well-differentiated cornute from the lower Middle Cambrian of Utah still remains undescribed (Robinson & Sprinkle, 1969; Sprinkle 1992; Ubaghs, 1975).

*Ceratocystis* has been recorded from the lowermost Middle Cambrian of Morocco (herein), lower Middle Cambrian of Sweden (Franzén-Bengtson, *in* Berg-Madsen, 1986; Ubaghs, 1987), and the uppermost Middle Cambrian of the Montagne Noire (southern France; Ubaghs, 1987) and Bohemia (Pompeckj, 1896; Ubaghs, 1967c, 1975; Jefferies, 1969). This genus might also be present in the Middle Cambrian of Spain (Gil Cid & Domíngez Alonso, 1998) and Sardinia (Loi *et al.*, 1995). The study of the stereom microstructure, focused for the first time on stylophoran echinoderms, is aimed to test the paleobiological interpretations of the broad skeleton morphology of the arm of primitive cornutes (*sensu lato*) in order to offer a comparison for future studies of other primitive echinoderms.

Even if the aulacophoral median ossicles of *Ceratocystis*? are not the most abundant debris in the limestones of the Brèche a *Micmacca*, a few slightly broken or incomplete specimens where selected for plate-construction study and stereom analysis. These ossicles were sectioned sub-axially (longitudinally, Fig. 20A; Pl. XXIV/4-Pl. XXV/9), and transversally close to the connection of the median furrow with the proximal concavity (Fig. 20B; Pl. XXIII/1-XXIV/3) or in their proximal concavity (Fig. 20C). Because of the size and weakness of the material, and due to the importance of the third dimension in such a study, the ossicles were not ground smooth in order to facilitate their description, as made in previous works on echinoids (Smith, 1980) and were directly observed via scanning electron microscope.

The stereom microstructure is highly variable in the Echinodermata and the definition of a new type of stereom always possible, especially from this (oldest) studied material. Nevertheless, it seems more convenient in the aim of comparability to use the stereom nomenclature and terminology defined by successive authors since the first attempt by Becher (1914). Smith (1980) recapitulated and completed this nomenclature. As a result, he defined 7 stereom extensive-constructions (rectilinear, microperforate, laminar, galleried, fascicular, labyrinthic, and retiform stereoms), and 3 single-layered stereoms (simple perforate, irregular perforate and imperforate stereom). A particular attention will be given to the description of the originality and the differences of the studied stereom microstructure. The terminology proposed by Smith (1980) will be applied herein to analyse the stereom by thin-section. For a given stereom section, we will name  $\bar{A}$  the average maximum diameter of the pore, and T the average minimum trabecular thickness. As envisaged by Smith (1980: pp. 12, 41-42)  $\bar{A}$  can be used as an indicator of the stereom coarseness (coarse:  $\bar{A}$  more than 25 µm; medium:  $\bar{A}$  from 10 to 25 µm; fine:  $\bar{A}$  less than 10 µm) and  $\bar{A}/T$  as a measure of the trabecular density (compact:  $\bar{A}/T$  less than 1; dense:  $\bar{A}/T$  from 1 to 2; open:  $\bar{A}/T$  from 2 to 4; sparse:  $\bar{A}/T$  more than 4). However, the reduced number of measurements does not permit us to compare quantitatively these values.

*Microstructural description.*- The plate construction of the described stylocone can be divided into 5 distinct fields (numbered from 1 to 5 in Fig. 20) of dense-stereom microstructure. The three first fields are arranged in concentric layers around the median furrow of the upper surface (Pl. XXIII/3). The two last ones are inserted in or juxtaposed in this general structure. All stereom fields open to the stylocone surfaces, even if an external layer, which may be primary or secondary (diagenetic) in origin, can be described coating some parts of the specimens. The measurements reported below correspond to the specimens figured in plates XXIII/1 to XV/9.



Fig. 20. Interpretative schemes of the stereom microstructure of *Ceratocystis*? sp. stylocone in longitudinal (A), and transverse (B, C; planes of section indicated in A) sections; highly calcified strip, which origin remain debatable have been arbitrary omitted.

Schémas interprétatifs de la microstructure du stéréome du stylocone de Ceratocystis ? sp. en section longitudinale (A) et transversale (B, C, plans de sections indiqués en A); les bandes hypercalcifiées, dont l'origine reste discutable, ont été arbitrairement omises.

(1) <u>Irregular labyrinthic stereom</u>. This microstructure occurs in both transverse and longitudinal sub-axial sections, and was precipitated in the inner layer of the ossicle along and around its median furrow. Transversally, it forms a central circular area (about 200  $\mu$ m in diameter, 20 % of distal diameter of the ossicle) branching upward to line the wall of the median furrow (50 to 80  $\mu$ m in width, about 7 % of the upper surface in width). Sub-axially, it forms a regular band underlying the median furrow from proximal to distal parts, its height diminishing under the oblique aperture of the median furrow and near the distal facet (above the galleried stereom, see description below). This irregular labyrinthic stereom is composed of large, irregular ovoid pores (from 10 to 25  $\mu$ m in diameter), bounded by a three-

dimensional tangle of medium-size trabeculae (10 to 20  $\mu$ m). The average maximum diameter of the pores ( $\bar{A} = 10$  to 25  $\mu$ m) characterizes a medium stereom-coarseness and the trabecular density ( $\bar{A}/T = 2$  to 4) an opened stereom (named after Smith, 1980). Although this structure is very irregular, it is denser in its central part, where the trabecular intersections are more swollen, and becomes more opened laterally to the median furrow.

(2) <u>Thin labyrinthic stereom</u>. Although this construction bounds the irregular labyrinthic-inner stereom, it is not restricted to the distal part of the ossicle but expands on the inner face of the proximal concavity. Transversely, it forms a thin peripheral layer (about 50  $\mu$ m, 15 % of the upper surface in width, 10 % of the distal-plate diameter), which widens towards the upper surface of the ossicle. Longitudinally, this stereom extends from the proximal end of the galleried stereom (see below) to the proximal border of the median furrow, where it widens (up to 100  $\mu$ m) turning down to coat the surface of the proximal concavity (50  $\mu$ m thick in the most proximal part). The thickness of the trabeculae varies from 5 to 10  $\mu$ m, though few struts are about 1.5  $\mu$ m in diameter. The quite well-rounded pores have a diameter ranging from 7.5 to 10  $\mu$ m, rarely 15  $\mu$ m. This characterizes a fine to medium, dense to open stereom structure.

(3) <u>Radiating galleried stereom</u>. This fabric occurs in the peripheral walls of the ossicles from distal to proximal ends. Its thickness is regular, but diminishes around the distal field of the galleried stereom (see below) and the proximal concavity. This thick layer (from 50  $\mu$ m around the proximal concavity to 500  $\mu$ m, 70 % of the distal plate in diameter) is composed of long, sub-parallel, rarely branching, radiating trabecular rods (perpendicular to the surface of the ossicle), the diameter of which progressively increases toward the periphery (from 15  $\mu$ m in the internal part to 40  $\mu$ m close to the lateral sides). Smaller struts (up to 15  $\mu$ m, rarely 25  $\mu$ m at the periphery) interconnect the main rods, producing cylindrical passages parallel to the roads. Viewed parallel to the galleries, the pores appear in an irregular

polygonal to circular arrangement. Transversely to the galleries, the struts form lateral rounded pores (passageway between galleries, 12 to 25  $\mu$ m in diameter). The lateral pore alignments seem to be more developed than those indicated by Smith (1980) in the definition of the galleried-stereom microstructure, which was based on observations of echinoid plates and older works focused on diverse groups (e.g. crinoids). Due to the radiating arrangement of the rods, the coarseness of the fabric is quite difficult to estimate as it successively belongs to medium (almost fine) and coarse categories of stereom coarseness arranged in a centrifugal pattern. Nevertheless, different meshes show a proportional growth, so that the trabecular density is approximately the same along radiating meshes (dense stereom fabric).

(4) <u>Compact labyrinthic stereom</u>. This framework displays a triangular surface (about 250  $\mu$ m high, 100  $\mu$ m maximal width, occupying about 100 % of lateral depression in width), laterally to the median furrow, inserted obliquely between the irregular labyrinthic stereom and the thin labyrinthic stereom, and leading to the lateral depressions described on the upper surface of the ossicle. This field is not recognizable on sub-axial longitudinal sections, on more lateral longitudinal sections this field reaches the distal facet just above the galleried stereom. As in the previously described stereom, the pores (up to 20  $\mu$ m in diameter) and meshes (up to 30  $\mu$ m), which constitute this field, grow from inner to outer parts, constituting a compact structure. The stereom coarseness is poorly applicable in such radiating structures, but the trabecular density, which is a ratio measurement, seems to be more widely applicable and useful for the description and comparison of stereom microstructures by section.

(5) <u>Galleried stereom</u>. On longitudinal section, an additional field of stereom microstructure can be described at the distal end of the stylocone. It is triangular in shape, with a vertical side reflecting the distal articulation facet of the stylocone. It is made up of parallel trabecular roads (10  $\mu$ m) interconnected by struts (5 to 7  $\mu$ m) in such a way to produce cylindrical galleries perpendicular to the distal surface. The lateral pores (about 5

 $\mu$ m), bounded by the struts, do not show any well-developed alignment, giving to the structure an irregular appearance at high magnification. The rods (75 to 200  $\mu$ m in length) are sometimes misaligned and branched at the inner part of the field, probably in accordance to disturbed rates of growth (Smith, 1980). This galleried stereom is medium in coarseness and dense.

In addition to the stereom fields described above, a perforated stereom layer(?) seems to cover the radiating galleried -stereom at the periphery of the ossicle, adding a broad ornamentation to this surface. Highly calcified strips (imperforated stereom layer?, plate XXV/9) are recognized covering the lateral rims of the median furrow and/or the lateral ridges in some sections. These strips may be extensions of a compact labyrinthic stereom or, more probably, a secondary structure derived of this almost imperforated stereom.

Discussion.- Despite the disarticulated nature and incompleteness of the echinoderm remains, the exceptional quality of the iron-oxide replacement of their originally calcite skeleton permitted their extraction after etching and to undertake the first study of a stylophoran-stereom microstructure based on identified ceratocystid stylocones. As stated above, the most important implication of this study is the identification of the associated soft-tissue setting (disappeared after decay) for what the results of study on extant groups can be applied (Smith, 1980), even if the influence of the ontogenic patterns and environmental controls are undeniable. The description made above reveals that the stylocone microstructure of *Ceratocystis*? displays a relatively wide variety of stereom patterns. However, except in one case (distal galleried stereom), all the other observed surface stereom microstructures are simple projections of the internal structures. Even if little is known about the ontogeny and growth patterns of the stylophorans, this structure implies a relatively simple mode of growth around the median furrow of the stylocone compared to the complex organization of the echinoid and some crinoid plates. The progressive growth of meshes and pores in the

radiating galleried stereom and compact labyrinthic stereoms, and the absence of growth lines may be interpreted as a relatively stable rate of growth of the external part of the ossicle, even if some irregularities and branching observed in the galleried stereoms can be related to ontogenic stresses. Comparing qualitatively the described specimens, the axial growth of the distal galleried-stereom field seems to be slower than that of other stereoms. Nevertheless, both clues for growth of the more internal structures and sufficient data are not yet available to undertake quantitative analyses.

The highly diversified patterns of stereom microstructures allow us to test the actual hypothesis of functional morphologies of the cornute stylocone by homology of its stereom *vs.* stereom associated with soft tissues in extant groups (see references above).

The distal and proximal facets definitively show two distinct microstructural features related to two different types of articulations. The flat, poorly developed, distal facet is made up of a small galleried stereom perpendicularly arranged to the surface. In extant groups, this framework is always found associated with long bundles of collagen fibres that form sutural fibres of the plate. In the echinoids, these ligaments are about 4 to 12  $\mu$ m in diameter and penetrate up to 150  $\mu$ m into the galleries. These observations correspond with the diameter and length of the galleries observed herein, even if the length of such galleries does not reflect the depth of penetration of fibres. Whereas some observations of enrolled distal portions prove that the flexibility of cornute appendages increased distally (Ubaghs & Robison, 1988; Sumrall & Sprinkle 1999), the repartition of the galleried-stereom fields on all the articulation areas and the poorly developed distal surface confirm that the distal articulation between the stylocone and the first brachial may be rather rigid ligamentary articulation, as was previously suggested for the whole median part of the aulacophore (Jefferies & Prokop, 1972; Ubaghs, 1967b,c; 1981; Kolata & Jollie, 1982; Parsley, 1988; Lefebvre, 2003). In contrast, the thin layer of labyrinthic meshwork coating inward the proximal concavity would be in accordance

with the surface attachment of powerful muscles housed in a highly flexible proximal aulacophore (e.g. Philip, 1979; Ubaghs, 1981; Kolata & Jollie, 1982; Parsley, 1988), as described in comatulid crinoids (Macurda & Meyer, 1975; Lane & Macurda, 1975) and some echinoids (Smith, 1980). This structure expands to the border of the median furrow, which folds downward and ends at the proximal notch. The absence of a prolongation of the stereom structure associated with the median furrow, which is supposed to support the radial water vessel with other coelomic components and epithelial structures such as nerves (Ubaghs, 1967b; Nichols, 1972; Parsley, 1988; Sumrall, 1997; David et al., 2000) rejects the presence of a radial water canal on the floor of the ossicle; on the contrary, the homogeneity of the stereom structure in the median furrow and the proximal concavity, in accordance with the muscular attachment, does not mean that the mouth rested in the proximal concavity of the stylocone (Parsley, 1991; David et al., 2000). The radiating galleried stereom is a quite specific structure of Ceratocystis? if not of all the stylophorans. As argued by some authors (Ubaghs, 1967c; Jefferies, 1969; Lefebvre, 2003), the dense microstructure reported here at the periphery of the stylocone may be a reinforcement of the ossicle wall, suggesting that the aulacophore was laying over or slightly embedded (with its upper part emerging) in the sea floor (silty in Bohemia, where the type species and the best known representatives of the genus Ceratocystis pernieri are relatively abundant) almost all the life.

The stereom microstructures of the external and articulation surfaces confirm most of the previous interpretations of functional morphology of the ceratocystid stylocone. However, the distribution of the stereom fields on the upper face of the ossicle raises some questions: if the lateral depressions supported lateral branching of the radial-water vessel we would expect to have a quite homogeneous stereom construction in and between these areas, even if the coelomic epithelium may overlie a broad range of stereom types. In contrast, the upper surface of the stylocone shows a complex pattern of stereom repartition that should be

explained in terms of associated soft tissues and function. The irregular labyrinthic stereom does not expand to the lateral depressions where a compact labyrinthic stereom (almost imperforated in surface) occurs. According to the previous description, this compact fabric and the possible imperforated strips on the ridges of the upper surface, which could be interpreted as a direct articulation structure between the stylocone and the cover plates, should be located (only) in the concavities formed in the external ridge of the upper face, where the cover plates are suggested to articulate. In addition, if the strips on rim and ridges are considered to be primary in origin, the described upper surface does not a priori show any muscle or ligament insertions (necessary to maintain articulation with cover plates) other than the upper projections of the thin labyrinthic stereom. Muscle attachment in this area would be in accordance with the most frequently observed wide-opened cover-plates (Lefebvre, 2003; Ubaghs, 1981), although these muscles would have been useful for predation. Nevertheless, these plates are preserved narrowly opened or tighly closed in mitrate appendages (Chauvel, 1981; Philip, 1979; Jefferies, 1986; Kolata & Jollie, 1982; Lefebvre 2003; Parsley, 1988). As envisaged by Lefebvre (2003), this difference of preservation could be interpreted in terms of functional morphology, as contrasted mechanisms were possibly involved in the articulation of cover plates in cornutes and mitrates. In conclusion, even if the study of the stereom microstructure of the ceratocystid stylocone improves our knowledge of these echinoderms, the precise location of the stereom microstructures along the upper surface of the stylocone and study of the cover-plate morphology in both cornutes and mitrates would improve the paleobiological interpretation of the stylophoran aulacophore.

The ceratocystids had been previously reported from Bohemia in stylophorandominated, shallow-water environments below the storm-wave base (Ubaghs, 1967c; Jefferies, 1969), and from some other localities outside Bohemia in low-energy, distal settings (e.g. Ubaghs, 1987). Due to the peripheral reinforcement of the stylocone and the strong

protuberances described on the lower surface of the theca, it is supposed that the ceratocystids were capable of colonizing more energetic, shallower environments that previously described. The Ceratocystis? remains from the Brèche à Micmacca derived from washing and reworking of skeletons and other allochems from the surrounding seafloor generated low-angle shoals under high-energy conditions (Álvaro, 2002). This suggests that these primitive, low-level suspension feeders could colonize mixed carbonate-siliciclastic substrates above the stormwave base. In these environments the echinoderm colonies episodically suffered the influence of storm events that disarticulated the multiplated skeletons. As a result, the knowledge of the echinoderm biodiversity across the Lower-Middle Cambrian transition, which is mainly based on scattered, complete specimens from low-energy, shaly environments, is directly linked to taphonomic biases. The outcrops of echinoderm-dominated coquinas and pavements with exceptional preservation (due to special diagenetic processes), such as those of the Brèche à Micmacca in the Lemdad valley of the High-Atlas (Morocco) should be also considered as taphonomic-windows: they give key systematic information (even incomplete) related to the paleobiodiversity fluctuactions and the paleobiological knowledge of the echinoderms of the Lower-Middle Cambrian transition.

#### **Order Mitrata? Jaekel, 1918**

*Diagnosis.-* 'Stylophora with asymmetrical to bilaterally symmetrical outlines; oroanal axis approximating or coinciding with main axis; lower thecal face plane or slightly concave; upper thecal face invariably convex; both thecal faces covered by relatively large plates; marginals not very distinct from centrals, never carrying knobs or protuberances on their lower side; no zygal, but generally an intrathecal septum in corresponding position on floor of thecal cavity; adorals covering more or less large area on upper surface; right adoral pierced (in Mitrocystites only) by slit-like opening; one or two pairs of pores present in some genera on lower or anterior thecal face; stylocone with aboral knob or spine; median furrow in deep groove, with lateral depressions slightly marked, if at all; cover plates not imbricating in extended position of aulacophore' (after Ubaghs, 1967b).

## Family, gen. and sp. indet

## (brachial ossicles)

#### Pl. XXVIII/1-Pl. XXIX/12

Studied material.- 10 brachial (aulacophoral) distal elements coated and replaced by iron oxides.

Description.- Semi-cylindrical, bilaterally symmetrical aulacophoral ossicles (brachials), 575 to 1000  $\mu$ m in length, 600 to 900  $\mu$ m in width, and 500 to 900  $\mu$ m in height, ca. as high as wide, and generally as long as wide, but without any obvious correlation between these measurements; lateral sides almost parallel longitudinally, smooth, transversely rounded to almost straight, and joined on the lower side by slightly to well-developed, blade-like excrescence; lower excrescence leading distally to faint to well-developed, rounded to triangular (up to 300  $\mu$ m in length), aboral projection; upper surface highly concave, composed of a median furrow (up to 100  $\mu$ m in depth), sunk between high lateral wall (up to 50 % of ossicle in height), bordered by fine, slightly developed ridges, and flanked by variably developed lateral depressions; no transverse channel described between median furrow and lateral depressions; proximal and distal face forming slightly to well-developed articulations; best-preserved specimen (PI. XXVIII/1-6) showing articulations with unpaired median salient (corresponding to the floor of upper median-furrow) rounded outward on distal

face and slightly inward on proximal face, and flanked by two small, almost vertical lateral facets, above a large, crescent-shaped concavity (dorsal fossa),

Discussion.- The bilaterally symmetrical ossicles described above can be interpreted as parts of an uniserial arrangement, which is the most striking characteristic of the aulacophoral median and distal parts in the stylophorans. This character, common in arms (e. g. crinoidal arms), permits us to differentiate them from biserial brachioles-appendages of the homoiosteleas (solutes) and blastozoans, and from tripartite appendages (stele) of homoiosteleas (David et al., 2000; Parsley, 1997; Ubaghs, 1981) and homosteleas (cincta, Ubaghs, 1971). In addition, the sunk median furrow flanked by two lateral depressions on their upper side, both with aboral blade-like knobs on the lower surface are considered as diagnostic characters of the appendage of the mitrate stylophorans (Ubaghs, 1967; see above). Although the knobs on the lower surface of the brachials of mitrates are generally variable along the arm, the ossicles described herein could be separated by the degree of differentiation of their articulation: from flat and relatively rigid (following Ubaghs, 1961; Lefebvre, 2003), cornute-like articulation to highly differentiated and probably flexible upward and laterally as often encountered in mitrates (e. g. Barrandeocarpus jaeckeli Ubaghs, 1979). However, these ossicles are most probably part of a complex distal aulacophore, in which rigid and flexible parts alternate. Previous oldest occurrences of mitrates were found in the Early Ordovician (Domínguez et al., 2002, genus Lobocarpus Ubaghs 1998 from the Late Cambrian erroneously assignated to the order Mitrata by Vizcaïno & Lefebvre, 1999: fig. 1; but correctly placed within the cornutes in the text). The absence of transverse channels between the median furrow and the lateral depressions is shared by Peltocystis cornuta Thoral, 1935 (type species of the suborder Peltocystida Jefferies, 1973; Saint-Chinian Formation, early Arenigian, Montagne Noire, France; Vizcaïno & Lefebvre 1999; (?)Tremadoc following Domínguez et al., 2002) and Lagynocystis pyramidalis (Barrande, 1887; type species of the

suborder Lagynocystida Caster, 1952; Sarka Formation, Llanvirn, Bohemia). The latter also shares with the new form the shape of the knobs on the lower surface with aboral projection, whereas this character differs from the genus *Vizcainocarpus* Ruta, 1997 (Tremadocian, Shropshire, England: Lefebvre, 2000b; early Arenigian, Montagne Noire: Ruta, 1997) and other members of the suborder Mitrocystitida Caster, 1952. In conclusion, the ossicles described herein are considered to belong to a single unknown species, probably belonging the stem-group of the mitrates. Nevertheless, neither corresponding stylocone nor other thecal-plates have been identified from the related strata. Therefore, it seems more convenient to avoid the erection of a new genus and species. **1** 

1Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

#### Subphylum Blastozoa Sprinkle, 1973

*Remarks.*- The blastozoan echinoderms are extinct 'pelmatozoan' echinoderms having a globular or flattened multiplated calyx bearing characteristic, erect, biserially plated, food-gathering appendages named brachioles. They are generally attached to the seafloor by a stem or multiplated-holdfast attachment appendage. Thecal-opening (a respiratory structure) is present in most forms and consists either of sutural pores (epispires of eocrinoids) connecting to the interior, thin calcified folds located suturally and opening to the exterior through the overlying plates, or thecal pores (considering that the diploporita belong to the subphylum). The subphylum contains at least 5 classes: Blastoidea, Diploporita, Eocrinoidea, Rhombifera and Parablastoidea.

## **Class Eocrinoidea Jaekel, 1918**

*Diagnosis.*- Early blastozoan echinoderms having an irregularly adjacently or imbricately plated calyx with or without epispires (sutural pores), an irregularly multiplated holdfast or a true stem as an attachment appendage (except *Lichenoides*), a primitive ambulacral system bearing normal or modified brachioles, and usually little pentameral symmetry. The calyx is more or less globular or else flattened, and plated with numerous irregularly arranged adjacent or imbricate plates (after Sprinkle, 1973).

*Remarks.*- Broadhead (1982) rejected all species without epispires from the eocrinoids. Nevertheless, as noted by Smith (1984), all workers agree in the fact that the eocrinoids are the most primitive (paraphyletic) group of blastozoans. Therefore, the removal of the forms without epispires from the eocrinoids is not helpful, neither for the comprehension of the relationships among the primitive blastozoans nor for a better classification of the rejected taxa (which was not approached by Broadhead). As a result, the definition given by Sprinkle (1973, 1980) will be followed here.

## Family Rhopalocystidae Ubaghs, 1967a

Discussion.- The Family Rhopalocystidae was erected based on the genus *Rhopalocystis* (type species: *Rhopalocystis destombesi* Ubaghs, 1963). Valid species are *R. destombesi* Ubaghs, 1963, *R. grandis* Chauvel, 1971, *R. zagoraensis* Chauvel, 1971, *R. fraga* Chauvel, 1971, *R. havliceki* Chauvel, 1978, *R. dehirensis* Chauvel & Regnault, 1986, and *R. lehmani* Chauvel & Regnault, 1986. These are all early to late Tremadocian in age (Chauvel & Regnault, 1986: fig. 2) and were based on more or less articulated specimens preserved as internal and external moulds in shales and siltstones, which were studied through latex casts.

As a result, the original diagnosis of the genus (after Ubaghs, 1963; summarized in Ubaghs, 1967a: p. S481) lacks description of an inner cavity, information available herewith in silicified ossicles: 'Theca club-shaped, thick walled. Basal ossicle very thick, cup-shaped, infralaterals 4, pentagonal or hexagonal, largest plates of the theca; laterals 6, hexagonal or heptagonal; perradial series of 4 or 5 plates each (one radial and 2 or generally 3 supraradials); interradial areas typically resting on laterals, composed of 4 or 5 rows of interradial; CD interray larger than others, asymmetrically divided by a column of extra plates (anals). Peristome central, subpentagonal. Periproct with small anal pyramid. Ambulacra occupying a small stellate area around the oral pole, each one composed of 3 to 6 brachioliferous endothecal plates. Brachioles 20 to 30'. Ubaghs (1963) exhaustively listed the characters of the three parts of articulated eocrinoid skeletons: column, theca (with a single basal ossicle), and brachioles, and used them again in the Family diagnosis (Ubaghs, 1967a). By contrast, only the basal part of the theca is available in the Iberian ossicles described below, even if other eocrinoid plates and ossicles (columnals?) are common in thin section (Pl. II). The plates described below are not probably *Rhopalocystis* although morphological differences are not significant, e.g. lower size, lack of other thick thecal plates from rest of the theca, and age difference (Early Cambrian vs. Tremadocian). Nevertheless, the characters described in the new species share those of the basal ossicle of *Rhopalocystis* but none of the few eocrinoid genera known from the Cambrian. Furthermore, since the material collected is incomplete, it is referred to under open generic nomenclature. As a result, it is necessary to question the generic assignation of the new species described herein until more material permits to improve this uncertain assignation.

The nomenclature and orientation followed below is that used in the last Treatise on Invertebrate Paleontology (Ubaghs, 1967a: p. S458) and in the original description of *Rhopalocystis destombesi* Ubaghs, 1963. As the pieces described below are not elements from

134

the oral part, but the basal circlet of a stemmed eocrinoid, the terms proximal and distal are used herein for features toward or away from the plane separating theca and stem (Fig. 21).



Fig. 21. Interpretative reconstruction of the basal ossicle of (A) *R*.? *mesonesensis* 1: longitudinal section; 2: distal facet; 3: proximal facet); (B) *R*.? cf. *mesonesensis* (1: lateral side; 2: oblique view of lateral side and distal facet; 3: proximal facet); (C) Gen. et sp. indet. (lateral side) Abbreviations: c.: cavity; c.a.: canal axial defined by Ubaghs (1963) as internal cavity (i.c.) of the basal ossicle; c. f.: crenulated distal-facet; d. f.: distal facet of articulation between the basal ossicle and the infralateral plates; f. c?: proximal part interpreted as the first columnal which might be fixed to or included into the basal ossicle of the theca; l. p.: lateral pores; r.: ridges visible in several specimen at the inner face of the axial canal; s. i.: proximal surface of insertion of the columnal to the theca; s. r.: sutural ridge corresponding to the attachment of the infralateral plates to the basal ossicle and to each other, the grooves at the top of which could be interpreted as epispire (?, ep.).

Reconstitution interprétative de la pièce basale de (A) *R.? mesonesensis (1: section longitudinale; 2: facette distale; 3: facette proximale); (B) R.?* cf. *mesonesensis (1: vue latérale; 2: vue oblique de la face latérale et de la facette distale; 3: facette proximale); (C)* Gen. et sp. indet. (vue latérale). Abréviations : c. : cavité ; c. a. : canal axial défini comme cavité interne de la pièce basale par Ubaghs (1963) ; c. f. : facette distale crénelée; d. f. : facette distale de l'articulation entre la pièce basale et la plaque infralatérale; f. c.? : portion proximale interprétée comme la première columnale fixée ou incluse dans la pièce basale de la thèque; l. p. : pores latéraux; r. : crêtes visibles sur la paroi interne du canal axial de plusieurs spécimens; s.i. : surface proximale d'insertion de la columnale sur la thèque; s. r. crêtes suturales correspondant à l'attachement des plaques infralatérales sur la pièce basale et entre-elles, les sillons au sommet desquels pourrait être interprété comme épispire (?, ep.).

#### Rhopalocystis? mesonesensis n. sp.

Pl. XXX/1-Pl. XXXI/12, Fig. 21A

*Etymology.*- From Mesones de Isuela, a village of the Iberian Chains (NE Spain), close to which the species was discovered.

Holotype.- MPZ 17070 (Pl. XXX/1-4)

Studied material.- About 25 specimens preserved as secondarily silicified, complete or broken ossicles.

*Diagnosis.*- Cylindrical to barrel-shaped, basal ossicle with hourglass-shaped axial canal, rounded proximal part with central depressed area; flat distal facet, ridge bounding the proximal opening of the axial canal from which 4 to 6 gutter-shaped branches diverge radially.

Description.- Cylindrical to barrel-shaped basal ossicle, circular in transverse section, sub-square to semi-elliptic in longitudinal section, with convex lateral sides, flat distal-facet, proximal part rounded with central depressed circular area; width (1.5 to 2.5 mm) equal or higher than height (0.75 to 2.5 mm); hourglass-shaped circular axial canal divided into two conical parts connected in the third to half way to proximal facet, minimal lumen about 0.25 mm in diameter, 0.5 to 0.75 mm at its distal opening (about 25% to 30% of the flat superior facet in diameter), 0.5 to 1.25 mm at its proximal opening (depressed rounded area); proximal part of the canal ringed by 2 or 3 peripheral 'septa' in some specimens; the distal opening of the canal is bounded by a ridge (up to 200  $\mu$ m high and about 50  $\mu$ m width) from which 4 to 6 gutter-shaped branches (about 20  $\mu$ m wide) diverge in radial symmetric pattern; inner cavity with triangular to semicircular outline in longitudinal section surrounding axial canal; wall about 200 to 300  $\mu$ m thick in its lower part. A stereom-like microstructure can be outlined on the surface of some specimens. The pores of variable diameter (10 to 40  $\mu$ m) are not aligned,

but the external surface shows oblique alignment of ridges. Possible plate sutures are not visible.

*Discussion and comparison.*- The general shape and radial symmetry of these specimens and the presence of a stereom-like framework are typical echinoderm features. Moreover, the porous microstructure on the external surface may be interpreted as stereom, even if insufficient information is available to undertake its complete description (Smith 1980).

Bilaterally symmetrical eocrinoids of the family Rhipidocystidae Jaekel, 1901, such as *Batherocystis* Bassler, 1950 and *Petalocystites* Sprinkle, 1973 (Mid to Late Ordovician in age), have massive ossicles with axial canals in the proximal part of their theca and/or of their reduced stem. All of these skeletal elements and their axial canals are ovoid (flattened) in cross section, and none of them share the distal feature of *R*.? *mesonesensis*. The fused sets of basal marginals of *Petalocystites* and other unassigned rhipidocistid plates described by Sprinkle (1973) are composed of at least two and apparently three plates (2 big, 1small; Sprinkle, pers. com. 2004) with apparent sutures on their flat side. They also differ from *R*.? *mesonesensis* by their general shape. Finally, the single columnal present in some specimens of *Petalocystites* does not have a distal facet, although others latex specimens have multiple columnals with facets at both ends (Sprinkle, pers. com. 2004).

The Middle Cambrian enigmatic echinoderm *Cymbionites craticula* Whitehouse, 1941 is now considered to be a basal circlet of a non-stemmed eocrinoid acting as a stabilising organ for the bottom-dwelling animal (Gislén, 1947; Schmidt, 1951; Smith, 1982). Specimens of *Cymbionites* with an internal cavity visible in transverse section (Pl. XXXI/9) are quite common. According to Whitehouse (1941), this cavity results from successive preservation processes differently affecting external and internal parts of the plates. Such an interpretation (external silicification and internal carbonate cementation) is also possible for *R*.?

mesonesensis even if the systematic observation of this character and the diagenetic pattern of the Valdemiedes Formation (Álvaro & Vennin, 1998a) make this point questionable. In addition, *Cymbionites* shares its general shape with the forms described herein. *Cymbionites* is usually composed of five (sometimes six) plates strongly fused by a secondary stereom overgrowth, so that neither articulating furrow nor sutures are visible on well-preserved specimens. These plates, which are 'united laterally and apically' (Whitehouse, 1941: p. 9), define a deep and conical central cavity with a single upper opening (Smith, 1982). Thus, *Cymbionites* diverge from *R*.? mesonesensis in the lack of an axial canal. Moreover, 'the outer surface of the [*Cymbionites*] cup is completely smooth and shows no sign of sutures, attachment area, or stem' (Smith, 1982: p. 94); therefore, a close relationship of *R*.? mesonesensis with *Cymbionites* seems improbable.

Ubaghs (1963) noted a superficial similarity of *Cymbionites* with the eocrinoid species *Rhopalocystis destombesi*. As described before, a single basal plate characterizes this stemmed eocrinoid. The *Rhopalocystis* basal plate and the new Iberian forms have a similar vase-shape and share the presence of an axial canal. Moreover, the distal facet of *Rhopalocystis* is divided into 4 sub-equal areas by 4 ridges corresponding to the sutures between the 4 overlying infralateral plates. The rounded inferior facet is truncated by a depressed circular area, which is occupied by the proximal part of the columnal in articulated specimens.

The difference in preservation of the materials compared herein makes impossible to compare the internal features, such as the presence of an internal cavity or several constitutive plates secondarily fused. Nevertheless, because of the similarity of the ossicles described herein with the basal of *Rhopalocystis* and the presence of distinctive plates of eocrinoids in thin section (Pl. XXXI/10-12), the new species described herein is considered to represent the

one-piece basal circlet (less likely the entire theca) of a stemmed eocrinoid (see interpretative reconstruction, Fig. 21).

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6), Hamatolenus (Hamatolenus) ibericus, late Bilbilian (latest Early Cambrian; after Liñán et al., 1993b; Álvaro & Vizcaïno, 1998).

## Rhopalocystis? cf. mesonesensis

## Pl. XXXI/4-5, Fig. 21B

Studied material.- One specimen preserved as secondarily silicified ossicle.

*Description.*- Bell-shaped basal ossicle, circular in transverse section; lateral side composed of convex proximal half-part and constricted (concave) distal half-part; width (1.75 mm) higher than height (1.5 mm); distal facet flat, with large canal opening (about 0.65 mm, 50 % of the facet) bounded by narrow smooth surface (0.4 mm to 0.65 mm wide); axial canal narrowing progressively downward; small proximal opening (0.15 mm in diameter); proximal facet smooth and totally flat, occupied by a discoid part, about 1mm in diameter (50 % of maximum diameter), 0.25 mm height (about 15 % of the total height). Two perforations (0.15 mm) line up obliquely on slightly eroded outer face. A stereom-like microstructure can be seen on the outer surface. Possible plate sutures are not observed.

*Comparison.- Rhopalocystis*? cf. *mesonesensis* differs from *R*.? *mesonesensis* in the bell shape, the lack of ridge on the distal facet, and the presence of a discoid part constituting the proximal facet. This part could be interpreted as the first columnal that might be fixed to or included into the basal ossicle of the theca. Chauvel & Regnault (1986) noted the presence of a constricted aboral-end in the "morphological suite" observed within the genus

*Rhopalocystis (R. lehmani*; Chauvel & Regnault 1986: fig. 3/K). The scarcity of material does not permit me to undertake the study of its internal structure by sectioning.

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6), *Hamatolenus (Hamatolenus) ibericus*, late Bilbilian (latest Early Cambrian; after Liñán *et al.*, 1993b; Álvaro & Vizcaïno, 1998).

#### Gen. et sp. indet

#### (eocrinoid basal ossicle)

## Pl. XXXI/6-8, Fig. 21C

Studied material.- One incomplete specimen preserved as a secondarily silicified ossicle.

*Description.-* Barrel-shaped basal ossicle, sub-square in transverse section, subrectangular in longitudinal section, slightly convex lateral side with constricted (concave) distal part (25% of total length), width (2.85 mm) narrower than height (3.15 mm); distal facet with large canal-opening (about 1.5 mm in diameter, 60 % of the facet), bounded by relatively narrow crenulated surface (about 1 mm wide); the axial canal narrows progressively toward the proximal facet; proximal facet composed of discoidal part (about 1.5 mm) faintly differentiated from remainder of ossicle, in which a large depressed circular-area (about 1 mm in diameter) bounds axial-canal opening (0.17 mm); two pores (about 0.3 mm in diameter) line up obliquely on each lateral side. A porous stereom-like microstructure is on the outer surface. Potential plate sutures were not observed.

*Comparison*.- This third taxon differs significantly from the two described previously in the presence of two pores on each side of the ossicle. This character could be interpreted as intra-plate thecal pores (cystoid) or sutural pores (eocrinoid). The absence of plate sutures, even secondary, makes the interpretation questionable. Nevertheless, the presence of pores demonstrates that this ossicle was most likely part of the perforate extraxial skeleton (following the Extraxial-Axial Theory; David & Mooi, 1996; 1999) and not a columnal (imperforate extraxial skeleton), even if some imperforated parts of the theca (e.g. stem) have rare pores (Sprinkle, pers. com. 2004). This specimen could be derived ontogenically from the specimen described as R? cf. mesonesensis by resorption of the aboral discoidal part and development of the pores. Nevertheless, the lack of better preserved material displaying a continuum between both specimens does not permit its assignation to the same taxon.

Stratigraphic distribution and age.- Mesones 3 section, eastern Iberian Chain (M<sub>3</sub>/5-6), *Hamatolenus (Hamatolenus) ibericus*, late Bilbilian (latest Early Cambrian; after Liñán *et al.*, 1993b; Álvaro & Vizcaïno, 1998).

# Order, family, gen. et sp. indet. (ambulacral and brachioliferous thecal-plates) Pl. XXXII/1-Pl. XXXIV-12

*Material.*- About 15 ambulacral, brachioliferous thecal-plates and 1 ambulacral plate coated and replaced by iron oxides.

*Description.*- Subelliptical-shaped, thick, brachioliferous thecal plate (up to 2.5 mm long and 1.3 mm thick) with 2 to 5 (perhaps more) circular epispires (sutural pores) becoming elliptical toward the median portion of the plate margin (Pl. XXXII/1-6; length/width ratio: 1 to 2.5), and sometimes partially merged (Pl. .XXXII/7-9); each epispire prolonged onto the outer surface by a more or less distinct elongated groove, which can reach the median axis of the plate, and bounded by a slightly raised rim generally decreasing inward, and prolonged onto the inner surface by a shallow to deep (Pl. XXXII/6, Pl. XXXIV/4), large, peripheral

furrow that can be fused inward (Pl. XXXIII/4); outer surface convex, with eccentric highest peak corresponding to truncated, more or less raised, cone-shaped projecting spout with brachiolar facet; circular to elliptical (600 to 1200 µm in diameter) brachiolar-facet, flat or bounded by a rim, and notched by a vertical V-shaped furrow (about 250 µm in width), which connects brachiolar (unknown here) to thecal food groove (when present on the plate); thecal food groove (i) absent, facet furrow connecting directly brachiolar food-groove to plate-margin (Pl. XXXIII/7-12); or (ii) running through the outer surface of the plate (Pl. XXXII/ 7-12, Pl. XXXIII/1-6), or (iii) shared with neighbouring plate(s), the edge of an imperforated plate-suture bevelled and bounded interiorly by a rim to form an half-groove (Pl. XXXII/1-4); ambulacral margin (delimiting food groove and/or sutured to another ambulacral plate) lacking epispire; in some cases (Pl. XXXIII/9-10) outer surface ornamented by small irregular net of 'meshes'; inner surface generally smooth (without ornamentation) or bearing longitudinal incomplete ridge (Pl. XXXII/5-6), or with concentric growth-lines (holoperipheral growth) and secondary thickening deposit (from centre of the plate) in best preserved specimen.

Ambulacral thecal plate (Pl. XXXIV/7-12), polygonal, about 2.3 mm in length, 1.6 mm in width, up to 0.75 mm thick, divided into ambulacral floor and adambulacral region separated by curved prominent rim on the outer surface (peak of plate thickness); ambulacral floor subtrapezoidal in upper view, with perradial shorter border, slanted, semi-convex, occupying about one third of the plate surface (about 40% of maximum length of the plate), and bounded abradially by rounded, incurved adradially rim; adambulacral region, rounded to polygonal in upper view (slightly broken), convex, with at least two rounded epispires (length/width ratio about 1); each epispire prolonged on outer surface by more or less elongated groove and bounded by a slightly raised rim; inner surface of adambulacral-floor

flat, without distinct growth line; inner surface of adambulacral region convex, divided by growth lines showing maximal growth toward abradial edge.

Stereom microstructure.- The lateral fractures of the ambulacral thecal plates permit us to describe partially its structure (Pl. XXXIV/11). The latter is divided into two distinct layers. The inner layer (more or less half thickness of the plate) is made up of a fine, dense labyrinthic stereom (maximum diameter of the pore about 10  $\mu$ m and minimum trabecular thickness about 7.5  $\mu$ m). The external layer consists of a coarse, medium to dense galleried stereom (maximum diameter of the pore about 10  $\mu$ m and minimum trabecular thickness about 7.5  $\mu$ m). A laminar-stereom layer lies immediately above the internal surface of the abambulacral part (Pl. XXXIV/11). At least two sheets (up to 12  $\mu$ m in thickness) are completely developed. The trabecular struts, which separate the different layers of the fabric are not visible. The observed structure is remarkably similar to the stereom fabric of the eocrinoid? thecal plates A described herein and the same conclusions can be made.

*Comparisons.*- Several echinoderms with sutural pores are known from the Early and Middle Cambrian including *Ceratocystis* (Middle Cambrian stylophoran), edrioasteroids, and homosteleans (cinctans). Furthermore, even if the eocrinoids bearing epispires range at least from Early Cambrian to Early Ordovician, eocrinoid lacking epispires firstly appeared in the Middle Cambrian, and all post-Early Ordovician eocrinoids have no epispires (Sprinkle, 1973). Therefore, the epispires cannot be used as a (exclusive) diagnostic character to identify Cambrian eocrinoids. Nevertheless, in addition to the sutural pores, the ossicles described herein bear characters of brachiole-bearing (brachioliferous) plates (food groove, brachiolar facet) and ambulacral plates, and hence can be assumed as eocrinoid plates. Four eocrinoid genera occur in the Early Cambrian, while 12 genera occur in the Middle Cambrian (Sprinkle, 1992). Two orders were proposed by Sprinkle (1973) to classify eocrinoids with epispires: (1) a 'provisional' unnamed order (unnamed order #1, named Gogiida by Broadhead, 1982),

which contains the eocrinoids with adjacent calyx plates and normal brachioles such as the genus Gogia Walcott, 1917, Acanthocystites Barrande, 1887, Akadocrinus Prokop, 1962, Lichenoides Barrande, 1846, and with uncertainty Rhopalocystis Ubaghs, 1963, and other indeterminate material; and (2) the Order Imbricata (ex-class Lepidocystoidea Durham, 1967), which contains 'Early eocrinoids having a strongly differentiated calyx with both imbricate and adjacent calyx plates' (Sprinkle, 1973), such as the genus Lepidocystis Foerste, 1938, and Kinzercystis Sprinkle, 1973. At present day, the ambulacra of only a few eocrinoids have been observed, due to the common lateral preservation of specimens. However, the epispires have almost never been found associated with the ambulacral system (Sprinkle, 1973). The absence of epispires on the brachioliferous and other ambulacral plates has been retained as diagnostic character of both the genus Lepidocystis and Kinzercystis (after Sprinkle, 1973). Acanthocystites (Fatka & Kordule, 1984), and Akadocrinus (Sprinkle, 1973) also lack epispires between the ambulacral plates. On the contrary, Gogia (Robison, 1965; Sprinkle, 1973) bears epispires over the entire calyx, as it is observed in Lichenoides (Ubaghs, 1953, 1967a) and Rhopalocystis (Ubaghs, 1963: pl. III). The oral surface and ambulacra of Gogia remain poorly known, whereas all Lichenoides plates have been completely described by Ubaghs (1953) and Sprinkle (1973). The ambulacral flooring plates described herein share with *Lichenoides* the presence of a groove prolonging the sutural pores on the outer surface and the increasing length of the epispires toward the median part of the margins, whereas they differ in the global shape and size, in the absence of epispires on ambulacral margins, and in the development of a sutural food groove. As Ubaghs (1963: p. 34) noted in its extensive description of Rhopalocystis, only the sutures located between the oral and brachioliferous plates lack epispires so that the latter exhibit epispires on their abradial suture with interadial plates. The described ambulacral plates resemble those from the Poleta Formation, eastern California, United States (in Spinkle, 1973) by their general organization, but differ
significantly in the lack of depression on the ambulacral floor. In conclusion, these plates may represent one or several different eocrinoid new species (based on global morphological differences), but it does not seem warranted to name it (them) on the basis of the incompleteness of the material and the poor knowledge of the oral surfaces of other previously described genus.

Discussion.- The phylogeny of the echinoderms remains very controversial, despite their highly distinctive homologies, such as the crystallographic properties of their skeleton and the possession of a water vascular system. The different classes of the phylum exhibit highly differentiated morphologies that have been heterogeneously recorded since their extremely fast apparent diversification during the Cambrian-Ordovician times and remain heterogeneously studied (Sprinkle & Guensburg, 1997). The difficulty of understanding the relationships among the echinoderms is reinforced by the few extant classes (5) compared to the relatively numerous extinct ones (16 classes following Ubaghs, 1967b). The complexity of the phylum has yielded a mosaic of phylogenetic analyses (Mooi & David, 1998) drawn from morphological (e.g. Paul & Smith, 1984; Smith, 1988a, b; 1990; Sumrall, 1997), molecular (e. g. Raff et al., 1988; Wada & Satoh, 1994), or total evidence data (e.g. Littlewood et al., 1997). Recently, Mooi et al. (1994) suggested a new scheme that was named the "Extraxial Axial Theory (EAT)", within which the homologies of skeletal elements of the echinoderms were evaluated. This theory encompasses data from body wall morphology and the related skeletal elements, and from embryological patterns observed on extant taxa and was secondarily applied to, or tested with extinct echinoderms. This theory identifies two major components in the body wall of the echinoderms (Lefebvre, 2003): (i) the axial region, narrowly connected to the mouth and to the water vascular system, skeletal components of which are added in a biserial arrangement following the so-called "Ocular Plate Rule" (OPR, see David et al. 1995: p.159); (ii) an extraxial region forming the rest of the body wall, in

which the elements can be added anywhere without adherence to the OPR. The latter is divided into an imperforated extraxial region that typically lacks orifices of any kind and a perforate extraxial-region, which contains several openings such as the anus, the hydropore, the gonopores, and the sutural pores. Succeeding works (e. g. David & Mooi, 1996, 1998; 1999; David et al., 2000; Mooi & David, 1997, 2000) have been elaborated following these ideas leading to some phylogenetic analyses that involve some Cambrian taxa, such as the edrioasteroids, the stylophorans, and some eocrinoids (blastozoans). The application of this model to the crinozoans and blastozoans led to the affectation of their stem to the imperforated axial skeleton (even if the radial canals, named fossulae, occur between the columnals in large-diameter stems of some crinoids; Franzén-Bengtson, 1983), their theca (excluding ambulacra) to the perforated extraxial-skeleton, and their ambulacral flooringplates, along with related brachioles of blastozoans, to the axial skeleton (David & Mooi, 1999). In the eocrinoids, the ambulacra are described as ray starting at the mouth, and made up of more or less reduced, embedded flooring plates branching to give rise to free flooring plates in brachioles (David et al. 2000: p. 536-537). The plates described above differ from the EAT model in (i) the setting of the biserial brachiole at a single ossicle like in Lichenoides; and (ii) the presence of epispires along their non-ambulacral margin, which suggests that they are endothecal (embedded) flooring plates with perforated extraxial origin. In this case, if we consider that the blastozoan ambulacra are associated with a water-vascular system running out from the mouth (following David et al., 2000: p. 535), then the later must have been associated, at least in part, with the extraxial skeleton. It is remarkable the fact that the same deduction can be made from the diagram showing the general features of diploporite rays (David et al., 2000 fig.4-C), in which embedded flooring plates are absent, basal brachiolars are not contiguous, and the first free-flooring plates sit directly on the extraxial theca. In addition, in the diploporites, the diplopores occur in both ambulacral and

interambulacral plates (Kesling, 1967), and even only in brachioles bearing plates in the family Dactylocystidae (Jaeckel, 1899). Anyway, if we consider that the epispires may have been associated with extensions of the water-vascular system, homologous to ambulacral tube feet (Chauvel, 1966; Durham, 1967, 1971; Sprinkle, 1973), though it seems more probable that the eocrinoids did not have a water-vascular system highly different from Recent forms (Nichols, 1972; Ubaghs, 1975), hence almost all the theca must have been constituted of axial elements without adherence to the OPR. In any case, the fossil observations made herein, in which the perforated endothecal plates form the ambulacral grooves, do not fit with the EAT model.

As pointed out by several authors (Ubaghs, 1967a,b; Sprinkle, 1973; David et al., 2000), one of the main keys of the phylogeny of echinoderms is their ambulacral system and eventual food-gathering appendage. Applied to the homalozoans (David et al. 2000), the EAT allowed the authors to confirm that the homalozoans formed an echinoderm polyphyletic assemblage in which the stylophoran aulacophore was comparable (in morphology and function) to a crinoid arm, as previously suggested by Ubaghs, (1961, 1967, 1981). As stated above, the EAT is mainly based on early ontogenic events described in extant forms. This information is absent in numerous Early Paleozoic forms such as the eocrinoids, even if it seems more probable that they followed the same basic ontogenic pattern inherited from a common ancestor. However, the morphology of the brachioliferous plates described above from the lowermost Middle Cambrian of Morocco and other taxa suggest that the homologies envisaged by the EAT, in its present state, cannot be properly applied to some if not all the members of the blastozoans. In conclusion, further studies on the Cambrian members of this subphylum particularly focused on the formation of the epispires (by sectioning wellpreserved ossicles), are key to improve homological patterns between extinct and extant echinoderms.

1Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/14-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

**Eocrinoid? thecal plates** 

#### Thecal plate A

## Pl. XXXV/1-Pl. XXXVI/12

*Material.*- About 10 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

*Description.*- Subelliptical to circular shaped, concavo-convex, relatively thin thecal plate (0.25 to 0.65 mm in thickness, 1.16 to 2.9 mm in diameter), maximum thickness reached at centre of plate or along plate suture; sutures with about 10 circular to slightly elliptical epispires (sutural pores, length/width ratio: 1 to 2.5), each epispire prolonged onto outer surface by more or less distinct radially elongated groove, bounded by a slightly raised rim, which can reach median axis of the plate, and prolonged on inner surface by a shallow, large, peripheral furrow (Pl. XXXV/11-12); outer surface convex, smooth (Pl. XXXV/1-2, Pl. XXXV/7-10) or ornamented by granular pustules (Pl. XXXVI/8) or rims (Pl. XXXVI/9); maximum convexity reached about the centre of the plate, or eccentrically, epispires slightly developed or even absent on the suture near to the eccentric peak of convexity (Pl. XXXV/5-6); inner surface concave, smooth (without ornamentation), with concentric, holoperipheric growth lines in some specimens (Pl. XXXV/12, Pl. XXXVI/1).

Stereom microstructure.- Two plates (one with median peak of thickness, other thicker along the suture) were sectioned in order to study the distribution of the stereom fabrics during plate construction (Fig. 22).



Fig. 22. Interpretative scheme of the stereom microstructure of thecal plate A in transverse section. Schéma interprétatif de la microstructure du stéréome de la plaque thécale A. en section transversale.

The thinner plate (Pl. XXXVI/5-7), thicker along the margin, has been sectioned transversely through the centre of the plate. The plate possesses a concavo-convex core of fine to medium, compact labyrinthic stereom (maximum diameter of the pore and minimum trabecular thickness about 10  $\mu$ m) of about 100  $\mu$ m in height and 165  $\mu$ m in diameter (about 20 % of plate thickness and diameter). At the periphery of the core, the stereom shows a change to galleried stereom (fine to medium, compact) with preferred development of galleries of relatively constant diameter, running parallel to the internal plate surface. An outer, galleried-stereom layer, developed also toward the margin, shows a change in orientation, coarseness, and trabecular density. The galleries of this medium, dense to compact stereom (maximum diameter of the pore about 18  $\mu$ m, trabecular thickness from 18  $\mu$ m toward margin to 30  $\mu$ m toward outer surface), which consolidate toward external surface, are oriented transversally to the plate surface and margin. A laminar-stereom layer lies immediately above the central part of internal surface. Only one sheet (up to 12  $\mu$ m in thickness) is completely developed, separated from a second, partially formed sheet by trabecular struts (up to 12  $\mu$ m in diameter, 15  $\mu$ m in length). This laminar stereom is

separated from the inner core of the labyrinthic stereom by a marked discontinuity probably due to stereom realignment.

The thicker plate (Pl. XXVI/10-12), which differs in the development of the thickest point in the central area and ornamented upper surface, has been sectioned transversally, slightly laterally to the centre of the plate. The plate construction can be divided into two irregular layers of stereom. A central mass of medium dense labyrinthic stereom (maximum diameter of the pores and minimum trabecular thickness about 10 µm) continues both upward and laterally into a more regular structure without discontinuities. A very irregular, medium, compact to dense galleried stereom layer (diameter of the pores up to 15 µm; minimum trabecular thickness down to 15  $\mu$ m) lies just under the external surface and along the margin of the plate. This stereom becomes coarser toward the periphery of the plate, and the galleries are developed more or less perpendicularly to the plate surface. Laterally, toward the margin of the plate, the stereom shows a regular arrangement with galleries developed perpendicularly to the suture, even if some branching imprints a fascicular aspect to the structure. The orientation of the galleries in the central area of the plate seems to be perturbed by the development of some irregularities that ornament the upper surface. The internal surface is composed of a dome-shaped, laminar-stereom layer. It is a multilaminar construction built up of thin sheets (up to 10 µm in thickness) separated by trabecular struts(from 5 to 10 µm in diameter; up to 15 µm in length) oriented perpendicularly to the plate surface. The sheets are retiform in structure, and the slight alignment of the struts imprints a rectilinear aspect to the structure toward the internal surface of the plate. Viewed obliquely, the planar surface of the sheets is perforated by numerous pores (up to 10  $\mu$ m in diameter). The two stereom layers are separated by a zone of stereom realignment, which (both with the irregularities of the external surface) enhances the irregularities of the structure.

The regular arrangement of the galleried stereom found in the margin of the plates was probably associated with bundles of collagen fibres, which form the sutural fibres of the plates, in order to assure their rigid junction, as seen in some echinoids (Foucat, 1966; Smith, 1980). Nevertheless, the studies of echinoid-plate construction and its functional design have shown that this arrangement is always found associated with collagen fibres, whereas this structure is also found here perpendicularly to the outer surface of the plate, which does not have any articulating meaning. However, the arrangement of the galleries found toward the outer surface is always more irregular, slightly branching, and with thicker trabecula, so that this construction is intermediate between the galleried and fascicular stereom microstructures defined by Smith (1980). Therefore, this framework can be interpreted as associated with rapid unidirectional growth of this region of the plate. A laminar stereom is deposited in the inner layer of the plates, as in spatangoid-echinoid plates (Smith, 1980). This stereom arrangement is economical in calcite and it also strengths the plate again stresses acting perpendicularly to the plate surface. The external layers of this thickening deposit can be described on the inner view of the plate (Pl. XXXV/3, 12; Pl XXXVI/1) where they covered successively the different growth bands up to the wall of the epispires. Different concentric growth bands are separated by lines of pore realignment, which also mark a step in thickening. Whereas the epispires might be absent in the earlier stage of development, as described in Gogia granulosa Robison, 1965, their size was maintained by filling the trailing edges of the epispires as growth took place (Pl. XXXVI/1-4), as predicted for Kinzercystis by Sprinkle (1973).

The different plates share the same basic construction and associated the holoperipheric growth with the plate thickening. Nevertheless, they show two distinct growth strategies: (i) in the first case, the plate diameter increased without expending much energy in plate thickening and strengthening, and a few sheets of laminar stereom were deposited

151

inward; and (ii) in the second, the plate thickened rapidly related to the diameter increase and, as a result, numerous laminar-stereom sheets were deposited inward. These differences in growth strategies can be explained by (i) genetic factors, if the ornamentation is considered as diagnostic of different species, and (ii) environmental factors as demonstrated in echinoids (Ebert, 1975; Giese, 1967; Moore, 1935; Smith, 1980). In conclusion, the plates described herein, which are tentatively assigned to eocrinoids, show remarkable similarities to echinoid (Smith, 1980) and cystoid (Paul, 1971) plate growth.

Discussion and comparison.- Sutural pores appear to be the most primitive type of respiratory system known in echinoderms, such as the edrioasteroids, stylophorans (ceratocystid) and homosteleans. Nevertheless, these plates differ from other epispire-bearing echinoderms in the prolongation of their epispires by an elongated groove on the external surface and are very much like those in many early eocrinoids, especially the Lower-Middle Cambrian genus *Gogia* Walcott, 1917. In addition, the characters of their epispires are similar to those found in eocrinoid brachioliferous plates from the same strata. Therefore, even if a conclusive assignment to the eocrinoids cannot be advanced, because of the incompleteness of the material, these plates are most probably eocrinoid thecal plates. As stated above, the differences in plate ornamentation might be considered as diagnostic characters of different species.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 (Le<sub>1</sub>/27) and 11 (Le<sub>11</sub>/14-16) sections, High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## Thecal plate B

## Pl. XXXVII/1-8

Material.- About 7 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

*Description.*- Subelliptical- to circular-shaped, concavo-convex thecal plate (up to 0.5 mm in thickness, about 1 to 2.6 mm in maximum diameter), maximum thickness reached along plate suture; sutures with up to 8 circular to elliptical epispires (sutural pores) (length/width ratio: 0.6 to 1.8), each epispire runs vertically or slightly obliquely inward without prolongation on outer surface, but prolonged onto inner surface by very shallow, large, peripheral furrow; outer surface convex, smooth; maximum convexity reached at centre of the plate; inner surface concave, smooth (without ornamentation), with concentric growth lines (holoperipheric growth), very numerous and close from each other in some specimens; size of epispire remaining relatively constant because of infilling by stereom as growth took place.

*Discussion and comparison.*- The thecal plate type B differs from the type A in the absence of the raised rim surrounding the epispires on the exterior part of the plate, which is an usual feature of eocrinoids and edrioasteroids. The Lower Cambrian echinoderm plate A15430 (Sedgwick Museum, Cambridge) from Comley (Shropshire, England) firstly described by Bather (*in* Cobbold, 1931), and redescribed by Donovan & Paul (1982), shares with the above-described type B the sub-rounded shape, the slightly concave internal surface and the number of epispires. This plate has been interpreted as an early growth stage of eocrinoid plates with radiating folds on their internal surface but lacking epispires (Donovan & Paul, 1982). The same comparison cannot be made with the following thecal plate type C, because of overlapping of size.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 (Le<sub>11</sub>/13-16) section, High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## Thecal plate C

## Pl. XXXVII/9-Pl. XXXVIII/4

*Material.*- About 5 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

Description.- Concavo-convex, relatively thick thecal plate (up to 0.8 mm in thickness, and about 2.25 mm in maximum diameter), polygonal to sub-elliptical in outline (semi-circular in one half, semi-hexagonal in second half), maximum thickness reached along plate suture; sutures lacking epispire; outer surface flat to slightly convex, smooth; maximum convexity reached about the centre of the plate or slightly displaced into semi-circular half of the plate; concave internal surface, smooth (without ornamentation), with concentric growth lines (holoperipheric growth), numerous and close from each other, which represent zones of pore realignment within fascicular to galleried stereom microstructure surrounding a central area of labyrinthic stereom (lacking growth line); internal surface with 11 radial, large and deep, triangular to trapezoidal in cross section, folds or grooves, in which the deepness decreases progressively centripetally so that the central part of the internal surface of the plate remains free of grooves; grooves reaching the plate edges lack vertical sutural pore.

*Discussion and comparison.*- Previously known Lower and Middle Cambrian ossicles have no similarities with thecal plate C. Therefore, these cannot be assigned to any known genus. These plates most closely resemble some folded thecal plates bearing radiating folds found in the Lower Cambrian of England (Donovan & Paul, 1982) and *Macrocystella* (Paul, 1968). Nevertheless, they differ from the latter in lacking external projections of internal folds, and in the relative plate thickness. In conclusion, it is suggested that these thecal plates represent an unknown eocrinoid genus, which probably belong to the transitional lineage between the eocrinoids and the rhombiferans, in which *Macrocystella* has been considered as a pre-rhombiferan eocrinoid.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 (Le<sub>11</sub>/15) section, High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## **Thecal plate D**

## Pl. XXXVIII/5-12

Material.- About 5 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

Description.- Thin (300  $\mu$ m in maximum thickness), thecal plate (0.850 to 1.35 mm in maximum width), hexagonal to heptagonal in outline; outer surface flat, smooth to ornamented by small irregular rims and pustules; internal surface slightly folded along radial axis joining vertices to the centre of the plate surface, but lacking grooves; internal surface bearing several polygonal growth lines, which represent zones of pore realignment within fascicular to galleried stereom microstructure surrounding a central area of labyrinthic stereom (lacking growth line).

*Discussion and comparison.*- Several eocrinoids lacking epispires exhibit such polygonal plates, e.g. *Baliantocystis* Chauvel, 1966. Nevertheless, the edrioasteroids and ctenocystoids, two classes of echinoderms present in the same studied strata, also show ventral and/or dorsal surfaces made up of tessellate polygonal plates, so that the assignation of these plates to the eocrinoids remains very hypothetic.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 (Le<sub>11</sub>/13-15) sections, High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## Thecal plate E

## **Pl. XXXIX/1-10**

Material.- About 10 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

Description.- Thecal plate lacking epispires, ovoid to circular in outline (950 to 1600  $\mu$ m in maximum diameter); external surface convex, 3 to 5 main ridges, non-axial except in a few specimens, and radiating from more or less central peak of convexity, and possible secondary ridge, lower, in variable number, converging from the edge toward the centre of the plate but never reaching it; internal surface smooth, only bearing growth lines.

Discussion and comparison.- Eocystites Billing, 1868 (in Dawson, 1868) is a genus based on isolated stellate plates from the Middle Cambrian strata of Canada. These plates share with those described above the radiating primary and secondary ridges of the upper surface. Both of them may be distinguished from the plates of *Macrocystella* by the non-axial nature of their ridges and differ from the glyptocystitid rhombiferans in the secondary ridges unparallel to the main ones (Bather, 1918; Ubaghs, 1987). Nevertheless, most of the *Eocystites* plates bear three folds arranged in a 'Y' fashion. In addition, the plates described herein show neither internal projections of their ridges (contrary to all plates previously assigned to *Eocystites*) nor pectinirhombs, a characteristic respiratory structure reported in the glyptocystitid rhombiferans. The plates described herein show also superficial similarities with *Tatonkacystis* Sumrall *et al.* 1997 (Upper Cambrian of Wyoming, United States), and the 'star-shaped eocrinoid' plate described from western United States by Sumrall *et al.* (1997: pl. 2.9). As a result, theses plates are considered as belonging to an unknown(?) eocrinoid genera lacking epispires at least on some of thecal plates.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 (Le<sub>11</sub>/14-16) sections, High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

#### Thecal plate F

## Pl. XXXIX/11-Pl. XL/9

Material.- About 10 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

*Description.-* Thecal plate lacking epispires, lozenge-shaped to ovoid in outline (1.6 to 2.2 mm in maximum length, up to 885  $\mu$ m in thickness); external surface smooth or pustular, with 1 to 5 ridges, radiating from more or less central, rounded to elliptical, prominent umbo (up to 600  $\mu$ m in length), each ridge leading to a triangular to trapezoidal, vertical facet; direction of facets perpendicular to the axe of the relative ridge; ridges separated by weak fold of the plate projection on smooth inferior facet.

*Discussion and comparison.*- Despite their superficial similarities, these plates differ from the thecal plate E in the development of a prominent umbo on the external facet, the general shape of the plate, and the radiating aspect of most of the ridges described. Nevertheless, the same comparison with *Macrocystella* and some glyptocystitid rhombiferans can be made. As they also differ from other previous ossicles in their size, these plates may have derived from the type E described above or represent another taxon.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 (Le<sub>1</sub>/27) and 11 (Le<sub>11</sub>/14-16) sections, High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

#### Thecal plate G

## Pl. XL/10-Pl XLI/12

Material.- About 10 thecal plates coated and replaced by iron oxides.

Description.- Irregularly shaped, relatively thin thecal plate (0.25 to 0.5 mm in thickness, 0.5 to 1.5 mm in maximum width); sutures with about 3 to 7 circular to elliptical large epispires (up to 300  $\mu$ m in width, length/width ratio: 0.7 to 3); each epispire, running vertically or obliquely inward, bounded externally by a raised ridge, but without any marking on the interior; outer surface flat to slightly convex, smooth; maximum convexity reached in epispires peripheral ridges; inner surface flat to slightly concave, smooth (without ornamentation), without concentric growth lines.

*Discussion and comparison.*- These plates share some usual features of the eocrinoids and are very close to those from many early eocrinoids, especially the small additional plates of the Lower-Middle Cambrian genus *Gogia* Walcott, 1917 (see e.g. Robison, 1965; Sprinkle, 1973; Ubaghs & Vizcaïno, 1990); or plates of oral surface of *Kinzercystis* Sprinkle, 1973. Nevertheless, edrioasteroids such as the genus *Stromatocystites* Pompeckj, 1896 and *Cambraster* Cabibel *et al.* 1958, a genus probably present from the same studied levels (see above), developed epispires along the margin of at least some of the oral plates. As seen in the specimen figured in Jell *et al.* (1985, fig. 7 C-F), these echinoderms possessed small irregular thecal plates quite similar to those described herein. In conclusion, because of these similarities, these plates are left unassigned.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 (Le<sub>1</sub>/27) and 11 (Le<sub>11</sub>/16) sections, High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## Order, family, gen. et sp. indet.

## **Eocrinoid? columnals**

Remarks.- The possession of a distal attachment appendage has been considered by Paul & Smith (1984) and Smith (1984) as a synapomorphic character of what they considered as a monophyletic echinoderm subphylum called 'Pelmatozoa', the latter divided into the Crinoidea and the Cystoidea (Cystoid sensu lato of Berg-Madsen, 1986; Blastozoa of Sprinkle, 1973). Both the Crinoidea and Blastozoa are considered herein as subphyla following Sprinkle's classification (1973, 1980): the stem arose by evolution from an irregularly plated stalk (stellar holdfast sensu Brett, 1981; hohlwurzeln sensu Jaekel 1904; holdfast sensu Sprinkle, 1973) with a wide lumen into a typical holomeric stem in which cyclic skeletal components (named columnals) are made up of a single plate or mere (following Donovan's terminology, 1986). However, this evolution, firstly described by Bather (1900), took independently place in both crinoids and blastozoans (Sprinkle 1973). There is distinct differences in gross morphology between the columnal-bearing stems found in blastozoan echinoderms and those in crinozoan echinoderms and, therefore, the morphology of these virtually identical columnal-bearing stems is not considered as a diagnostic character of both subphyla (Sprinkle, 1973). The stereom microstructure is very similar between all the previously studied taxa (Smith, 1980). Therefore, even if some authors used it to discuss systematic affinities among columnals (e.g. Berg-Madsen, 1986), the study of their stereom microstructure, which is an important feature when studying functional morphology and paleoecology of related organisms, cannot be properly used in a systematic way when studying isolated ossicles. As a result, the holomeric columnals described below cannot be definitely assigned to any taxon. Nevertheless, even if the stratigraphic occurrence cannot be considered as systematic criteria, the crinoids apparently made this transition across

the latest Cambrian(?)-Early Ordovician, whereas the oldest holomeric-stemmed eocrinoids appeared at least during the late Middle Cambrian (Sprinkle, 1973), and probably earlier (Berg-Madsen 1986, *R.? mesonesensis* sp. nov. herein). Moreover, the assemblage of echinoderm ossicles that include the columnals described below does not contain other thecal or arm plates assignable to the crinoids. Therefore, and due to the general morphology (see below), these stem columnals are tentatively assigned to blastozoan eocrinoids.

Many Cambrian echinoderm species apparently have a limited spatial distribution. Many of them are known only from one locality: 'this may represent a real distribution, but more probably is a function of preservation potential and area of outcrop. Because of the relatively poor preservation potential of complete crinoids [and other Lower Paleozoic echinoderms], it is only by documenting fragmentary remains that a more realistic picture of pelmatozoan diversity can be built up' (Donovan, 1986: p. 1). In conclusion, even if the echinoderm ossicles described herein cannot be assigned with certainty to any taxa, they represent the oldest-known holomeric columnals, and permit us to replace the beginning of the above-described morphological transition at least in the Early Cambrian.

Due to the scarcity of described eocrinoid columnals, and because the two subphyla Blastozoa and Crinozoa developed analogous structures, the nomenclature adopted below is based on the terminology used in crinoids by Ubaghs (1978) and all 'pelmatozoan' echinoderms by Donovan (1986). As all the columnals described herein are holomeric, their classification in different morphotypes is based (following Donovan, 1986 p. 17) on: the symmetry of both columnals and lumens (opening of the axial canal on articulation facet or articulum); the type of articulation, and unusual features of the outward facing sides (latus).

## **Columnal A**

## Pl. XVII/1

Studied material.- One columnal replaced by iron oxides

*Description.*- Cylindrical (circular transverse section and planar latera) holomeric columnal; ratio of total height to total width (height index) about 1.5 (about 650  $\mu$ m in diameter, 1 mm in height); straight suture (externally visible edge of articula); undifferentiated (plane), smooth articulum, without areola nor epifacet; rounded central lumen (about 120  $\mu$ m in diameter), ratio of total width of lumen to total width of articular facet (luminal index) about 0.2.

*Discussion.*- The cylindrical, elongated holomeric columnals with flat facet (synostosial articulation) and small lumen are very common in rigid, distal parts of eocrinoid stems (e.g. *Pareocrinus ljubzovi* Yakovlev, 1956; *Ridersia watsonae* Jell *et al.*, 1985) and other balstozoans (e.g. *Velieuxicystis ornata* Ubaghs, 1998), in which the proximal part of the stem can be more or less differentiated. Nevertheless, the diameter of the single columnal is not smaller than that of other morphotypes so that it would be very speculative to suggest any grouping of morphotypes in a xenomorphic stem.

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## **Columnal B**

#### Pl. XLII/2-Pl. XLIII/9

Studied material .- About 20 columnals coated and replaced by iron oxides

*Description.-* Monoliform (circular transverse section and convex latera) to almost cylindrical holomeric columnals; shapes varying from ring-like to high cylindrical; height index about 0.2 to 1.15 (about 500 to 1150 µm in diameter, 150 to 750 µm in height); straight suture; articulum bounded by rounded to angled peripheral rim delimiting outward a thin to wide epifacet (epifacet index, ratio of total width of crenularium to that of columnal articular-facet, up to 0.4; Pl. XLII/10-11) and inward a concave zone (areola); concave zone leading progressively to the central circular lumen (about 10 to 500 µm in diameter), ratio of total width of the lumen to that of columnal articular facet (luminal index) about 0.1 to 0.5.

*Discussion.-* These columnals differ from the morphotype A in the variably lateral convex sides and the morphological features of the articulum. The later is composed of a peripheral articular rim surrounding a concave zone. This morphology characterizes a synostosial articulation with relatively increased flexibility (Ubaghs, 1978) as seen in the distal stem of *Baliantiocystis* sp. indet (*sensu* Ubaghs, 1972). Nevertheless, the columnals B show shape variability from almost ring-like to cylindrical, but lacking any apparent correlation between height, luminal, and epifacet index. Therefore, these columnals are thought to represent different species rather than intra-specific variation along a single column.

Stereom microstructure.- The ossicles were sectioned sub-axially and transversely. The distribution of the stereom fabrics on cross-sections is quite simple (Pl. XLIII/4-9). A labyrinthic stereom occupies all the volume of most of the ossicles. The inner part of the ossicle, around the axial canal and above the articulum, is made up of a fine, compact to dense labyrinthic stereom (maximum diameter of the pore 5  $\mu$ m; minimum trabecular thickness about 10  $\mu$ m). The pores are highly ovoid in shape, and slightly sinuous. This stereom structure becomes more medium in coarseness (maximum diameter of the pores about 10  $\mu$ m) and dense (minimum trabecular thickness about 10 $\mu$ m). In some ossicles, their peripheral part

is made up of a fascicular to galleried stereom with a radiating trabeculae perpendicular to the surface of the ossicles. This stereom is medium in coarseness and still dense but almost open in trabecular density (maximum diameter of the pores about 12  $\mu$ m; minimum trabecular thickness about 6 µm). A clear stereom disruption is then produced between the inner and the peripheral structures. The ossicles generally tend to consolidate outward (Smith, 1980; see also stylophoran study herein) by producing coarser and/or more compact stereoms. The opposite change observed herein may be due to a rapid increase of growth rate. Raup (1966), Heatfield (1971), and Pearse & Pearse (1975) reported that some sea urchins (echinoids) with fast growth rates produce galleried and/or opened meshworks, whereas the consolidation of the stereom and/or the production of a labyrinthic meshwork take place when the stereom growth rate is slower. The lack of differentiation of the articulum, which is made up of a fine compact to dense labyrinthic stereom, may be interpreted as related to a muscular instead of collagenous insertion. This type of structure is very frequently found in proximal stems of fossil crinoids (Macurda et al., 1978). In some echinoids, the labyrinth-stereom layer is always markedly finer and more open than the surrounding plate meshwork. In conclusion, more sections are necessary to conclude without any speculation on the impact of growth rate and articulation type on the stereom fabric.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 1 (Le<sub>1</sub>/27) and Lemdad 11 (Le<sub>11</sub>/12-16) sections, High-Atlas, *Hupeolenus to Cephalopyge notabilis* biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## **Columnal** C

#### Pl. XLIII/10-Pl. XLIV/11

Studied material.- About 30 columnals coated and replaced by iron oxides

Description.- Holomeric columnals with circular transverse section and concave latera with swelling bounding facets (maximum width of the plates); height index about 0.6 to 2 (about 325 to 500  $\mu$ m in diameter, 325 to 850  $\mu$ m in height); straight suture; articulum bounded by rounded to angled peripheral-rim delimiting outward a thin epifacet (epifacet index up to 0.35) and inward a concave zone; concave zone leading progressively to the central circular lumen (about 10 to 500  $\mu$ m in diameter, sometimes filled by adhering sediment); luminal index about 0.02 to 0.5.

*Discussion.*- The columnals C share with the columnals B the synostosial articulation. Nevertheless, the lateral sides of the columnals are rarely convex among the pelmatozoan echinoderms (Ubaghs, 1978; Donovan, 1986) and appear to be unknown in the Cambrian blastozoans. Therefore, these columnals probably belong to some still undescribed echinoderm (eocrinoid?) genus with a thin and probably long tapering stem (due to height index variability).

Stereom microstructure.- The ossicles were sectioned sub-axially (longitudinally), transversely and also studied by thin-section. Even if this columnals are relatively numerous, some specimens show incomplete iron-oxide replacement of their initial carbonate threedimensional mesh of trabeculae (or stereom ;Pl. XLV/10-11). In some cases, the inner part of the columnals has been recrystallized in a massive monocrystal, probably during the earliest diagenesis, but after the phase of iron-oxide replacement (Pl. XLV/11). The axial canal, the peripheral part of the meshwork and, in minor proportion, the areola have sometimes been filled by clay minerals (e.g. albite, chlorite, and illite) and secondarily by quartz. This filling probably occurred before their transportation to the brechia strata studied herein (X-ray diffractometry evidences that chlorite represent almost 100 % of clay minerals in these strata).

If well preserved, these ossicles exhibit a quite simple stereom microstructure made up only of a labyrinthic stereom (following Smith's terminology, 1980; see the description of

stylophoran ossicles above). However, the stereom undergoes through 3 concentric fields of distinct features. The axial canal is bounded by a fine dense labyrinthic meshwork (average maximum diameter of the pore and average minimum trabecular thickness about 5 µm; about 10% of ossicle diameter in thickness). Seen in longitudinal section, the pores are elongated and sinuous, whereas in transverse views, they are circular. In thin section, the structure seems to be made up of longitudinal, rarely branched trabecula separated by perpendicular, slightly smaller in diameter struts. These features can be compared with fascicular or irregular, perforate stereom layer but, in the latter, the trabecula and pores are arranged perpendicularly to the surface of the sheet, what is obviously not the case here. Around this innermost layer, a medium dense-labyrinthic stereom field is observed (average maximum diameter of the pore about 15  $\mu$ m; average minimum trabecular thickness about 10  $\mu$ m). Finally, this median labyrinthic stereom tends to adopt a more fascicular to galleried arrangement toward the periphery of the ossicles and underlying the areola, where the structure is finer and denser. This structure would agree with a rigid junction of the ossicles by ligaments and with an increase of the resistance in the periphery of the ossicles. Berg-Madsen (1986) reported a similar organisation in some Middle Cambrian columnals from Denmark, but with important fields of galleried stereom undifferentiated in almost all the ossicles or concentrated under the articulum and compared it with the crinoid-stem microstructure (Roux, 1975). Nevertheless, more cross-sections are needed to point out the stereom differentiation in structure, coarseness and density before to conclude the distribution of associated soft tissues.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/13-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

#### **Columnal D**

## **PI. XLVI/1-3**

Studied material. - 2 columnals coated and replaced by iron oxides

*Description.*- Holomeric columnal with circular transverse section, biconcave latus (two concave distal parts joining into a median rim); maximum width reached toward facets and at middle rim; height index up to 3.4 (about 265 to 335  $\mu$ m in diameter, 700 to 900  $\mu$ m in height); almost straight suture (slightly eroded); articulum bounded by rounded peripheral-rim delimiting outward a thin epifacet (epifacet index about almost 0.1) and inward a concave zone; concave zone leading progressively to the central circular-lumen (diameter unknown due to filling of axial canal).

*Discussion.*- The morphological features of the morphotype D suggest that these columnals might be originated by ankylosis (complete fusion of ossicles) of two type-C columnals. Porter (2004: fig. 2.5) figured without description very similar columnals from the Middle Cambrian of Australia. Nevertheless, some cylindrical columnals (e.g. in *Barroubiocystis radiata* Ubaghs, 1998) show median swellings but the scarcity of material does not permit us to study it in section.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

## **Columnal E**

#### **Pl. XLVI/4-8**

Studied material.- 4 columnals coated and replaced by iron oxides

*Description.*- Holomeric columnals with circular transverse section, oblique convexlatus; larger facet (1 to 1.5 mm in diameter) flat and undifferentiated; smaller facet (about 0.5 to 1 mm) with articulum bounded by thin peripheral ridge delimiting outwardly an relatively wide epifacet (epifacet index up to 0.5) and inward a concave zone; concave zone leading progressively to the central circular lumen (up to 450  $\mu$ m in diameter).almost straight sutures (slightly eroded); luminal index less than 0.01 up to 0.5; height index about 0.25 to 0.33 (about 250 to 500  $\mu$ m in height).

Discussion.- Berg-Madsen (1886: figs.5-H, 6a-b) reported similar asymmetrical eocrinoid? ossicles from the Middle Cambrian of Bornholm, Denmark, but they differ from the columnal E described herein in the presence of an undifferentiated articulum and the absence of areola. Due to their asymmetrical shape and the irregular lateral edge of the larger face observed in one specimen, these ossicles might represent the holdfast of an unknown eocrinoid? (cf. type A holdfast *in* Sumrall *et al.*, 1997).

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/14-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

## **Columnal F**

## Pl. XLVI/9

Studied material.- 1 columnal coated and replaced by iron oxides.

Description.- Monoliforme (circular transverse section and slightly convex latus) holomeric columnal; height index about 0.6 (about 800  $\mu$ m in diameter, 475  $\mu$ m in height); zig-zag suture; articulum composed of crenularium-like peripheral area and central concave zone; crenularium-like peripheral area (525  $\mu$ m in total width) characterized by 8 radially

disposed convex (culmina?) and concave (crenella?) zones, height of which decreasing centripetally; convex and concave zones aligned on the two facets; central concave zone (about 275  $\mu$ m in diameter) surrounding central lumen (diameter unknown because of filling of axial canal and part of concave zone, but lower than 75  $\mu$ m); crenularial index (ratio of total width of crenularium-like area to that of entire columnal ) about 0.65; articular facetal index (ratio of total width of articular facet to that of entire columnal) almost 1; luminal index lower than 0.1.

*Discussion.-* The columnal F does exhibit neither true radial crenularium with numerous low and thin culmina and crenulae as illustrated by Donovan (1986, 1989) nor irregular lateral suture like *Lingulocystis elongata* Thoral 1935 (see Ubaghs, 1960). On the contrary, the articulum of the columnal F shows only 4 highly convex areas decreasing toward the centre of the face and alternating with concave ones. However, this articulum characterizes a new type of symplexial articulation in which the interlocking grooves and ridges allow very slight movement between the columnals, preventing twisting movement that could break ligament fibres (Donovan, 1986).

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## **Columnal G**

## **Pl. XLVI/12**

Studied material.- 1 ossicle coated and replaced by iron oxides

Description.- Truncated cone-shaped holomeric-columnal with circular transverse section and straight, oblique, lateral sides; about 500  $\mu$ m in height, distal (550  $\mu$ m in

diameter) and proximal (640  $\mu$ m) facets flat; straight suture; articulum composed of peripheral flat rim bounding a central convex area (about 50% of articulum in width) leading to the central lumen (unknown).

Discussion.- This ossicle differs from the columnals A described above in its truncated conical shape and the presence of a central concave area, and may represent a columnal of tapering stem.

Stratigraphic distribution and age.- Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

## **Columnal H**

## Pl. XLVII/1-10

Studied material.- About 10 columnals coated and replaced by iron oxides

*Description.*- Monoliforme (circular transverse section and convex latus), ring- to barrel-shaped, ornamented holomeric-columnals; height index about 0.3 to 0.75 (about 415 to 600  $\mu$ m in diameter, 150 to 350  $\mu$ m in height); straight suture; articulum bounded by rounded to flat, peripheral articular-rim delimiting outwardly a very thin epifacet (epifacet index up to 0.2) and inwardly a concave zone; concave zone leading progressively to the central circular-lumen (up to 80  $\mu$ m in diameter); luminal index up to 0.5; straight to convex, lateral sides bearing a disc-like ornamentation near mid-length, up to 60  $\mu$ m in thickness and 130  $\mu$ m in width (up to 33% of the width of columnal).

*Discussion.*- Columnals H differ from columnals B in the presence of a disc-like ornamentation near the mid-length of their lateral side. Others eocrinoids also bear a lateral flange on the lateral side of at least some columnals (e.g. *Ridersia watsonae* Jell *et al.* 1985),

but this ornamentation never represents up to 33 % of the width of the ossicle as in the columnals described herein.

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

#### **Columnal?** I

## Pl. XLVI/10-11

Studied material.- 1 ossicle coated and replaced by iron oxides

*Description.*- Cylindrical (circular transverse section, straight to slightly convex lateral sides) holomeric-columnal(?); height index about 0.9 (about 1000  $\mu$ m in diameter, 925  $\mu$ m in height); zig-zag suture; articulum composed of 2 opposite convex zones separated by V-shaped (crenella?) notch running diametrically through the face; convex and concave zones of the two facet aligned; central circular-lumen unknown (probably filled by adhering sediment).

*Discussion.*- This ossicle differs from the columnals F in having only 2 convex areas by face. Nevertheless, due to the possible absence of an axial canal, it is impossible to conclude confidently if this ossicle belongs to the stem of any pelmatozoan echinoderm.

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 1 section (Le<sub>1</sub>/27), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (age after Geyer, 1990b; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

# Order, family, gen. et sp. indet. 'Pelmatozoan' (eocrinoidal?) holdfast

PL. XLVII/11-Pl. XLVIII/12

Studied material.- 5 ossicles coated and replaced by iron-oxides.

Description.- Single-piece conical holdfast from 625 to 1600 µm in diameter, about 300 to 1000 µm in height, generally with slight asymmetry resulting of different degree of development and/or irregularities of basal-most portion of the ossicle; lateral sides almost straight (Pl. XLVIII/12) to highly concave (Pl. XLVII/11-Pl. XLVIII/2), the later becoming nearly horizontal toward distal extremity to form a basal encrusting platform and nearly vertical toward stem insertion; stem insertion circular in outline, flat to concave, with central circular lumen (more or less distinct do to stereom or taphonomic filling ?), about 120 to 140 µm in diameter (luminal index about 0.3 down to 0.2 respectively); inferior surface more or less circular in outline, lacking radices but sometimes with irregular, almost digitate (PL. XLVIII/1-5) outer margins, concave, probably leading to central lumen (even if this character is rarely distinct because of frequent filling, as seen in sections of columnal described above); no columnal apparently included in the structure.

Discussion and comparison.- Sumrall et al. (1997) described quite similar (Late Cambrian) holdfast of typical blastozoans morphology from the United States. They differ from the holdfast described herein in their regular shape and convex lateral sides, and sometimes slightly crenulated proximal facet. Nevertheless, such discoidal holdfasts are one of the most abundant attachment structures among 'pelmatozoans' echinoderms and are found either in blastozoans and crinozoans (Brett, 1981; Donovan, 1986, Franzén, 1977). Therefore, their assignation to the eocrinoids is tentative, and mainly influenced by the age of the material and co-occurring plates. Indeed, these holomeric discoid holdfasts, along with the

columnals described above, are the oldest described to date, though Lower-to Middle-Cambrian eocrinoids such as *Lepidocystis*, *Gogia*, and *Acadocinus* have been found attached by stellar holdfasts (hohlwurzeln, Jaekel 1899; holdfast *sensu* Sprinkle, 1973). It is probable, due to fossil co-occurrences, general features and respective diameter that at least some holomeric columnals described above were associated with discoid holdfasts and included in the oldest true meric stem of unknown eocrinoids genus (or genera).

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/14-16), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (after Geyer, 1990; Geyer et al., 1995: p. 82-84).

## Subphylum, class, order family, gen. et sp. indet.

## 'Uniserial', imperforated brachial(?) ossicle

#### **Pl. XLIX/1-6**

Studied material.- 4 ossicles coated and replaced by iron oxides.

*Description.-* 'Uniserial', imperforated brachial(?)-ossicle, about 200 to almost 450  $\mu$ m in thickness, 600 to 1250  $\mu$ m in length, and 500 to 900  $\mu$ m in width, sub-elliptical in outline with adoral V-shaped groove; lateral sides straight to slightly concave, proximal and distal facets flat or slightly concave, with straight suture (synostosial articulation); V-shaped adoral groove, about 300 to 580  $\mu$ m in width and 150 to 325  $\mu$ m in depth, with rounded furrow on its floor (about 85 to 125  $\mu$ m) sometimes bounded by two slightly marked ridges.

*Discussion and comparison.*- Uniserial appendages are characteristic of crinoids. Some crinoids also share with the ossicle described above the general shape, an inner furrow on the floor of the adoral groove (indicating therein the former presence of entoneural nerve cord, Ubaghs, 1978) and synostosial ligamentary articulations. However, the rhipidocystid eocrinoids also bear brachioles completely or partially modified into uniserial appendage with a suppressed suture (at least aborally). Nevertheless, except in *Gogia*, where the brachiolar food groove is large, the advanced blastozoans developed a smaller adoral groove than the ones measured herein, though the latter are only of the size of pinnule groove (Sprinkle, 1973, p. 27). Sprinkle (1973) described arm-like appendages co-occurring with specimens of *Echmatocrinus* (crinoid-like echinoderms following Sprinkle & Collins, 1998; but see Conway Morris, 1993; Ausich & Babcock, 2000) from the Middle Cambrian Burgess Shale. This 'arm' consists of a main branch and lateral 'pinnules', both of which are most probably biserial and therefore differ from the above-described ossicles. In conclusion, because of the lack of more complete material, it seems more convenient to avoid a definitive assignation of these plates, although they exhibit crinoid-like morphology.

Stratigraphic distribution and age: Lemdad 11 section (Le<sub>11</sub>/15), High-Atlas, Hupeolenus to Cephalopyge notabilis biozones, earliest Middle Cambrian (after Geyer, 1990; Geyer *et al.*, 1995: p. 82-84).

# V Remplacements des communautés benthiques

La transition Cambrien inférieur-moyen marque dans certaines plates-formes un remplacement majeur des communautés benthiques qui a parfois été interprété comme un événement d'extinction (Debrenne, 1991). Cette transition a récemment été étudiée en détail à partir des processus d'immigration et de radiation enregistrés par les trilobites, taxon d'intérêt biostratigraphique majeur (voir dernière synthèse *in* Álvaro *et al.*, 2003a). Toutefois, les fluctuations de la biodiversité ne peuvent pas être interpolées à partir de l'analyse d'un seul taxon fossile (les trilobites). Différentes communautés microbiennes traversent également cette transition : elles sont parfois associées aux monticules récifaux à archéocyathes qui disparaissent dans la région étudiée à la base du Cambrien moyen. La transition Cambrien inférieur-moyen est aussi caractérisée par le développement de prairies à échinodermes et éponges dans des milieux non-récifaux, à sédimentation mixte qui traversent la transition sans modifications apparentes. La biodiversité de ces communautés non-récifales a été étudiée ici dans trois plates-formes de la marge occidentale périgondwanienne (région méditerranéenne), qui possèdent différents processus de subsidence et de taux de sédimentation et, par conséquent, ont enregistré une évolution sédimentaire et paléoécologique différente.

# V.1 Plate-forme cantabrique

Les roches sédimentaires du Cambrien inférieur de la nappe d'Esla (zone Cantabrique) se sont déposées sur une rampe homoclinale dans laquelle se mettent en place des bioaccumulations microbiennes qui disparaissent (premier changement de communautés) avec l'apparition dans la partie terminale de barres oolitiques et bioclastiques (Fig. 23). Ces barres ont fourni des trilobites ellipsocephalidés et de nombreux débris de squelettes d'hyolithes (incomplètement phosphatisés donc uniquement visibles en lame mince) et d'hyolithelminthes tels qu'*Hyolithellus* et *Torellella*. Ces barres ont favorisé l'installation de récifs protégés à archéocyathes et calcimicrobes dans lesquels l'assemblage *Epiphyton-Renalcis* assure l'encroûtement primaire du substrat, bien qu'*Epiphyton, Renalcis* et *Girvanella* encroûtent également les archéocyathes (Álvaro et al., 2000b).

Une communauté benthique plus diversifiée se développe juste au-dessus de la disconformité érosive qui délimite dans cette nappe la limite Cambrien inférieur-moyen (second changement de communautés). Elle apparaît au sein des calcaires glauconieux, associée au développement étendu de barres hydrauliques bioclastiques à faible relief. Ces barres sont riches en trilobites (enregistrant l'immigration des paradoxidés), en brachiopodes à coquilles calcaire et phosphatique, en hyolithes (opercules), en spicules d'éponges heteractinidés et hexactinellidés (Eiffelia et Nabaviella), en sclérites de chancelloriidés (Allonia, Archiasterella et Chancelloria), en cambroclaves (Parazhijinites, dernière occurrence), en éoconcharidés? (Cantabria) et d'autres formes énigmatiques (Plicatella). Bien d'échinodermes, reconnaissables notamment à leurs que les pièces propriétés cristallographiques, soient les fossiles les plus abondants en lame mince, aucun fragment n'a paradoxalement pu être identifié avec certitude dans les résidus d'attaque à l'acide de ces packstones. Interprété comme un moulage externe d'une pièce d'échinoderme, Cantabria représenterait le seul reste d'échinoderme phosphatisé. Néanmoins, cette assignation taxinomique est incertaine car la structure des sclérites montre deux couches phosphatiques d'épaisseur constante en lame mince.

La strate (*tiers*) basse domine ces prairies à échinodermes, éponges et chancelloriidés. Elle est composée d'organismes filtreurs (éponges calcaires et brachiopodes) et suspensivores (?chancelloriidés). Les pièces d'échinodermes visibles en lame mince n'ayant pu être identifiées, il est impossible de conclure sur la strate (*tiers*) atteinte par ces suspensivores.

175

L'épifaune mobile était constituées de trilobites, d'hyolithes (comportement alimentaire variable selon la classe; Kouchinsky, 2001), de cambroclaves (?) et, hypothétiquement, d'éonconcharidés (lobopodes prédateurs; Burzin *et al.*, 2001). Cette communauté se développe dans des conditions de haute énergie comparable à celles dans lesquelles apparaît la communauté à trilobites, hyolithes et hyolithelminthes du Cambrien inférieur terminal : elles sont dans les deux cas préservées au sein de barres hydrauliques. La limite Cambrien inférieur-moyen se caractérise non seulement par une augmentation soudaine de la biodiversité (même si la majeure partie des taxons représentés sont également des suspensivores ou des filtreurs, certains présents au Cambrien inférieur), et par une augmentation quantitative en individus, mais également par une restructuration des communautés benthiques.

A la base du Léonien, la plate-forme d'Esla enregistre une transgression et une subsidence modérée qui contrôlent la mise en place des barres bioclastiques. Par la suite, cette tendance s'accompagne d'une activité tectonique qui provoque la subdivision topographique du fond marin en hauts-fonds et *grabens*. Les prairies à échinodermes et éponges se développent sur les hauts-fonds relatifs à productivité carbonatée épisodique (faciès de Barrios, dit "griotte"), tandis que les échinodermes cincta apparaissent dans les communautés plus profondes présentes dans les grabens où l'on retrouve des hyolithes, des brachiopodes et principalement des trilobites (Formation d'Oville). Ces communautés plus profondes présentes (Formation d'Oville). Ces communautés plus profondes présentes dans les grabens où l'on retrouve des hyolithes, des brachiopodes et principalement des trilobites (Formation d'Oville). Ces communautés plus profondes présentes dans les grabens où l'on retrouve des hyolithes, des brachiopodes et principalement des trilobites (Formation d'Oville). Ces communautés plus profondes présentes dans les grabens où l'on retrouve des hyolithes, des brachiopodes et principalement des trilobites (Formation d'Oville). Ces communautés plus profondes présentes l'immersion généralisée de la plate-forme au cours du Cambrien moyen (Membre de Genestosa ; Zamarreño, 1972).

L'étude des communautés benthiques de la transition Cambrien inférieur-moyen en milieux énergétiques similaires montre un remplacement drastique. Néanmoins, seuls les microfossiles originalement phosphatiques et secondairement phosphatisés ont pu être analysés : les coquilles d'hyolithes du Cambrien inférieur et les pièces d'échinodermes, par exemple, n'ont pu faire l'objet d'une description systématique détaillée. Enfin, le pouvoir de résolution de la biostratigraphie basée sur les trilobites est insuffisant pour estimer la lacune stratigraphique associée à la discontinuité présente à la base du Cambrien moyen. Néanmoins, les valeurs isotopiques en Sr et C ne montrent aucune anomalie significative au niveau de la discontinuité, ce qui suggère un hiatus stratigraphique non significatif (Shields *et al.*, 2004). Toutefois, la relation entre l'information géochimique et l'information biostratigraphique est si variable que cette implication doit être considérée avec précaution.

Fig. 23 (page suivante). Synthèse des remplacements des communautés benthiques observés au sein de la plate-forme cantabrique au cours de la transition Cambrien inférieur- moyen et contrôles relatifs (voir le texte pour références).

(Next page) Summary of benthic community replacements recorded on the Cantabrian platform across the Lower-Middle Cambrian transition and related controls (see text for references).

177



## V.2 Plate-forme ibérique

Les prairies à échinodermes et éponges apparaissent dans la partie terminale du Cambrien inférieure des chaînes Ibériques après la progradation des dépôts littoraux qui caractérisent la Formation de Daroca (Bilbilien inférieur; Fig. 24). Les squelettes étudiés ont été extraits de plusieurs bancs calcaires de la Formation Valdemiedes de part et d'autre de la limite Cambrien inférieur-moyen (M<sub>3</sub>/5-10; zones à *Hamatolenus (H.) ibericus* et à *Acadoparadoxides mureroensis*, Bilbilien terminal-Léonien basal). Ces calcaires sont caractérisés par des assemblages de bioclastes désarticulés, fragmentés et transportés, limités par des cicatrices érosives. Ces caractères taphonomiques et l'ensemble des caractères sédimentologiques décrits dans le chapitre III suggèrent leur dépôt par l'alternance d'épisodes de développement et de destruction de colonies à échinodermes et éponges par des événements de tempête interrompant des conditions péritidales plus répandues (Álvaro & Vennin, 1997).

Aucun squelette complet ou partiellement articulé n'y a été rapporté. Observées en lame mince, les pièces d'échinodermes consistent en monocristaux calcitiques fortement poreux (stéréome), dont les pores sont généralement remplis par un ciment calcitique en continuité optique, parfois entourées d'un anneau épitaxial. On reconnaît des plaques thécales d'échinodermes caractérisées par des pores suturaux (aspect "en peigne" en lame mince, Pl. XXXI/10), ainsi que des columnales difficilement différentiables en section des pièces basales d'éocrinoïdes décrites ici, qui représentent les seuls éléments d'échinodermes déterminables après attaque à l'acide.

Les communautés à échinodermes du Bilbilien de la plate-forme Ibérique étaient dominées par des suspensivores, notamment des échinodermes et éponges, mais comprenaient également des brachiopodes à coquilles calcaires et phosphatiques et de rares chancelloriidés. Cette communauté n'a pas montré la présence de structures d'attachement d'échinodermes. Pourtant, la perturbation épisodique et de haute énergie du substrat a engendré la destruction de ces prairies à échinodermes, fournissant ainsi un nouveau substrat par accumulation de pièces squelettiques favorable à l'attachement d'un épibenthos encroûtant (foraminifères à test agglutiné, par exemple, voir ci-dessous). Sprinkle & Guensburg (1995) et Guensburg & Sprinkle (2001) ont suggéré que des surfaces d'attachement indurées, ou au moins coquillières dans des substrats boueux (îlots benthiques sensu Taylor & Wilson, 2002a), étaient requises et constituaient un facteur limitant pour la diversification des échinodermes cambriens. Même si quelques échinodermes étaient préadaptés à l'attachement en tant "qu'épisqueletozoaires" (sensu Taylor & Wilson, 2002b, voir chapitre V.2), les éocrinoïdes (tels que le genres le plus répandu Gogia et Lepidocystis de Laurentie) apparaissent rarement attachés (Guensburg & Sprinkle, 2001).

Les arguments pour l'interprétation de la présence d'une tige différenciée chez *R*.? *mesonesensis* (Bilbilien terminal) sont (1) l'homologie de la pièce basale de sa thèque avec celle de l'éocrinoïde trémadocien *Rhopalocystis*; (2) l'existence d'ouvertures connectées avec un canal axial; et (3) la présence d'une facette proximale entourant l'ouverture du canal axial, ce qui indique, selon Sprinkle (1973), son articulation avec une columnale (pièce de tige). Ainsi les nouvelles espèces décrites ici fournissent des preuves directes de l'existence d'échinodermes possédant une colonne bien différenciée de la thèque dès la fin du Cambrien inférieur sur la marge occidentale périgondwanienne. Ce caractère n'était auparavant connu que dans le Cambrien moyen basal du Danemark (Berg-Madsen, 1986). L'absence de structures d'accrochage ou d'ancrage et la présence latérale de tapis microbiens dans les environnements péritidaux suggèrent que les éocrinoïdes du Bilbilien terminal de la plateforme Ibérique étaient des *mat-stickers (sensu* Seilacher, 1999), autrement dit, que la portion distale effilée et recourbée de leur tige ait été insérée dans les substrats mous (Ubaghs, 1967a), partiellement stabilisés par des films microbiens. Ainsi, les indices provenant des
chaînes Ibériques sont en accord avec les interprétations de Smith (1990), Smith & Jell (1990) et Dornbos & Bottjer (2000, 2001), sur le rôle des tapis microbiens dans la stabilisation des substrats du Cambrien inférieur à moyen.

Ces prairies à échinodermes représentent des communautés non-récifales en substrat mixte peu profond. Leur strate (tiers) supérieure était occupée par des éocrinoïdes pédonculés (Burzin et al., 2001 : tableau 10.1) probablement insérés partiellement dans le substrat stabilisé. Leur colonne permettait aux éocrinoïdes de s'élever au-dessus du substrat et de concurrencer les filtreurs des strates inférieures (par exemple brachiopodes, éponges calcaires, foraminifères; Burzin et al., 2001) à hautes (éponges hexactinellidés) et, en moindre proportion, les chancelloriidés dont le comportement alimentaire reste incertain (Bengtson & Xian-Guang, 2001) De nombreux trilobites protolenidés sont également présents, lesquels constituent l'épifaune mobile au sein de cette communauté. Cette communauté dépendrait de la présence de voiles microbiens stabilisant le substrat, développement apparemment permis par la rareté d'organismes brouteurs, ces derniers n'apparaissant qu'à la base du Léonien dans le secteur étudié. L'action des organismes bioturbeurs et brouteurs au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen conduit à la disparition progressive des communautés microbiennes ('révolution agronomique'; Seilacher & Pflüger, 1994). Le Bilbilien terminal est caractérisé dans les chaînes Ibériques par un apport cyclique en sédiments terrigènes qui interrompent la productivité carbonatée (voir étude cyclostratigraphique in Álvaro et al., 2000c; Álvaro & Vennin, 1997) et par l'influence d'épisodes tectoniques à l'échelle de la plate-forme (Álvaro & Vennin, 1996a).

La base du Cambrien moyen est située au sommet de l'événement Valdemiedes, qui se matérialise par un niveau fin (10 cm d'épaisseur environ) particulièrement riche en siltite et grès à grains fins ( $M_3/9$ ). Cet événement constitue un intervalle de perturbation du milieu et de stress écologique qui coïncide chronologiquement avec un épisode de fracturation

tectonique de la plate-forme ibérique (Álvaro & Vennin, 1996a). Il est suivi d'un épisode écologique de récupération (*recovery interval*;  $M_3/10$ ) caractérisé par la colonisation de la plate-forme par une communauté benthique opportuniste qui varie en fonction du secteur de la plate-forme étudié et qui peut être par exemple composée de brachiopodes à coquille carbonatée et de micro-organismes encroûtants (foraminifères psammosphéridés et vers serpulidés; Clausen & Álvaro, 2002).

Les psammosphaeridés sont présents dans tous les niveaux calcaires étudiés mais connaissent leur acmé (*bloom*) et dominent au cours de cet épisode de récupération postévènement. Ils possèdent une stratégie distincte de dissolution-cimentation au cours de leur développement : leur attachement ne se fait que sur la face extérieure des coquilles, ce qui suggère un comportement épizoaire. De plus, chaque exemplaire est en relation avec une cicatrice observée sur la face interne de la coquille-hôte (Pl. I/7). Bien qu'aucune perforation joignant les deux faces de la coquille n'ait été observée, les dépressions associées sur les surfaces démontrent la dissolution sélective de la coquille-hôte. Toutefois, il ne peut être établi que cette dissolution avait pour but de réutiliser le minéral de la coquille-hôte dans la fabrication de leur test ou si elle est plus simplement une incidence indirecte de la croissance des tests et/ou des coquilles. Malgré la taille réduite des coquilles hôtes, la compétition spatiale était apparemment absente entre les psammosphaeridés, aucun encroûtement mutuel n'ayant été observé.

Contrairement aux psammosphaeridés, les serpulidés ne sont présents que dans le niveau post-événement ( $M_3/10$ ) et représentent jusqu'environ 50 % des résidus d'attaque à l'acide. Ils montrent quelques encroûtements mutuels, rarement identifiables car ils sont généralement étudiés sous forme de tubes fragmentés. Les serpulidés, aux structures érigées et fragiles, se développaient probablement durant les épisodes de basse énergie entrecoupés d'événements de tempête (voir chapitre III.6.2). De plus, ce développement d'organismes

encroûtants épibenthiques semble être lié à un taux de sédimentation faible car les organismes sessiles et épibenthiques sont incapables d'échapper à ne serait-ce qu'une fine couche de sédiment (Kidwell, 1991) et disparaîtraient certainement en cas d'enfouissement rapide. Au contraire, leur croissance indique des épisodes à taux de sédimentation minimal.

Ces organismes encroûtants ne sont jamais observés sur les faces internes et externes d'un même organisme. Ainsi, un encroûtement post-mortem ne peut être identifié. Ces organismes ne sélectionnaient pas leurs hôtes car ils sont trouvés en association avec différents taxons. La multiplication de ces organismes encroûtants était facilitée par la présence de squelettes complets ou désarticulés qui leurs fournissaient des "îlots" de substrat dur au sein d'un substrat boueux et mou. Les accumulations de coquilles auraient ainsi transformé le biotope en un habitat à la microtopographie complexe favorisant le développement de nombreuses niches écologiques.

Ce niveau de récupération se caractérise également par l'apparition du trilobite *Acadoparadoxides mureroensis* (taxon index de la base du Cambrien moyen ibérique) et des mollusques helcionelloïdés. Il est suivi d'un retour graduel à une biodiversité élevée dominée à nouveau par des prairies à échinodermes et éponges, lesquelles ne montrent hélas aucun processus diagénétique permettant l'extraction de microfossiles calcitiques par attaque à l'acide.

Dans les chaînes Ibériques, la transition Cambrien inférieur-moyen (Bilbilien-Léonien) se caractérise par le développement de prairies à échinodermes, avec une diminution progressive du taux de productivité carbonatée en milieu peu profond associée au caractère transgressif du Léonien (Fig. 24). De plus, une importante phase tectonique synsédimentaire est enregistrée dans la région méditerranéenne occidentale au cours de cet intervalle. Elle engendre l'installation d'une topographie irrégulière du fond marin constituée d'une mosaïque de hauts-fonds et grabens. Le caractère transgressif du Léonien terminal est en accord avec

l'apparition progressive de cincta, échinodermes suspensivores épibenthiques qui ont dominé les environnements plus distaux et profonds, de plus faible énergie et à substrats boueux (Friedriech, 1993; Liñán *et al.* 1996). Les prairies à échinodermes et éponges se sont quant à elles maintenues sur les hauts fonds relatifs où persiste une production carbonatée épisodique (faciès "griotte", Léonien terminal à Caesaraugustien basal) avant l'effondrement final de la plate-forme au cours du Caesaraugustien moyen (Formation de Murero).

En résumé, la transition Cambrien inférieur-moyen de la plate-forme Ibérique ne montre pas de remplacement significatif des communautés benthiques. Cet intervalle peut être caractérisé par : (1) la mise en place de prairies à échinodermes et éponges qui ont traversé la transition et ont persisté jusqu'au Caesaraugustien inférieur, (2) le maintient des microbialites qui disparaissent au sein de la Formation de Mansilla (Léonien), et (3) un remplacement progressif des faunes endémiques de trilobites par des faunes à caractère plus cosmopolite (Álvaro et al., 1999). La limite Cambrien inférieur-moyen y est caractérisée par l'événement Valdemiedes matérialisé par un banc de matériel terrigène plus grossier à échelle décimétrique. Cet événement, parfois considéré comme une extinction (Liñán et al., 1993a), correspond à un niveau de stress écologique provoquant la disparition provisoire des communautés à échinodermes et éponges mises en place dès la fin du Bilbilien. En effet, ces communautés réapparaissent après un épisode de récupération caractérisé par des faunes opportunistes (coquinas monospécifiques). De plus, certains trilobites endémiques (protolénidés et ellipsocephalidés) traversent la limite Cambrien inférieur-moyen avant de disparaître et coexistent avec l'immigration des paradoxididés (Álvaro et al., 1999; Clausen, 2004).

Fg. 24 (page suivante). Synthèse des remplacements des communautés benthiques observés au sein de la plate-forme ibérique au cours de la transition Cambrien inférieur- moyen et contrôles relatifs (voir le texte pour références).

<sup>(</sup>Next page) Summary of the benthic community replacement recorded in the Iberian platform across the Lower-Middle Cambrian transition and related controls (see text for references).



## V.3 Plate-forme de Lemdad (Bassin du Souss)

Le Cambrien inférieur terminal (biozones à *Antatlasia* et *Sectigena sensu* Geyer *et al.*, 1995, ou Ovetien terminal à Bilbilien inférieur selon la charte ibérique, Fig. 14) se caractérise dans le synclinal de Lemdad par la mise en place d'un complexe récifal à archéocyathes et calcimicrobes dans un environnement dominé par des conditions énergétiques faibles (récif d'Ouneïn-C ou "bioherme de la cascade" de la Formation d'Issafen; Debrenne & Debrenne, 1995; Fig. 25). La mise en place d'épisodes de haute énergie associée à une diminution de la profondeur inhibe brusquement le développement de ce complexe qui est alors remplacé par des monticules récifaux à l'échelle métrique (Álvaro, 2002). Ces derniers disparaissent avec l'apparition soudaine de barres et chenaux à matériel volcanoclastique grossier (Formation d'Asrir) qui, par la suite, alternent avec des bancs schisteux à trilobites. Les fossiles restent cependant rares dans la partie la plus terminale de la Formation d'Asrir.

Des colonies à échinodermes et éponges apparaissent à la base de la biozone à *Cephalopyge notabilis* (2<sup>nde</sup> biozone du Tissafinien, Cambrien moyen basal *sensu* Geyer *et al.*, 1995) au sein de bancs calcaires de la Brèche à *Micmacca*. Les fossiles y sont bien préservés, désarticulés mais pas systématiquement fracturés, ce qui suggère un transport variable sur des distances relativement faibles. La préservation des squelettes montrent que ces bancs (barres de bas-angle développées en milieu de haute énergie; Álvaro, 2002) représentent des taphocoenoses qui regroupaient des restes d'organismes provenant majoritairement de secteurs avoisinants à biodiversité élevée (thanatocoenoses allochtones), mais également d'assemblages locaux (thanatocoenoses parautochtones). Ces squelettes, ainsi que les allochèmes (volcanoclastes, intra- et extraclastes), sont parfois recouverts et/ou remplacés par des oxydes de fer. Le développement épisodique de stromatolithes encroûtant des discontinuités érosives, des fractures synsédimentaires et des extraclastes remaniés prove

que les conditions énergétiques étaient variables et parfois suffisamment faibles pour permettre la colonisation du milieu par ces communautés microbiennes opportunistes.

Les prairies à échinodermes et éponges étaient soumises à des courants intensifs et des tempêtes qui entraînaient leur destruction épisodique. La fraction la plus grossière des éléments squelettiques était laissée sur place ou transportée sur de courtes distances, tandis que les plus petits éléments étaient redistribués sur la plate-forme, avec une tendance au déplacement vers le bas de la pente vers les eaux plus profondes.

La faune sessile, dominante, occupait différentes niches écologiques en fonction de la distance avec le substrat et comprenait des organismes suspensivores (*sensu* Debrenne et Zhuravlev, 1997 : édrioasteroïdes, cornutes, hyolithomorphes, éocrinoïdes et chancelloriidés?) et filtreurs (*sensu* Debrenne et Zhuravlev, 1997 : éponges calcaires et hexactinellidés, et brachiopodes). L'épifaune vagile était composée de trilobites, d'halkiéridés (détritivores ou brouteurs; Kouchinsky, 2001) et de cténocystoïdes (échinodermes vagiles filtrant les particules alimentaires à l'interface eau-sédiment selon Guensburg & Sprinkle, 2001). Les hyolithes orthothecimorphes et les helcionelloïdes, à mode de vie variable (Burzin *et al.*, 2001; Kouchinsky, 2001) étaient localement abondants. Enfin, des cambroclaves, hyolithelminthes et d'autres organismes à affinité taxinomique énigmatique constituaient une proportion plus faible de la faune benthique.

Les squelettes désarticulés, mélangés à des lithoclastes, fournissaient des "îlots" de substrat dur latéralement à un substrat plus ou moins ferme. Le milieu était ainsi transformé en un habitat à microtopographie complexe qui a pu faciliter la colonisation par un assemblage d'échinodermes des plus diversifiés : cette communauté comprenait les plus anciens éocrinoïdes à tiges holomériques, cténocystoïdes, cornutes et mitrates(?) rapportés à ce jour.

Les stylophores cornutes montrent ici leur capacité à coloniser des substrats mixtes (carbonatés et silicoclastiques) au-dessus de la limite d'action des tempêtes, des milieux plus proximaux et plus énergétiques que précédemment décrits (Jefferies, 1969; Ubaghs, 1967c, 1987; Lefebvre, 2003). Leur thèque, dont la surface interne était ornementée de protubérances, et leur aulacophore étaient partiellement enfouis dans le substrat, comme le suggère le renforcement du stéréome à la périphérie des pièces brachiales. De puissants muscles en provenance de l'aulacophore proximal souple s'inséraient dans la large concavité proximale du stylocone. Selon Lefebvre (2003), ils permettaient à l'animal de se réorienter afin de maintenir son aulacophore face au courant.

La découverte de pièces de tiges attribuées aux éocrinoïdes établit l'existence de colonnes différenciées et holomériques dès la transition Cambrien inférieur-moyen. Cette existence avait pu être déduite dans les niveaux corrélables de la plate-forme Ibérique (voir cidessus). Ces columnales présentent une morphologie variable : certaines d'entre-elles étaient probablement associées aux structures d'accrochage holomériques décrites dans les même niveaux. A ce jour, les crampons holomériques n'étaient connus que dans le Cambrien supérieur des Etats Unis (Laurentie; Brett *et al.*, 1983; Guensburg & Sprinkle, 2001; Sumral *et al.*, 1997). Ces crampons prouvent que des éocrinoïdes étaient capables d'encroûter les substrats durs tels que les éléments squelettiques, les lithoclastes ou encore des surfaces rocheuses plus importantes. Leur forme plus ou moins irrégulière, voire légèrement digitée, illustre également leur capacité d'adaptation à différents substrats.

Les édrioastéroides du Cambrien inférieur pouvaient se fixer au substrat à l'aide de leur surface dorsale différenciée en ventouse. Tout comme les blastozoaires, il est possible que les édrioastéroides aient pu bénéficier de la stabilisation du substrat par l'activité microbienne, en appliquant un comportement d'encroûtement de tapis microbiens (*'mat encruster' sensu* Seilacher, 1999). Néanmoins, la différenciation de la face ventrale était plus

ou moins avancée selon les groupes et leur permettait un maintient temporaire en substrat ferme à sableux en environnements relativement protégés (*Stromatocystis*) ou une fixation sur des substrats indurés (*Cambraster*; Smith & Jell, 1990).

Enfin, les cténocystoïdes se déplaçaient probablement au sein de substrat non-indurés de milieux distaux, de faible énergie, grâce à des mouvements d'eau générés par leur canal alimentaire (Guensburg & Sprinkle, 2001). Ils sont généralement décrits au sein d'assemblages qu'ils dominent avec les échinodermes cincta, mais où des éocrinoïdes, des stylophores et des édrioastéroïdes sont également décrits en proportion plus faible (d'après Lefebvre & Fatka, 2004).

D'autres pièces encore énigmatiques enrichissent cet assemblage. Cette communauté est relativement analogue à celle du Cambrien supérieur des Etats-Unis (Sumral *et al.*, 1997) également développée sur un substrat variable où se différenciaient, latéralement à un substrat mou, des îlots de substrat dur formés par des galets. Néanmoins, elle en diffère par le développement épisodique de voiles microbiens. La présence épisodique de stromatolithes laisse supposer que ces films microbiens participaient localement à la stabilisation du substrat, ce qui pouvait favoriser l'accrochage des édrioastéroïdes ou d'autres échinodermes éventuels de type "mat-stickers" (Dornbos & Bottjer, 2000, 2001; voir également chapitre V.2). Toutefois, ces films microbiens encroûtent également des surfaces karstiques au sommet de bancs carbonatés (voir ci-dessous), un processus observé dans le Cambrien supérieur des Etats Unis (Brett *et al.*, 1983). Il est intéressant de noter que cet assemblage se caractérise non seulement par l'occurrence des plus vieux représentants connus de certains groupes d'échinodermes, mais que nombre d'entre eux y révèlent une adaptation à des milieux plus énergétiques que précédemment décrits (cornutes et cténocystoïdes).

Les prairies à échinodermes et éponges, ainsi que les faunes associées, disparaissent à la base de la Formation du Jbel Warmast (Cambrien moyen) sus-jacente. Cette formation

marque en effet l'effondrement de la plate-forme et l'arrêt ou diminution drastique de la productivité carbonatée. La faune y est principalement constituée de trilobites et de brachiopodes (voir synthèse *in* Geyer & Landing, 1995; Geyer *et al.*, 1995).

Le sommet de la Brèche à *Micmacca* (base de la Formation du Jbel Warmast) est occupé par un banc calcaire à la base érosive et au sommet microkarstique. Il traduit une chute importante du niveau marin relatif (discontinuité ou *unconformity* régionale; Álvaro, 2002) qui résulte dans la formation de structures de dissolution et permet sa colonisation par des stromatolithes et autres structures algaires cryptiques.

D'ailleurs, des feldspaths parfois anguleux et zonés, déposés au sein de chenaux et barres volcanoclastiques (Formations de Lemdad, d'Asrir et Brèche à *Micmacca* ou encore au sein des récifs à archéocyathes et calcimicrobes (Formation d'Issafen), indiquent la présence d'une activité volcanique épisodique au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen de la vallée de Lemdad (Álvaro, 2002). Comme cet intervalle chronologique correspond à une sédimentation schisteuse (transgressive) dans d'autres parties du Bassin de Souss, les différentes variations du niveau marin enregistrées au sein de la Brèche à *Micmacca* par les alternances de niveaux schisteux à gréseux et de niveaux carbonatés terminées par une exposition subaérienne finale semblent être principalement liées à des phénomènes épirogéniques qui produisent des régressions forcées régionales ainsi qu'à l'évacuation répétée d'important volume de matériel volcanique dans un contexte régional extensif (Geyer & Landing, 1995).

La comparaison des épaisseurs des biozones à *Hupeolenus*, à *Cephalopyge notabilis* et à *Ornamentaspis frequens* (Geyer, 1990b) dans la vallée de Lemdad et dans d'autres secteurs de l'Anti-Atlas où les niveaux calcaires de la Brèche à *Micmacca* ne sont pas décrits et où la sédimentation schisteuse est monotone (Sud-Ouest marocain; Geyer *et al.*, 1995) indique une condensation stratigraphique de la Brèche à *Micmacca* dans le synclinal de Lemdad. D'autre

part, *Polystillicidocyathus erbosimilis*, une espèce appartenant aux "archéocyathes de l'Ounein C" ou "bioherme de la cascade" (Debrenne et al., 1992; Debrenne & Debrenne, 1992, 1995), a pu être identifiée en lames minces et à partir de fragments tridimensionnels extraits du niveau Le<sub>1</sub>/27 (Debrenne, 2004 : commun. pers.). Des archéocyathes ont également été mentionnés dans la Brèche à *Micmacca* de l'Anti-Atlas central (Buggish *et al.* 1978; Debrenne & Debrenne, 1995). Ces archéocyathes appartenant aux biozones à *Antatlasia* et *Sectigena* coïncident avec des trilobites des biozones à *C. notabilis* et *O. frequens* caractérisant un diachronisme. La présence de ces taxons diachrones au sein des bancs calcaire de la Brèche à *Micmacca* caractérise une condensation taphonomique.

Le remaniement des archéocyathes Polystillicidocyathus erbosimilis dans la biozone à O. frequens (Le<sub>1</sub>/27) implique l'érosion épisodique d'une partie de la plate-forme sous l'effet des régressions forcées liées aux mouvements épirogéniques (cf. ci-dessus). Les bioclastes remplacés par des oxydes de fer sont ré-incorporés dans des secteurs paléogéographiques situés latéralement à leur premier dépôt. L'amalgamation érosive de ces phases épirogéniques a favorisé la variation latérale du nombre de bancs carbonatés à l'intérieur de la Brèche à Micmacca (trois bancs dans la section Le<sub>11</sub>, un seul en section Le<sub>1</sub>). Par conséquent, si dans les chaînes Ibériques et dans la région cantabrique une composante partielle des biocœnoses à pu être reconnue à partir des taphocoenoses fossiles, les niveaux carbonatés de la Brèche à Micmacca représentent différents niveaux de condensation taphonomique où se sont mélangés des thanatocoenoses de provenances diverses, ce qui ne permet pas d'interpoler les biocoenoses originales de façon absolue. Toutefois, les trois biozones impliquées dans la Brèche à Micmacca correspondent à la transition Cambrien inférieur-moyen au sens admis dans ce travail. Du fait du manque de contrôle biostratigraphique, aucun remplacement de communautés benthiques ne peut être proposé au cours de cet intervalle. Par contre, l'effondrement final de la plate-forme (drowning) à la base de la Formation du Jbel Warmast (sommet de la Brèche à *Micmacca* selon le concept émendé dans ce travail), qui s'accompagne d'un arrêt des apports en matériel volcanoclastique grossier et d'une domination de la décantation argileuse interrompue épisodiquement par des événements de tempêtes (intercalations calcaires à caractère bioclastique) enregistre un remplacement majeur des communautés benthiques. Malheureusement, ici encore, la condensation taphonomique de la Brèche à *Micmacca* et la disconformité (*unconformity*) régionale située à son sommet ne nous permettent pas d'améliorer la datation de cet événement qui se situerait dans la transition entre les biozones à *Ornamentaspis frequens* et à *Kymataspis arenosa* (transition Tissafinien-Toushamien *sensu* Geyer & Landing, 2004).

Bien qu'au sein de la Brèche à Micmacca du synclinal de Lemdad les éléments squelettiques parautochtones (non remplacés par les oxydes de fer) semblent être identiques aux bioclastes allochtones polyphasiques ferruginisés, une étude de la variation du nombre de niveaux carbonatés au sein de la formation, de sa disparition latérale, et de ses différents assemblages fossiles a été engagée dans des affleurements équivalents de l'Anti-Atlas et du Jbel Sarho afin d'améliorer la connaissance de l'évolution faunique et paléogéographique du Bassin de Souss au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen. Néanmoins, seule une description précise des distributions stratigraphiques des trilobites (FAD-LAD) dans les différentes coupes étudiées offrirait un contrôle biostratigraphique adéquate sur le diachronisme des limites de la Brèche à Micmacca et de la condensation taphonomique contenue dans cette formation. Compte tenu de l'absence des données sur les distributions stratigraphiques des trilobites Hupeolenus, C. notabilis, et O. frequens dans les travaux postérieurs à 1985 (seules des listes fauniques sont présentées par horizon stratigraphique; Geyer, 1990a; Geyer & Landing, 2004; Geyer et al., 1995), les stratotypes définissant les limites entre les biozones respectives (non publiés à ce jour) devraient être établis dans les secteurs marocains où la Brèche à Micmacca est absente, autrement dit là où la Formation du

Jbel Warmast repose directement sur la Formation d'Asrir ou ses équivalents (dénommés "grès terminaux" par Choubert, 1943, 1952).

Fig. 25 (page suivante). Synthèse des remplacements des communautés benthiques observés au sein de la plate-forme de Lemdad au cours de la transition Cambrien inférieur- moyen et contrôles relatifs (voir le texte pour références).

(Next page) Summary of the benthic community replacement recorded in the Lemdad platform across the Lower-Middle Cambrian transition and related controls (see text for references).



## VI Discussion

Les trois plates-formes de la marge périgondwanienne occidentale étudiées dans ce travail (région méditerranéenne occidentale) montrent trois évolutions paléogéographiques différentes, quoique comparables, au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen (Fig. 26). L'apparition et le maintient des prairies à échinodermes et éponges y sont fortement contrôlés par les facteurs paléogéographiques tandis que leur détermination taxinomique est fortement influencée par la diagenèse des calcaires.

La dérive de cette marge périgondwanienne vers le pôle Sud au cours du Cambrien inférieur-moyen (Álvaro *et al.*, 2000a) a eu une influence prépondérante sur les plates-formes, les amenant successivement dans une ceinture sub-tropicale aride favorisant la production carbonatée et évaporitique puis dans une ceinture tempérée à la base du Cambrien moyen, ce qui a directement diminué la productivité carbonatée qui conservera un caractère épisodique jusqu'à sa disparition finale au cours du Caesaraugustien.

Il ressort également de la description des remplacements des communautés benthiques observés que les fluctuations du niveau de la mer relatif ont eu un effet notoire sur ces processus. Des travaux récents (voir synthèse *in* Álvaro, 2002) ont identifié une tendance régressive au cours du Bilbilien inférieur (zone à *Hupeolenus* de Geyer, 1990a) et transgressive à partir de la transition Léonien-Caesaraugustien au sein des plates-formes de la marge périgondwanienne occidentale, ces deux tendances étant éventuellement séparées par une tendance aggradationelle dans certains secteurs tels que les chaînes Ibériques et la région Cantabrique, Fig. 26). La tendance régressive est ponctuée par une disconformité (*unconformity*) régionale diachrone qui varie chronologiquement de la fin du Bilbilien (partie terminale de la Formation Daroca, chaînes Ibériques) à la transition Bilbilien-Léonien (sommet du membre inférieur de la Formation Láncara dans la plate-forme cantabrique et de la Brèche à *Micmacca* dans le synclinal de Lemdad, bassin du Souss). Ainsi, les trilobites ne

permettant pas une subdivision biostratigraphique suffisamment fine, il est actuellement impossible de corréler avec plus de précision les différents niveaux étudiés de part et d'autre de la limite Cambrien inférieur-moyen.



Fig. 26. Synthèse stratigraphique de la transition Cambrien inférieur-moyen dans les platesformes étudiées de la marge gondwanienne occidentale (région méditérranéenne occidentale; modifié d'après Álvaro, 2002).

Startigraphic synthesis of the Lower-Middle Cambrian transition in the studied platforms of the western Gondwana margin (western mediterranean region; modified after Álvaro, 2002).

Seule la plate-forme ibérique a connu une sédimentation mixte relativement continue au cours de la transition : l'événement Valdemiedes ne représente qu'un bref épisode d'augmentation en matériel terrigène qui se traduit par un stress écologique temporaire sans influence majeure sur le remplacement des faunes benthiques, dont les trilobites et autres membres des communautés à échinodermes et éponges. La transition Cambrien inférieurmoyen de la plate-forme cantabrique est marquée par une discontinuité stratigraphique dont la durée, non-significative selon l'information géochimique (voir chapitre V.2; Shields *et al.*, 2004) se situe au-delà la capacité de résolution de la biostratigraphie. De même, la Brèche à *Micmacca* se caractérise par un nombre variable de bancs carbonatés qui révèlent une condensation stratigraphique et taphonomique encore mal évaluée.

D'autres discontinuités stratigraphiques locales et régionales, décrites à différents niveaux des coupes étudiées, indiquent que les différentes plates-formes ont enregistré une activité tectonique au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen. Cette activité tectonique se traduit par la fracturation des plates-formes ibérique et cantabrique en régime distensif. Les paléotopographies résultantes ont joué un rôle clé dans la productivité carbonatée et le développement (ou le maintient) des communautés benthiques étudiées. Celles-ci se sont développées ou maintenues sur des hauts-fonds relatifs protégés temporairement de l'apport terrigène des sources voisines et de la transgression marine de la base du Cambrien moyen. Cette phase d'instabilité tectonique est spécialement dramatique au Maroc où des mouvements épirogéniques provoquent des régressions forcées allant jusqu'à l'exposition subaérienne favorable au maintient de la productivité carbonatée et au développement des communautés non récifales décrites malgré l'apport d'importantes quantités de matériel volcanique.

D'un point de vue paléoécologique, les prairies à échinodermes et éponges constituent des communautés benthiques diversifiées dominées par les organismes sessiles suspensivores et filtreurs. Ce type d'assemblage faunique (trilobites, échinodermes, éponges, chancelloriidés, et autres microfossiles à squelette minéralisé) est relativement caractéristique des plates-formes carbonatées à mixtes en milieu peu profond au cours du Cambrien (Burzin *et al.*, 2001).

D'autres travaux se sont focalisés sur les faunes d'échinodermes cambro-ordoviciennes du Laurentia (Guensburg & Sprinkle, 1992, 2001 ; Sprinkle & Guensburg, 1995; Sumrall *et al.*, 1997; Dornbos & Bottjer, 2000, 2001) y compris d'age Cambrien inférieur et supérieur alors que les faunes de ces Séries sont très peu connues en Gondwana. Ces connaissances sont basées sur la présence d'affleurements de type *Lagerstätte* à échinodermes, c'est-à-dire des affleurements où les échinodermes sont préservés au moins partiellement articulés. Il résulte de ces travaux, basés principalement sur des exemplaires complets provenant de milieux de faible énergie, le plus souvent schisteux, que les connaissances paléoécologiques actuelles de la dite "radiation" des échinodermes sont directement liées à un biais taphonomique.

L'étude des bioaccumulations déposées en milieux de profondeur relativement faible et dominées par les pièces d'échinodermes à préservation exceptionnelle (liée à des processus diagénétiques spéciaux) permet de fournir une information systématique des communautés relatives, même partielle, et de remettre en question les modèles paléoécologiques de l'évolution des échinodermes au cours du Cambrien. L'étude de tels niveaux confirme que les échinodermes étaient abondants et diversifiés sur la marge périgondwanienne occidentale au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen, mais permet de caractériser également leur adaptation à des substrats variables (depuis les substrats boueux et mous à des surfaces endurcies) et leur capacité à coloniser des milieux peu profonds et plus énergétiques.

La transition Cambrien inférieur-moyen est en relation dans cette marge avec la disparition progressive des stromatolithes et d'autres bioconstructions microbiennes ("révolution agronomique", Seilacher & Pflüger, 1994). L'association des échinodermes et des stromatolithes dans les chaînes Ibériques et au Maroc (*edrioasteroid mat-encrusters and eocrinoid mat-stickers*) suggèrent que les échinodermes profitaient de la stabilisation des substrats meubles par l'établissement de tapis microbiens pour coloniser des milieux relativement proximaux, une aptitude également reconnue en Laurentie (Dornbos & Bottjer,

2000, 2001). D'autre part, la microtopographie du substrat développée par l'accumulation des squelettes fossiles et d'autres lithoclastes était également favorable à l'accrochage d'éocrinoïdes, comme le montre la présence de crampons encroûtants. D'autres stratégies d'encroûtements développées par les psammospheridés et serpulidés décrites dans le Bilbilien terminal des chaînes Ibériques confirment le rôle prépondérant de l'encroûtement du substrat en milieu proximal soumis à l'action des vagues et/ou de tempêtes. Cependant, les stylophores, échinodermes épibenthiques non-attachés à forme aplatie, étaient présents latéralement au-dessus du niveau d'action des vagues et de tempêtes. Comme le suggèrent Guensburg & Sprinkle (1992) et Sprinkle & Guensburg (1995) les facteurs environnementaux, principalement le type de substrat, semblent avoir contrôlé la distribution des échinodermes au cours du Cambrien et de l'Ordovicien. Néanmoins, la disponibilité en substrats durs de type hardground ne semble pas constituer un facteur limitant l'évolution des échinodermes au cours du Cambrien comme le suggèrent ces auteurs. En effet, comme le note Rohznov (1994, 2001), les échinodermes sont des organismes pionniers dans la formation de hardgrounds s.s. (surface de substrat carbonaté lithifié de façon synsédimentaire; Wilson & Palmer, 1992) qui se développent à la base de l'Ordovicien, et il existe un feed-back positif entre le développement des hardgrounds et la diversification des organismes encroûtants (initialement les échinodermes). Des blastozoaires (éocrinoïdes?) à tige holomérique étaient adaptés à l'encroûtement des substrats durs isolés (débris squelettiques) dès la base du Cambrien moyen (selon la charte marocaine, Cambrien inférieur selon la charte ibérique) alors que les premières surfaces indurées encroûtées par des échinodermes ne sont décrites qu'au Cambrien moyen voire supérieur (le Cambrien supérieur doit être nommé Furongien après la sélection de cette Série par l'ISCS comme unité chronostratigraphique internationale; Rhoznov, 2001; Brett et al., 1983). La taille restreinte des échinodermes et la chimie des eaux (mers aragonitiques vs calcitiques, Roznhov, 2001; Taylor & Wilson, 2002a) peu favorables

au cours du Cambrien pourraient être des facteurs ayant empêché l'extension des communautés de *hardgrounds* au-delà des zones à îlots (*taphonomic feedback* des épisqueletozoaires et lithozoaires) au sein desquels ils évoluent.

## **VII** Conclusions et perspectives

La transition Néoprotérozoïque-Cambrien représente l'un des épisodes les plus importants dans le développement de la vie sur Terre. Cet événement, au cours duquel l'écosystème marin a subit une réorganisation complète, se caractérise par l'apparition de la quasi-totalité des embranchements connus actuellement ("explosion cambrienne") ainsi que de nombreux autres aujourd'hui disparus. Différentes communautés benthiques se sont ainsi succédées durant cet intervalle : communautés bactériennes, premiers métazoaires à squelette (*small shelly fossils*), premières communautés récifales à archéocyathes, etc. Les contrôles de ces changements restent encore peu connus aujourd'hui. Différentes études ont indépendamment mis en évidence le rôle primordial des facteurs abiotiques, tels que les changements de climats, les variations cycliques du niveau de la mer, les processus tectoniques ou encore l'intensité et le type de volcanisme dans les processus évolutifs biotiques; les processus biotiques eux-mêmes jouant un rôle remarquable dans les changements environnementaux.

Par la suite, la transition Cambrien inférieur-moyen représente une charnière dans le remplacement des communautés benthiques et a parfois été interprétée comme un événement d'extinction (Debrenne, 1991). Dans la marge gondwanienne occidentale, cette transition s'accompagne entre autre d'une diminution progressive de la productivité carbonatée, d'une instabilité tectonique corrélable sur les différentes plates-formes et d'un passage brusque à des conditions de mer ouverte qui favorise l'immigration de faunes à caractère relativement cosmopolite (Álvaro et al., 1999, 2000b, 2003a; Álvaro & Vennin, 2001). Cette transition y a particulièrement été étudiée à partir des communautés benthiques récifales à archéocyathes et calcimicrobes organismes fossiles d'intérêt biostratigraphique et des (trilobites, archéocyathes). Malgré leur large distribution dans plusieurs régions périgondwaniennes, les colonies à échinodermes et éponges du Cambrien inférieur qui colonisèrent les plates-formes peu profondes en régime sédimentaire mixte demeurent relativement peu étudiées. Leur taxa sont généralement préservés désarticulés et remaniés au sein de dépôts hydrodynamiques sous l'influence des vagues et des tempêtes.

L'évolution des communautés non-récifales à échinodermes et éponges a été étudiée au sein de trois plates-formes de la marge gondwanienne occidentale (région méditerranéenne occidentale) qui ont enregistré des conditions géodynamiques et sédimentaires différentes au sein d'unités stratigraphiques carbonatées à mixtes au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen : plate-formes cantabrique (nappe d'Esla, région cantabrique, Nord-Est de l'Espagne), ibérique (unité structurale de Mesones, chaînes ibériques, Nord-Est de l'Espagne) et de Lemdad (synclinal de Lemdad, Haut-Atlas, Maroc). Ces communautés, développées en profondeurs relativement faibles, y ont enregistré une productivité carbonatée épisodiquement importante sous un régime énergétique élevé et sont préservées au sein de bioaccumulations allochtones formées par la destruction et le remaniement de ces communautés sous l'action des vagues et des tempêtes. La présence de processus diagénétiques exceptionnels au sein de ces affleurements (silicification, phosphatisation et ferruginisation) a permis d'aborder l'étude de ces communautés de façon nouvelle après extraction des squelettes désarticulés par attaque de la matrice calcaire à l'acide acétique.

Au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen de la marge gondwanienne occidentale, les échinodermes étaient associés à des brachiopodes, des éponges, des chancelloriidés, des helcionelloïdés, des hyolithes et d'autres microfossiles à squelette minéralisé au sein de communautés benthiques non-récifales diversifiées dominées par les organismes sessiles suspensivores. Malgré leur abondance locale, les études taxinomiques des pièces d'échinodermes isolées n'avaient jamais été entreprises en ce qui concerne les faunes Cambriennes de la zone d'étude. L'étude systématique menée au cours de ce travail a

notamment permis de mettre en évidence les restes des plus anciens stylophores (stylocones et autres éléments distaux de l'appendice de cornutes et de mitrates?), cténocystoïdes (pièces d'apparatus cténoïdes) et éocrinoïdes à tige holomérique (columnales et crampons) décrits à ce jour, mais comprennent également des plaques ambulacraires d'édrioastéroïdes et d'éocrinoïdes.

L'étude des niveaux calcaires à préservation diagénétique exceptionnelle confirme que les échinodermes étaient abondants et diversifiés sur la marge occidentale gondwanienne au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen. Elle permet de caractériser d'une part leur capacité à coloniser des niches écologiques diverses par adaptation à des substrats variables (depuis les substrats boueux et mous à des surfaces endurcies) et le développement de structures leur permettant d'atteindre différents niveaux au-dessus de ce substrat et, d'autre part, leur capacité à coloniser des milieux peu profonds et plus énergétiques que précédemment décrits. Ainsi, ce travail montre le biais taphonomique qui contrôle les connaissances systématiques et paléoécologiques actuelles des communautés à échinodermes au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen : les milieux (souvent schisteux) favorables à la préservation des échinodermes articulés (Brett *et al.*, 1997) ont fait l'objet de la plupart des études, et ont été classiquement considérés comme leurs seules paléobiocoenoses originales.

Cette étude a permis de mieux contraindre l'influence relative des différents contrôles paléogéographiques et paléoécologiques sur le maintient des communautés benthiques nonrécifales à échinodermes et éponges de la marge périgondwanienne occidentale au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen et sur leur disparition postérieure. Elle ne permet pas d'étendre les remplacements observés au sein des trilobites aux différents taxons présent en milieu non-récifal. La dérive de la marge périgondwanienne occidentale vers le pole Sud au cours du Cambrien constitue probablement le facteur majeur des modifications fauniques observées au cours de cette période. Elle engendre une modification successive des facteurs climatiques et sédimentologiques au sein de ses plates-formes.

Une activité tectonique épisodique est enregistrée sur les différentes plates-formes par de nombreuses discontinuités stratigraphiques à échelle locale au cours de la transition Cambrien inférieur-moyen. Cette activité tectonique provoque la fracturation des platesformes cantabrique et ibérique en hauts-fonds et grabens et l'apparition de mouvements épirogéniques au Maroc associés à une activité volcanique épisodique : les hauts-fonds relatifs et zones épirogéniques (régressions forcées), protégés de l'apport en matériel silicoclastique, permettaient le maintient d'une productivité carbonatée et la colonisation par les communautés benthiques non-récifales étudiées. Associée à des fluctuations du niveau marin relatif, cette activité tectonique engendre une tendance régressive-(aggradationnelle)transgressive ponctuée à son sommet par une disconformité régionale diachrone qui marque le début de l'effondrement des différentes plates-formes. L'effondrement final de ces platesformes provoque l'arrêt brutal de la sédimentation carbonatée sur la marge gondwanienne occidentale et le remplacement des prairies à échinodermes et éponges par un assemblage à trilobites, brachiopodes et échinodermes cincta (échinodermes suspensivores épibenthiques qui ont dominé les environnements plus distaux et profonds du Cambrien moyen).

Un troisième facteur ayant influencé l'évolution des communautés benthiques observées est la capacité des processus biotiques eux-mêmes à modifier le milieu. La colonisation de substrats mous par des *eocrinoid mat-stickers* et des *edrioasteroid matencrusters* était facilitée par le développement épisodique de voiles microbiens stabilisant le substrat. Le développement de prairies à échinodermes et éponges, qui alimente le substrat en éléments squelettiques minéralisés, engendre le développement d'une microtopographie

complexe facilitant la diversification de l'assemblage d'échinodermes et favorise dès le Cambrien inférieur (suivant la charte ibérique) un processus de *feed-back* positif entre le substrat et les biocœnoses.

Malheureusement, les trilobites n'offrent pas de subdivisions biostratigraphiques suffisamment fines pour corréler avec plus de précision les différents événements paléogéographiques (discontinuités et disconformités) et paléoécologiques enregistrés dans les différentes plates-formes. Au Maroc, le manque de données biostratigraphiques complètes et la présence de condensations taphonomiques associées à des surfaces d'érosion plus ou moins amalgamées rendent impossible le contrôle biostratigraphique des communautés décrites. L'élargissement de la zone d'étude à l'ensemble des affleurements de l'Anti-Atlas et du Jbel Sarho et, à plus long terme, à d'autres affleurements de la marge périgondwanienne occidentale permettra de mieux appréhender les processus paléogéographiques enregistrés par cette plate-forme et d'envisager une étude paléoécologique plus complète des communautés à échinodermes et microfossiles à squelette minéralisé.

La marge périgondwanienne occidentale, qui dérive vers le pôle Sud depuis des milieux subtropicaux arides à tempérés au cours du Cambrien, offre des enregistrements sédimentaires et fossiles relativement continus et puissants caractérisés par une diagenèse relativement faible. Ces éléments font de l'étude des communautés benthiques non-récifales à échinodermes et éponges développées sur la marge gondwanienne occidentale au cours du Cambrien inférieur et moyen une thématique clé pour la caractérisation de l'impact des facteurs environnementaux et climatiques sur les écosystèmes benthiques par confrontation des données taxinomiques, sédimentologiques, paléogéographiques et géochimiques. Ces communautés sont conservées sous la forme d'accumulation allochtones de *small shelly fossils* (exosquelettes ou parties d'exosquelettes minéralisé au sens large, c'est à dire incluant les pièces de squelette d'échinodermes désarticulés) qui constituent une composante majeure

de la faune cambrienne et apportent la preuve de la biominéralisation (innovation adaptative majeure de l'explosion cambrienne). La caractérisation taxinomique de ces communautés benthiques est fortement influencée par la diagenèse des calcaires. Les processus diagénétiques et épigénétiques des calcaires par lesquels les squelettes carbonatés subissent une transformation minéralogique permettant leur étude tri-dimensionnelle par extraction à l'acide seront analysés. Des taxons à paroi carbonatée et phosphatée de ces communautés seront sélectionnées pour des analyses géochimiques (C, O) susceptibles de fournir des informations paléoclimatologiques (ex. productivité organique, température, pression partielle d'oxygène). Ces données seront complétées par des données de géochimie des carbonates (ex : productivité carbonatée, propriétés chimiques des masses d'eau). L'histoire de la vie au Cambrien est complexe, même à l'échelle de la marge gondawanienne occidentale : seule une étude pluridisciplinaire des différents facteurs paléogéographiques, paléoécologiques et diagénétiques permettra de proposer des modèles de plus en plus robustes pour la compréhension de cette période majeure de l'histoire de la vie sur Terre.

## VIII Références bibliographiques

- Álvaro, J.J. 1994. El Cámbrico Inferior terminal y Medio de las Cadenas Ibéricas. Bioestratigrafía y Paleogeografía. *Doctoral thesis, University of Zaragoza*, 1-250 – [unpublished].
- Álvaro, J.J. 1995. Propuesta de una nueva unidad litoestratigráfica para el Cámbrico Medio-Superior de las Cadenas Ibéricas (NE España): el Grupo Acón. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.)* 90, 95-106.
- Álvaro, J.J. 2002. The Lower-Middle Cambrian transition in the western Mediterranean region: biodiversity and paleogeographic patterns. *Thèse H.D.R., Université des Sciences et Technologies de Lille*, 1-204 [unpublished].
- Álvaro, J.J. & Colchen, M. 2002. Earliest Ordovician pelmatozoan holdfasts from western Europe: the *Oryctoconus* problem revisited. *Eclog. Geol. Helvetiae* 95, 451-459.
- Álvaro, J.J., Elicki, O., Debrenne, F.& Vizcaïno, D. 2002. Small shelly fossils from the Lower Cambrian Lastours Formation southern Montagne Noire, France. *Geobios* 35, 397-409.
- Álvaro, J.J., Elicki, O., Geyer, G., & Rushton, A.W.A. 2003a. Palaeogeographical controls on the Cambrian trilobite immigration and evolutionary patterns reported in the western Gondwana margin. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 195, 5-35.
- Álvaro, J.J., Gozalo, R., Liñán, E. & Sdzuy, K. 1993. The palaeogeography of the northern Iberia at the Lower-Middle Cambrian transition. *Bull. Soc. géol. France* 164, 843-850.
- Alvaro, J.J., Liñán, E., Vennin, E. & Gozalo, R. 1995. Palaeogeographical evolution within a passive margin with syndepositional faulting: the Marianian deposits (Lower Cambrian) of the Iberian Chains (NE Spain). N. Jb. Geol. Paläont., Mh. 9, 521-540.
- Álvaro, J.J., Rouchy, J.M., Bechstädt, T., Boucot, A., Boyer, F., Debrenne, F., Moreno-Eiris, E., Perejon, A. & Vennin, E. 2000a. Evaporitic constraints on the southward drifting

of the western Gondwana margin during Early Cambrian times. *Palaeogeogr.*, *Palaeoclimat.*, *Palaeoecol.* 160, 105-122.

- Álvaro, J.J., Van Vliet-Lanoë, B., Vennin, E. & Blanc-Valleron, M.-M. 2003b. Lower Cambrian paleosols from the Cantabrian Mountains (Northern Spain): a comparison with Neogene–Quaternary estuarine analogues. *Sedim. Geol.* 163, 67-84.
- Álvaro, J.J. & Vennin, E. 1996a. Tectonic control on Cambrian sedimentation in southwestern Europe. *Eclog. Geol. Helv.* 89, 935-948.
- Álvaro, J.J. & Vennin, E. 1996b. Spicules d'éponges et Chancelloriidae Cambriens des Chaînes Ibériques, NE Espagne. *Rev. Micropal.* 394, 293-304.
- Álvaro, J.J. & Vennin, E., 1997. Episodic development of Cambrian eocrinoid-sponge meadows in the Iberian Chains (NE Spain). *Facies* 37, 49-64.
- Álvaro, J.J. & Vennin, E. 1998a. Petrografía y diagénesis de las calizas cámbricas del Grupo Mesones (Cadenas Ibéricas, NE de España). Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Geol.) 93, 33-53.
- Alvaro, J.J. & Vennin, E. 1998b. Stratigraphic signature of a terminal early Cambrian regressive event in the Iberian Peninsula. *Can. J. Earth Sci.* 35, 402-411.
- Álvaro, J.J. & Vennin, E. 2001. Benthic marine communities recorded in the Cambrian Iberian platform, NE Spain. *Palaeontographica, Abt. A* 262, 1-23.
- Álvaro, J.J., Vennin, E., Moreno-Eiris, E., Perejón, A. & Bechstädt, T. 2000b. Sedimentary patterns across the Lower-Middle Cambrian transition in the Esla nappe (Cantabrian Mountains, northtern Spain). *Sedim. Geol.* 137, 43-61.
- Álvaro, J.J., Vennin, E., Muñoz, A., Sánchez-Valverde, B. & Ojeda, J.L. 2000c. Interplay of orbital forcing and tectonic pulses in the Cambrian Iberian platform, NE Spain. *Int. J. Earth Sci.* 89, 366-376.

- Álvaro, J.J. & Vizcaïno, D. 1998. Révision biostratigraphique du Cambrien moyen du versant méridional de la Montagne Noire (Languedoc, France). *Bull. Soc. géol. France* 169, 233-242.
- Álvaro, J.J., Vizcaïno, D. & Vennin, E. 1999. Trilobite diversity patterns in the Middle Cambrian of southwestern Europe: a comparative study. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 151, 241-254.
- Aramburu, C. & García-Ramos, C. 1993. La sedimentación cambro-ordovícica en la Zona Cantábrica (NO de España). *Trab. Geol., Univ. Oviedo* 19, 45-73.
- Aramburu, C., Truyols, J., Arbizu, M., Méndez-Bedia, I., Zamarreño, I., García-Ramos, J.C.,
  Suárez de Centi, C. & Valenzuela, M. 1992. El Paleozoico Inferior de la Zona
  Cantábrica. In: Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, J. & Rábano, I. (eds.), *Paleozoico Inferior de Ibero-América*. Univ. Extremadura Press, Badajoz, 397-421.
- Ausich, W.I & Babcock, L.E. 2000. Echmatocrinus, a Burgess Shale animal reconsidered. Lethaia 33, 92-94.
- Barrande, J. 1846. Notice préliminaire sur le Système silurien et les Trilobites de Bohême. Gerard (Leipzig), Řivnáč (Prague), 97 p.
- Barrande, J. 1887. Système Silurien du centre de la Bohème. Vol. VII. Classe des échinodermes, ordre des Cystidées. Praga-Leipzig, 233 p.

Bassler, R.S. 1935. The classification of the Edrioasteroidea. Smithson. Misc. Collns 93, 1-11.

- Bassler, R.S. 1950. New genera of American Middle Ordovician "Cystoidea". J. Washington Acad. Sci. 40, 273-277.
- Bather, F.A. 1900. The echinoderms. In: Lankester, E.R. (ed.), A Treatise On Zoology, part.3. Adams & Charles Black, London, 1-216.
- Bather, F.A. 1915. Studies in Edrioasteroidea, I-IX, Wimbledon, England, 403 p.
- Bather, F.A. 1918. Eocystis, I. Eocystites primaevus Hartt. Geol. Mag. 5, 4-57.

- Becher, S. 1914. Über statische strukturen und kristalloptische eigentumlichkeiten des echinodermenskeletts. Verh. dt. zool. Ges. 24, 307-327.
- Bechstädt, T. & Boni, M. 1989. Tectonic control on the formation of a carbonate platform: the Cambrian of southwestern Sardinia. *SEPM, Spec. Publ.* 44, 107-122.
- Bechstädt, T. & Boni, M. (eds.) 1994. Sedimentological, stratigraphical and ore deposits field guide of the autochthonous Cambro-Ordovician of southwestern Sardinia. Serv. Geol. Naz., Mem. Descrittive Carta Geol. Italia, vols. I-II, 434 p.
- Bell, B.M. 1980. Edrioasteroidea and Edrioablastoidea. In: Broadhead, T.W. & Waters, J.A. (eds.), *Echinoderms, notes for a short course*. Univ. Tenessee, Dept geol. Sci. Study. Geol. 3, 158-174.
- Bell, B.M. & Sprinkle, J. 1978. *Totiglobus*, an unusual new edrioasteroid from the Middle Cambrian of Nevada. J. Paleont. 52, 243-266.
- Bengtson, S. 1985. Taxonomy of disarticulated fossils. J. Paleont. 59, 1350-1358.
- Bengtson, S. 1986. Siliceous microfossils from the Upper Cambrian of Queensland. Alcheringa 10, 196-216.
- Bengtson, S. 1990. Major events in the history of life Origin of hard parts. In: Briggs,D.E.G. & Crowther P.R. (eds.), *Palaeobiology: A Synthesis*, Blackwell, 24-29.
- Bengtson, S. 1994. The advent of skeletons. In: Bengtson, S. (ed.), *Early Life on Earth*. Nobel Symposium No.84. Colombia University Press, New York, 412-425.
- Bengtson, S., Conway Morris, S., Cooper, B.J., Jell, P.A. & Runnegar, B.N. 1990. Early Cambrian fossils from South Australia. Ass. Australian Palaeont., Mem. 9, 1-364.
- Bengtson, S. & Missarzhevsky, V.V. 1981. Coeloscleritophora a major group of enigmatic Cambrian metazoans. In: Taylor, M.E. (ed.), Short Papers for the 2nd Int. Symposium on the Cambrian System. U.S. Geol. Surv. Open-File Report 81, 19-21.

- Bengtson, S. & Xian-guang, H. 2001. The integument of Cambrian chancellorriids. Acta Palaeont. Polonica 46, 1-22.
- Berg-Madsen, V. 1986. Middle Cambrian cystoid (sensu lato) stem columnals from Bornholm, Denmark. *Lethaia* 19, 67-80.
- Billings, E. 1858. On the Asteriadae of the Lower Silurian rocks of Canada. Geol. Surv. Canada, Figures and Descriptions of Canadan organic remains 3, 75-85.
- Billings, E. 1871. On some new species of Palaeozoic fossils. Canad. Natur. 6, 213-223, 240.
- Bondon, J. & Nelter, L. 1933. Sur la série cambrienne des plateaux de Draa (Sud marocain) et la présence du Georgien dans cette série. *C.R. Acad. Sci.* 197, 170-172.
- Boudda, A. & Choubert, G. 1972. Sur la limite inférieur du Cambrien au Maroc. C.R. Acad. Sci. (D) 275, 5-8.
- Bowerbank, J.S. 1864. A monograph of the British Spongiadae. Volume 1. Ray Society, London, 289 p.
- Brady, H.B. 1881. Notes on some of the reticularian Rhizopoda of the Challenger Expedition.
  Part III.1 Classification. 2 Further notes on new species. *Quat. J. of Micr. Sci., new ser.*21, 31-71.
- Brasier, M.D. 1984. Microfossils and small shelly fossils from the Lower Cambrian Hyolithus limestones at Nuneaton, English Midlands. *Geol. Mag.*121, 229-253.
- Brett, C.E. 1981. Terminology and functional morphology of attachment structures in pelmatozoan echinoderms. *Lethaia* 14, 343-370.
- Brett, C.E., Liddell, W.D. & Derstler, K. L. 1983. Late Cambrian hard substrate communities from Montana/Wyoming: the oldest known hardground encrusters. *Lethaia* 16, 281-289.

- Brett, C.E., Moffat, H.A., Taylor, W.L. 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and lagerstätten. In: Waters, J.A. & Maples, C.G. (eds.), Geobiology of Echinoderms. *Paleontol. Soc. Pap.* 3, 147-190.
- Broadhead, T.W. 1982. Reappraisal of class Eocrinoidea (Echinodermata). In: Lawrence, J.M. (ed.), *Echinoderms: proceedings of the international conference*, Tampa Bay, 125-131.
- Bromham, L., Rambaut, A., Fortey, R., Cooper, A. & Penny, D. 1998. Testing the Cambrian explosion hypothesis by using a molecular dating technique. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 95, 1286-1289.
- Buggish, W., Marzela, C. & Hügel, P. 1978. Die fazielle und paläogeographische Entwicklung der infrakambrischen bis ordovizischen Sedimente im Mittleren Antiatlas um Agdz (S-Marokkko). Geol. Rundschau 68, 195-224.
- Buggish, W. & Siegert, R. 1988. Paleogeography and facies of the "grès terminaux" (uppermost Lower Cambrian, Anti-Atlas, Morocco). In: Jacobshagen, V.M. (ed.), The Atlas System of Morocco. *Lect. Notes Earth Sci.* 15, 107-121.
- Burzin, M.B., Debrenne, F. & Zhuravlev, A.Y. 2001. Evolution of shallow-water levelbottom communities. In: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York, 217-237.
- Cabibel, J., Termier, H. & Termier, G. 1958. Les échinodermes mésocambriens de la Montagne Noire. Ann. Paléontol. 44, 281-294.
- Carls, P. 1983. La Zona Asturoccidental-Leonesa en Aragón y el macizo del Ebro como prolongación del Macizo Cantábrico. In: Comba, J.A. (ed.), Contribuciones sobre temas generales. *Libro Jubilar J.M. Ríos*, 3, 11–32. IGME, Madrid.
- Caster, K.E. 1952. Concerning Enoploura of the Upper Ordovician and its relation to other carpoid Echinodermata. *Bull. Am. Paleont.* 34, 1-47.
- Chauvel, J. 1966. *Echinodermes de l'Ordovicien du Maroc*. Cahiers de Paléontologie, Ed. du CNRS, Paris, 120 p.

- Chauvel, J. 1971. *Rhopalocystis* UBAGHS: un échinoderme éocrinoïde du Trémadocien de l'Anti-Atlas marocain. *Colloque Ordov-Silur, Brest 1971, Mém. B.R.G.M.* 73, 43-46.
- Chauvel, J. 1978. Compléments sur les échinodermes du Paléozoïque marocain (Diploporites, Eocrinoïdes, Edrioastéroïdes). Notes Mém. Serv. Géol. Maroc 39, 27-78.
- Chauvel, J. 1981. Etude critique de quelques échinodermes stylophores du Massif Armoricain. Bull. Soc. Géol. et Minér. Bretagne C13, 67-101.
- Chauvel, J. & Regnault, S. 1986. Variabilité du Genre *Rhopalocystis* UBAGHS, Eocrinoïde du Trémadocien de l'Anti-Atlas marocain. *Geobios* 19, 863-870.
- Cherchi, A. & Schroeder, R. 1984. Middle Cambrian Foraminifera and other microfossils from SW Sardinia. *Boll. Soc. Paleont. Ital.* 23, 149-160.
- Choubert, G. 1943. Sur le Géorgien de l'Anti-Atlas. C.R. Ac. Sc. 216, 69-70.
- Choubert, G. 1952. Histoire géologique du domaine de l'Anti-Atlas. In: Choubert, G. &
   Marçais, J. (Eds), *Géologie du Maroc*. XIX<sup>e</sup> Congrès Géol. Intern., Alger, 1952. Mon.
   Rég., Ser.3, Maroc, 6, 77-144.
- Choubert, G. & A. Faure-Muret. 1956. Lexique stratigraphique du Maroc. In: Choubert, G. & Furon, R. (Eds), *Lexique stratigraphique international : Afrique, Fascicule 1a/ Maroc.*Masson, Paris, 162 p.
- Choubert, G. & Faure-Muret, A. 1970. Livret-guide de l'excursion sur les corrélations du Précambrien. Notes Mém. Serv. Geól. Maroc 229, 1-259.
- Clausen, S. 2004. Pædomorphic patterns of the Cambrian genus *Alueva* (Trilobita, Ellipsocephalidæ) from the Iberian Chains (NE Spain). *Geobios* 37, 336-345.
- Clausen, S. & Álvaro, J.J. 2002. Encrusting strategies in a Cambrian nonreefal epibenthic community. *Bull. Soc. géol. Fr.* 173, 553-559.
- Cobbold, E.S. 1931. Additional fossils from the Cambrian rocks of Comley, Shropshire. Q. Jl geol. Soc. Lond. 83, 551-573.

- Cocks, L.R.M., McKerrow, W.S. & Van Staal, C.R. 1997. The margins of Avalonia. Geol. Mag. 134, 456-460.
- Comte, P. 1937. La série cambrienne et silurienne du Léon (Espagne). C.R. Ac. Sc. 202, 604-606.
- Conway Morris, S. 1993. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* 361, 219-225.
- Conway Morris, S. 2000. The Cambrian "Explosion":slow-fuse or megatonnage. Proc. Natl. Ac. Sc. 97, 4426-4429.
- Conway Morris, S & Chen Menge. 1991. Cambroclaves and paracarinachitids, early skeletal problematica from the Lower Cambrian of South China. *Palaeontology* 34, 357-397.
- Conway Morris, S, Crampton, J. S., Xiao Bing & Chapman, A. J. 1997. Lower Cambrian cambroclaves (incertae sedis) from Xinjiang, China, with comments on the morphological variability of sclerites. *Palaeontology* 40, 167-189.
- Conway-Morris, S. & Fritz, W.H. 1980. Shelly microfossils near the Precambrian-Cambrian boundary, Mackenzie Mountains, north-west Canada. *Nature* 286, 381-384.
- Conway-Morris, S. & Peel, J.S. 1995. Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of North Greenland and their role in early protostomate evolution. *Phil. Trans. R. Soc London B* 347, 305-358.
- Cripps, A.P. 1991. A cladistic analysis of the cornutes (stem chordates). Zool. J. Linn. Soc. 102, 333-366.
- Cripps, A. & Dailey, P. 1994. Two cornutes from the Middle Ordovician (Llandeilo) of Normandy, France, and reinterpretation of Milonicystis kerfornei. *Palaeontographica A* 232, 99-132.
- David, B. & Mooi, R. 1996. Embryology supports a new theory of skeletal homologies for the phylum Echinodermata. C. R. Acad. Sci. 319, 577-584.

- David, B. & Mooi, R. 1998a. Major events in the evolution of echinoderms viewed by the light of embryology. In: Mooi, R. & Telford, M. (eds.), *Echinoderms: San Francisco*. Balkema, Rotterdam, 21-28.
- David, B. and Mooi, R. 1998b. Evolution within a bizarre Phylum: homologies of the firsts echinoderms. *Am. Zool.* 38, 965-974.
- David, B. & Mooi, R. 1999. Comprendre les échinodermes: la contribution du modèle extraxial-axial. *Bull. Soc. géol. France* 170, 91-101.
- David, B., Lefebvre, B., Mooi, R. & Parsley, R. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory. *Palaeobiology* 26, 529-554.
- David, B., Mooi, R. & Telford, P. J. 1995. The ontogenic basis of Lovén's Rule clarifies homologies of the echinoid peristome. In: Emson, R., Smith, A.B. & Campbell, A. (eds.), Echinoderm research 1995 (Proceedings of the fourth european echinoderms colloquium). A.A. Balkema, Rotterdam, 155-164.

- Debrenne, F. & Debrenne, M. 1995. Archaeocyaths of the Lower Cambrian of Morocco. Beringeria, spec. issue 2, 121-145.
- Debrenne, F., Debrenne, M. & Faure-Muret, A. 1992. Faune d'Archéocyathes de l'Anti-Atlas occidental (bordures Nord et Sud) et du Haut Atlas occidental. Cambrien inférieur. Maroc. *Géol. Medit.* 17, 177-211.
- Debrenne, F. & Reitner, J. 2001. Sponges, cnidarians, and ctenophores. In: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York, 301-325.
- Debrenne, F. & Zamarreño, I. 1970. Sur la découverte d'Archéocyathes dans le Cambrien du NW de l'Espagne. *Breviora. Geol. Asturica* 14, 1-11.

Dawson, J.W. 1868. Acadian Geology, second edition.

Debrenne, F. 1991. Extinction of the Archeocyatha. Hist. Biol. 5, 95-106.

- Debrenne, F. & Zhuravlev, A. Yu. 1997. Cambrian food web: a brief review. Geobios, Mém. spécial 20, 181-188
- Dereims, A. 1898. Note sur les terrains paléozoïques d'Espagne. Recherches géologiques dans le Sud de l'Aragon. Ann. Hébert II, 199 p.
- Destombes, J. 1985. Middle Cambrian. In: Destombes, J., Hollard, H. & Willefert, S. Lower Paleozoic rocks of Morocco. In: Hollard, C.H. (ed.), Lower Paleozoic Rocks of the World. Vol. 4. Lower Paleozoic of North-Western and West Central Africa. John Wiley & Sons, Chichester, 157-184.
- Destombes, J., Hollard, H. & Willefert, S. 1985. Lower Palaeozoic rocks of Morocco. In: Hollard, C.H. (ed.), Lower Palaeozoic rocks of the world. Vol. 4. Lower Palaeozoic of north-western and west central Africa. John Wiley and Sons, Chichester, 157-184.
- Domínguez, P., Jefferies, R.P.S. & Gil Cid, D. 2002. An annotated check-list of genera and species of carpoids. *Coloquios de Paleontología* 53, 33-68
- Donovan, S.K. 1986. Pelmatozoan columnals from the Ordovician of the British Isles, part 1. Monogr. Palaeont. Soc. London 138, 1-68.
- Donovan, S.K. 1989. Pelmatozoan columnals from the Ordovician of the British Isles, part 2. Monogr. Palaeont. Soc. London 142, 69-114.
- Donovan, S.K. & Paul, C.R.C. 1982. Lower Cambrian echinoderm plates from Comley, Shropshire, England. *Geol. Mag.* 119, 611-614.
- Doré, F. & Reid, R.E. 1965. *Allonia tripodophora* nov. gen., nov. sp., nouvelle éponge du Cambrien inférieur de Carteret (Manche). C.R. somm. séances Soc. géol. France 1965, 20-21.
- Dornbos, S.Q. & Bottjer, D.J. 2000: Evolutionary paleoecology of the earliest echinoderms: helicoplacoids and the Cambrian substrate revolution. *Geology* 28, 839-842.
- Dornbos, S.Q. & Bottjer, D.J. 2001: Taphonomy and environmental distribution of helicoplacoid echinoderms. *Palaios* 16, 197-204.
- Ducrot, J. & Lancelot, J. 1977. Problème de la limite Précambrien-Cambrien: étude radiochronologique par la méthode U/Pb sur zircons du volcan du Jbel Boho. *Can. J. Earth Sci.* 14, 2771-2777.
- Durham, J.W. 1967. Lepidocystoids. In: Moore, R.C (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology Pt. S, Echinodermata 1(2)*. Geol. Soc. America, New York, and Univ. Kansas Press, Lawrence, 631-634.
- Durham, J.W. 1971. The fossil record and the origin of the Deuterostomata. Proc. N. Am. Am. Paleontol. Conv. 2, 1104-1132.
- Durham, J.W. 1993. Observations on the Early Cambrian helicoplacoid echinoderms. J. Paleont. 67, 590-604.
- Durham, J.W. & Caster, K.E. 1963. Helicoplacoidea: a new class of echinoderms. *Science* 140, 820-822.
- Dzik, J. 1994. Evolution of 'small shelly fossils' assemblages of the Early Paleozoic. Acta Palaeont. Polonica 39, 247-313.
- Dzik, J. & Orlowski, S. 1995. Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest Middle Cambrian of Poland. Ann. Paléont. 81, 17-35.
- Ebert, T.A. 1975. Growth and mortality of post-larval echinoids. *Amer. Zool.* 15, 755-775 Eichwald, C.E.von. 1830. Vilnae. *Zoologia specialis.* 2, 1-323.
- Gozalo, R. & Liñán, E. 1988. Los material hercínicos de la Cordillera Ibérica en el contexto del Macizo Ibérico. *Est. geol.* 44, 399-404.
- Fatka, O. & Kordule, V. 1984. Acanthocystites Barrande, 1887 (Eocrinoidea) from the Jince
  Formation (Middle Cambrian) of the Barrandian area. Věst. Ústr. Úst. Geol. 59, 299-302.

- Fatka, O. & Kordule, V. 1985. Etoctenocystis bohemica gen. et sp. nov, new ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). Věst. Ústr. Úst. Geol. 60, 225-230.
- Fell, H.B. 1962. A classification of the echinoderms. Tuatara 10, 138-140.
- Fell, H.B. 1963. Phylogeny of the sea-stars. Phil. Trans. R. Soc. B 246, 381-435.
- Fernández Remolar, D.C. 2001. Chancelloridae del Ovetiense Inferior de la Sierra de Córdoba, España. Rev. Esp. Paleont. 16, 39-61.
- Fisher, D.W. 1962. Small conoidal shells of uncertain affinities. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W, Miscellanea*. Geol. Soc. America, Boulder and Univ. Kansas Press, Lawrence, 98-143.
- Foerste, A.F. 1938. Echinodermata. In: Resser, C. E. & Howell, Lower Cambrian Olenellus zone of the Appalachians. *Bull. Geol. Soc. America* 49, 212-213.
- Foucat, M.F. 1966. Localisation du collagène dans le test d'un oursin (Echinoderme). Bull. Acad. R. Belg. Cl. Sci. 52, 316-319
- Franzén, C. 1977. Crinoid holdfasts from the Silurian of Gotland. Lethaia 10, 219-234.
- Franzén-Bengtson, C. 1983. Radial perforations in crinoid stems from the Silurian of Gotland. *Ibid.* 7, 9-13.
- Friedrich, W.P. 1993. Systematik und Funktionsmorphologie mittekambrisher Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria* 7, 3-190.
- Gehling, J.G. 1987. Earliest known echinoderm-a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of south Australia. *Alcheringia* 11, 337-345.
- Geyer, G. 1983. Biostratigraphische und systematisch-paläontologishe Untersuchungen im Grenzbereich Unter-/Mittelkambrium von Marokko.- *Ph.D. diss., Paläont. Inst. Univ. Würzburg*, 229 p. [unpublished].
- Geyer, G. 1989. Late Precambrian to early Middle Cambrian lithostratigraphy of southern Morocco. *Beringeria* 1, 115-143.

- Geyer, G. 1990a. Proposal of formal lithostratigraphical units for the terminal Proterozoic to early Middle Cambrian of southern Morocco. *Newsl. Strat.* 22, 87-109.
- Geyer, G. 1990b. Revised Lower to lower Middle Cambrian biostratigraphy of Morocco. *Newsl. Strat.* 22, 53-70.
- Geyer, G. 1990c. Die marokkanischen Ellipsocephalidae (Trilobita: Redlichiida). Beringeria 3, 1-363.
- Geyer, G. & Landing, E. 1995. The Cambrian of the Moroccan Atlas regions. *Beringeria*, *Spec. Issue* 2, 7-46.
- Geyer, G. & Landing, E., 2004, A unified Lower-Middle Cambrian chronostratigraphy for West Gondwana. Acta Geol. Polonica 54, 179–218.
- Geyer, G., Landing, E. & Heldmaier, W. 1995. Faunas and depositional environments of the Cambrian of the Moroccan Atlas region. *Beringeria, Spec. Issue* 2, 47-120.
- Geyer, G. & Palmer, A.R. 1995. Neltneriidae and Holmiidae (Trilobita) from Morocco and the problem of Early Cambrian intercontinental correlation. *J. Paleont*. 69, 459-474.
- Geyer, G. & Shergold, J.H. 2000. The quest for internationally recognized divisions of Cambrian time. *Episodes* 23, 188-195.
- Giese, A.C. 1967. Changes in body-component indexes and respiration with size in the purpuple sea-urchin Strongylocentrotus purpuratus. *Physiol. Zool.* 40, 194-200.
- Gietelink, G. 1973. Sedimentology of a linear prograding coastline followed by three highdestructive delta complexes (Cambro-Ordovician, Cantabrian Mountains, NW Spain). *Leidse Geol. Meded* 49, 125-144.
- Gill, E.D. & Caster, K.E. 1960. Carpoïd echinoderms from the Silurian and Dévonian of Australia. *Bull. Am. Paleont.*41, 71 p.

- Gil Cid, M.D. & Domínguez-Alonso, P. 1998. Carpoidea and Pelmatozoa from the Middle Cambrian of Zafra (SW Spain). In: Mooi, R. & Telford, M. (eds.), *Echinoderms: San Francisco*. Balkema, Rotterdam, 93-98.
- Gisllén, T. 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta, and Chordonia. Zool. Bidrag. Uppsala 12, 199-304.
- Gislén, T. 1947. On the Haplozoa and the interpretation of Peridionites. Zool. Bidrag. Uppsala 25, 402-408.
- Gozalo, R. & Liñán, E. 1988. Los material hercínicos de la Cordillera Ibérica en el contexto del Macizo Ibérico. *Est. geol.* 44, 399-404.
- Grant, R.E. 1836. Animal kingdom. In: Todd, R.B. (ed.), *The Enciclopædia of Anatomy and Physiology*. 1. Gilbert and Piper, London, 107-118.
- Gravestock, D.I., Alexander, E.M., Demidenko, Yu. E., Esakova, N.V., Holmer, L.E., Jago, J.B., Lin Tianrui, Melnikova, L.M., Parkhaev, P. Yu., Rozanov, A. Yu., Ushatinskaya, G.T., Zang Wenlong, Zhegallo, E.A. & Zhuravlev, A. Yu. 2001. The Cambrian biostratigraphy of the Stansburg Basin, South Australia. *Trans. Palaeont. Inst. Moscow* 282, 1-344.
- Grube, A.E. 1851. Annulaten. Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens während der Jahre 1843 und 1844, mit allerhöchster Genehmigung auf Veranstaltungder kaiserlichen Akademie der wissenschaften zu St. Petersburg., 1-24.
- Guensburg, T.E. & Sprinkle, J. 1992. Radiation of Echinodermata. In: Lipps, H. & Signor,
  P.W. (eds), Origin and Early Evolution of the Metazoa. Plenum Press, New York, 374-398.
- Guensburg, T.E. & Sprinkle, J. 2001: Ecologic radiation of Cambro-Ordovician echinoderms.
  In: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R. (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*.
  Columbia University Press, New York, 428-444.

- Gupta, B.K.S. 1999. Systematics of modern Foraminifera. In: Gupta, B.K.S. (ed.), Modern Foraminifera. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 7-36.
- Haeckel, E. 1894. Systematische Phylogenie. Entwurf eines Natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. Thei 1, Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Georg Reimer, Berlin.
- Hao Yichun & Shu Degan. 1987. The oldest known well-preserved Pheodaria (Radiolaria) from southern Shaanxi. *Geoscience* 1, 301-310.
- Heatfield, B.M. 1971. Growth of the calcareous skeleton during regeneration of spines of the sea urchin Strongylocentrotus purpuratus (Stimpson); a light and scanning microscope study. J. Morph.134, 57-90.
- Hemleben, C. & Kaminski, M.A. 1990. Agglutinated foraminifera: an introduction. In: C.
  Hemleben, M.A. Kamisnki, W. Kuhnt & Scott, D.B. (eds.), *Paleoecology, Biostratigraphy, Paleoceanography and Taxonomy of Agglutinated Foraminifera.*NATO ASI Series C 327, 3-11.
- Heredia, S., Bordonaro, O. & Matteoda, E. 1987. Espículas de poríferos de la formación la Cruz, Cámbrico Superior, Departamento. Las Heras, provincia de Mendoza. *Ameghiniana* 24, 17-20.
- Hinde, G.J. 1888. A monograph of the British fossil sponges. Palaeontographica Part II: sponges of the Palaeozoic group, 1887, 93-188.
- Hinz, I. 1987. The Lower Cambrian microfauna of Comley and Rushton, Shropshire, England. *Palaeontographica Abt. A* 198, 41-100.
- Holm, G. 1893. Sveriges Kambrisk-Siluriska Hyolithidae och Conularidae. Sver. Geol. Unders. Afhandlingar och Uppsater 112, 1-172.
- Hupé, P. 1952. Sur les zones de Trilobites du Cambrien inférieur marocain. C.R. Acad. Sci. 235, 480-481.

- Hupé, P. 1953. Classe des Trilobites. In: Piveteau J. (ed.), *Traité de Paléontologie 3*. Bagnolet sur Seine, 44-246 (1-202).
- Hupé, P. 1960. Sur le Cambrien inférieur du Maroc. Rep. XXIth Int. Geol. Congr., Norden 1960, 8, Late Precambrian-Cambrian stratigraphy, Copenhagen, 75-85.
- Hyman, L. 1955. *The invertebrates: Echinodermata*. McGraw Hill Book Co., New-York, 763 p.
- Jaekel, O. 1899. Stammesgeschiste der Pelmatozoen, 1, Thecoidea und Cystoidea. Julius Springer, Berlin, 422 p.
- Jaekel, O. 1901 (1900). Über Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen. Deutsh. Geol. Gesell., Zeitschr., 666-677.
- Jaeckel, O. 1904. Über sogenannte Lobolithen. Z. dt. geol. Ges. 56, 59-63.
- Jaekel, O. 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. Paläont. Z. 3, 1-128.
- Jefferies, R.P.S. 1967. Some fossil chordates with echinoderm affinities. Zool. Soc. London Symposium 20, 163-208.
- Jefferies, R.P.S. 1968. The subphylum Calcichordata (Jefferies, 1967) Primitive fossil chordates with echinoderm affinities. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.* 16, 243-339.
- Jefferies, R.P.S. 1969. *Ceratocystis perneri* Jaeckel A Middle Cambrian Chordate with echinoderm affinities. *Palaeontology* 12, 494-535.
- Jefferies, R.P.S. 1973. The Ordovician fossil *Lagynocystis pyramidalis* (Barrande) and the ancestry of Amphioxius. *Phil. Trans. R. Soc. London* 265, 406-469.
- Jefferies, R.P.S. 1986. *The ancestry of the vertebrates*. British Museum (Natural History) and Cambridge University Press, 376 p.
- Jefferies, R.P.S. 1990. The Solute *Dendrocystoides scoticus* from the Upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. *Palaeontology* 33, 631-679.

Jefferies, R.P.S. 1991. Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordates and bilateralian. In: Bock, G.R. & Marsch, J. (eds.), *Biological asymmetry and handedness* (Ciba Foundation Symposium No. 62). Wiley, New York, 94-127.

Jefferies, R.P.S. 1997. A defense of the calcichordates. Lethaia 30, 1-10.

- Jefferies, R.P.S., Lewis, M. & Donovan, S.K. 1987. Protocystites menevensis a stem-group chordate (Cornuta) from the Middle Cambrian of South Wales. Palaeontology 30, 429-484.
- Jefferies, R.P.S. & Prokop, R.J. 1972. A new calcichordate from the Ordovician of Bohemia and its anatomy, adaptations and relationships. *Biol. J.Linn. Soc.* 4, 69-115.
- Jell, P.A., Burret, C.F. & Banks, M.R. 1985. Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa* 9, 183-208.
- Johnston, G. 1865. A catalogue of the British non-parasitic worms in the collection of the British museum, London.
- Julivert, M., Fontbote, J.M., Ribeiro, A. & Nabais Conde, L.E. 1972 (1974). Mapa tectonico de la Península Ibérica y Baleares, E. 1/ 1.000.000, Memoria explicativa, Instituto geologico y minero de España, 113 p.
- Karpov, S.A. 1990. The system of Protists, Omsk.
- Kesling, R.V. 1967. Cystoids. In: Moore, R. C. (ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, part S, Echinodermata 1(1). Geologica Society of America, Boulder and University of Kansas press, Lawrence, 85-267.
- Kidwell, S.M. 1991. Taphonomic feedback (live/dead interactions) in the genesis of bioclastic beds: keys to reconstructing sedimentary dynamics. In: Einsele, G. Ricken, W. & Seilacher, A. (eds.), *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer-Verlag, Berlin, 268-282.

- Kirshvink, J.L., Magaritz, M., Ripperdan, R.L. & Zhuravlev, A.Yu. 1991. The Precambrian/Cambrian boundary: magnetostratigraphy and carbon isotopes resolve correlation problems between Siberia, Morocco, and South China. *GSA Today* 1, 69-71.
- Klein, J.T. 1734. Naturalis dispositio Echinodermatum. Accessit lucubratiuncula de aculeis Echinorum marinorum, cum spicilegio de Belemnitis. Gedani, Schreiber.
- Kolata, D.R. & Jollie, M. 1982. Anomalocystitid mitrates (Stylophora- Echinodermata) from the Champlainian (Middle Ordovician) Guttenberg Formation of the Upper Mississipi Valley Region. J. Paleont. 56, 631-653.
- Kouchinski, A.V. 2001. Mollusks, hyoliths, stenothecoids, and coeloscleritophorans. In: Zhuravlev, A.Y. & Riding, R (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York, 326-349.
- Lamarck, J.B. 1809. Philosophie Zoologique ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. A paris, chez Dentu, chez l'auteur.
- Landing, E. & Bartowski, K.E. 1996. Oldest shelly fossils from the Taconic allochthon and late Early Cambrian sea-levels in eastern Laurentia. *J. Paleont.* 70, 741-761.
- Lane, N.G. & Macurda, D.B. 1975. New evidence for muscular articulation in Paleozoic crinoids. *Paleobiology* 1, 59-62.
- Lee, J.J. 1990. Phylum granuloreticulosa (Foraminifera). In: Margulis, L., Corliss, J.O., Melkonian, M. & Chapman, D.J. (eds.), Handbook of Protoctista. The Structure, Cultivation, Habitats and Life Histories of the Eukaryotic Microorganisms and their Descendants Exclusive of Animals, Plants and Fungi. A Guide to the Algae, Ciliates, Foraminifera, Sporozoa, Water Molds, Slime Molds and Other Protoctists. Jones and Bartlett Publishers, Boston, 524-548.
- Lefebvre, B. 2000a. Homologies in stylophora: A test of the 'Calcichordate theory'. *Geobios*, 33, 359-364.

- Lefebvre, B. 2000b. A new mitrate (Echinodermata Stylophora) from the Tremadoc of Shropshire (England) and the origin of the Mitrocystitida. *J. Paleont.* 74, 890-906.
- Lefebvre, B. 2003. Functional morphology of stylophoran echinoderms. *Palaeontology* 46, 511-555.
- Lefebvre, B. & Fatka, O. 2003. Paleogeographical and paleoecological aspects of the Cambro-Ordovician radiation of echinoderms in Gondwana Africa and peri-Gondwana Europe. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 195, 73-97.
- Lefebvre, B. & Vizcaïno, D. 1999. New Ordovician cornutes (Echinodermata, Stylophora) from Montagne Noire and Brittany (France) and a revision of the Order Cornuta Jaeckel 1901. *Geobios* 32, 421-458.
- Liñán, E., Fernández-Nieto, C., Gámez, J.A., Gozalo, R., Mayoral, E., Moreno-Eiris, E., Palacios, T. & Perejón, A. 1993a. Problemática del límite Cámbrico Inferior-Medio en Murero (Cadenas Ibéricas, España). *Rev. Esp. Paleont*. (no. extr.), 26-39.
- Liñán, E., Gozalo, R., Gámez, J.A. & Álvaro, J.J. 1992. Las formaciones del Grupo Mesones (Cámbrico Inferior-Medio) en las Cadenas Ibéricas. *Actas III Congr. Geol. España*, 517-523. Salamanca.
- Liñán, E., Perejón, A. & Sdzuy, K. 1993b. The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geol. Mag.* 130, 817–833.
- Liñán, E., Villas, E., Gámez Vintaned, J.A., Álvaro, J.J., Gozalo, R., Palacios, T. & Sdzuy, K.
  1996. Síntesis paleontológica del Cámbrico y Ordovícico del Sistema Ibérico (Cadenas Ibéricas y Hespéricas). *Rev. Esp. Paleont.* (no. extr.), 21-32.
- Linnarsson, J.G.O. 1871. Om några försteningar från Sveriges och Norges 'Primordialzon'. Ofversigt af Konglische Vetenskaps Akademiens Förhandlingar 6, 789-796.

- Littlewood, D.T.J., Smith, A.B., Clough, K.A. & Emson, R.H. 1997. The interrelationships of the echinoderm classes : morphological and molecular evidence. *Biol. J. Linn. Soc.* 61, 409-438.
- Loeblich, A.R. & Tappan, H. 1988. *Foraminiferal genera and their classification*. 2 vols., 970 p., 212 p. + 847pl. Van Nostrand.
- Loi, A., Pillola, G.L. & Leone, F. 1995. The Cambrian and Early Ordovician of south-western Sardinia. *Rend. Semin. Fac. Sci. Univ. Cagliari* 65, 63-81.
- Lotze, F. 1929. Stratigraphie und tectonik des keltiberishen Grundgebirges (Spanien). Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen Mathematish-Physikalische Klasse Neue Folge 14, 320 p.
- Lotze, F. 1945. Zur Gliederung der Varisziden in der Iberischen Meseta. Geotekt. Forsch. 6, 78-92.
- Lotze, F. 1956. Das Präkambrium Spaniens. N. Jb. Geol. Geol. Paläont. Monatschefte 8, 373-380.
- Lotze, F. 1958. Zur stratigraphie des spanishen Kambriums. Geologie 7, 727-750.
- Lotze, F. 1961. Das Kambrium Spaniens. T1: Stratigraphie. Abh. Math. Naturwiss. Kl, 6, 1-498.
- Luo Huilin, Jiang Zhiwen, Wu Xiche, Song Xueliang & Ouyang Lin. 1982. The Sinian-Cambrian boundary in Eastern Yunnan, China. People's Republic of China, 265 p.
- Macurda, D.B. 1976. Skeletal modifications related to food capture and feeding behaviour of the basketstar Astrophyton. *Paleobiology* 2, 1-7.
- Macurda, D.B. & Meyer, D.L. 1975. The microstructure of the crinoid endoskeleton. *Paleont. Contrib. Univ. Kansas* 74, 1-22.
- Macurda, D.B., Meyer, D.L & Roux, M. 1978. The crinoid stereom. In: Moore, R.C. & Teichert, C. (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, part T, Echinodermata 2(1)*.

Geologica Society of America, Boulder, and University of Kansas press, Lawrence, 217-230.

- Magaritz, M., Kirshvink, J.L., Latham, A.J., Zhuravlev, A.Yu. & Rozanov, A.Yu. (1991) Precambrian/Cambrian boundary problem: Carbon isotope correlations for Vendian and Tommotian time between Siberia and Morocco. *Geology* 19, 847-850.
- Malmgrem, A.J. 1867. Annulata polychaeta Spetsbergiae, Grönlandiae, et Scandinaviae hactenus cognita. Frenckell, Helsingfors, 1-127.
- Marek, L. 1963. New knowledge on the morphology of Hyolithes. *Sbornik Geologickych Ved, Paleontoligie* 9, 51-72.
- Mehl, D. 1996. Organization and microstructure of the chancelloriid skeleton: implications for the biomineralization of the Chancelloriidae. *Bull. Inst. Océan., Monaco* (no. spéc.) 14, 377-385.
- Mehl, D. 1998. Porifera and Chancelloriidae from the Middle Cambrian of the Georgina Basin, Australia. *Palaeontology* 41, 1153-1182.
- Mehl, D. & Lehnert, O. 1997. Cambro-ordovician sponge spicule assemblages in the Ordovician of the Argentine Precordillera and paleoenvironmental ties. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 204/2, 221-246.
- Missarzhevsky, V.V. 1981. Early Cambrian hyoliths and gastropods of Mongolia. *Paleont. J.* 1981, 21-28.
- Missarzhevsky, V.V. & Mambetov, A.M. 1981. Stratigraphy and fauna of the Precambrian-Cambrian boundary beds of Malyj Karatau. *Trudy geol. Inst. Leningrad* 326, 1-92.
- Mooi, R. & David, B. 1997. Skeletal homologies of echinoderms. In: Waters, J.A. & Maples,C.G. (eds.), Geobiology of Echinoderms. *Paleontol. Soc. Pap.* 3, 305-335.
- Mooi, R. & David, B. 2000. What a new model of skeletal homologies tells us about Asteroid evolution. *Am. Zool.* 40, 326-339.

- Mooi, R., David, B. & Marchand, D. 1994. Echinoderm skeletal homologies: classical morphology meets modern phylogenetics. In: David, B., Guille, A., Féral, J.-P. & Roux, M. (eds.), *Echinoderms through Time (Proceedings of the eight international echinoderm conference, Dijon, France, 6-10 september 1993)*. A. A.Balkema, Rotterdam, Brookfield, 87-95
- Moore, H.B. 1935. A comparison of thebiology of Echinus esculentus in different habitats. Part III. *Ibid.* 21, 711-719.
- Moreno-Eiris, E., Perejón, A., Rodríguez, S. & Falces, S. 1995. Paleozoic Cnidaria and Porifera from Sierra Morena. Field Trip D. In: Perejón, A. (ed.), VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. Madrid, 68 pp.
- Mostler, H. & Mosleh-Yazdi, A. 1976. Neue Poriferen aus oberkambrischen Gesteinen der Milaformation im Elburzgebirge (Iran). *Geol. Paläont. Mitteil. Univ. Innsbruck* 5, 1-36.
- Neltner, L. 1938. Etudes géologiques dans le Sud marocain (Haut-Atlas et Anti-Atlas). Notes et Mém. Serv. Géol. Maroc 42, 1-298.
- Nichols, D. 1972. The water vascular system in living and fossil echinoderms. *Palaeontology* 15, 519-538.
- Oele, E. 1964. Sedimentological aspects of four Lower Paleozoic Formations in the northern part of the Province of León (Spain). *Leidse Geol. Meded* 30, 1-100.
- Palmer, A.R. 1972. Cambrian trilobites. In: Hallam, A. (ed.), Atlas of Palaeobiogeography.Elsevier, Amsterdam, 3-11.
- Parsley, R.L. 1988. Feeding and respiratory strategies in Stylophora. In: Paul, R.C. & Smith,
  A.B. (eds.), *Echinoderm phylogeny and evolutionary biology*. Clarendon Press, Oxford, 347-361.
- Parsley, R.L. 1991. Review of Selected North American Mitrate Stylophorans (Homalozoa: Echinodermata). *Bull. American Paleont*. 100, 1-57.

- Parsley, R.L. 1997. The echinoderm classes Stylophora and Homoiostela: non Calcichordata.
  In: Waters, J.A. & Maples, C.G. (eds.), Geobiology of Echinoderms. *Paleontol. Soc. Pap.* 3, 225-248.
- Paul, C.R.C. 1968. *Macrocystella* Callaway, the earliest glyptocystitid cystoid. *Palaeontology*, 11, 580-600.
- Paul, C.R.C. 1971. Revision of the *Holocystites* fauna (Diploporita) of N. America. *Fieldiana Geol.* 24, 1-166.
- Paul, C.R.C. & Smith, A.B. 1984. The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biol. Rev.* 59, 443-481.
- Pearse, J.S. & Pearse V.B. 1975. Growth zones in the echinoid skeleton. *Amer. Zool.* 15, 731-753.
- Perejón, A. 1986. Bioestratigrafía de los arqueociatos en España. Cuad. Geol. Ibérica 9, 213-265.
- Perejón, A. 1994. Palaeogeographic and biostratigraphic distribution of Archaeocyatha in Spain. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg* 172, 341-354.
- Perejón, A. & Moreno-Eiris, E. 2003. Arqueociatos del Bilbiliense (Cambrico Inferior) del manto del Esla, Cordillera Cantabrica, Norte de España. Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. (Secc. Geol.) 98, 51-71.
- Pérez Estaún, A. 1973. Datos sobre la sucesión estratigráfica del Precámbrico y la estructura del extremo Sur del Antiforme del Narcea (NW de España). *Breviora Geol. Asturica* 17, 5-16.
- Pérez Estaún, A. & Bastida, F. 1990. Part II. Cantabrian and Palentian Zones. 3. Structure. 3.1 Cantabrian Zone. In: Dallmeyer, R.D. & Martínez García, E. (eds.), *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*. Springer-Verlag, Berlin, 55-68.

Philipp, G.M. 1979. Carpoids – echinoderms or chordates? Biol. Rev. 54, 439-471.

- Pillola, G.L. 1991. Trilobites du Cambrien inférieur du SW de la Sardaigne, Italie. Palaeontogr. Italica 78, 1-174.
- Pompeckj, J.F. 1896. Die fauna des Cambrium von Tejrovic und Skrej in Bohem. Jb. K.-K. geol. Reichsanst., Wien 45, 495-614.
- Porter, S.M. 2004. Halkieriids in Middle Cambrian phosphatic limestones from Australia. J. *Paleont.* 78, 574-590.
- Prokop, R.J. 1962. Akadocrinus nov. gen., nová lilijice z jineckého kambria (Eocrinoidea) [Akadocrinus nov. gen., a new crinoid from the Cambrian of the Jince area (Eocrinoidea)]. Sbornik Ústr. Úst. Geol, Odd. Paleont. 27, 31-41.
- Qian Jianxin & Xiao Bing. 1984. An early Cambrian small shelly fauna from Aksu-Wushi region, Xinjiang. Profess. Papers in Strat. Paleont., Chinese Acad. Geol. Sci. 13, 65-90.
- Qian Yi. 1978. The early Cambrian hiolithids in central and south-west China and their stratigraphical significance. *Mem. Nanjing Inst. Geol. Palaeont.* 11, 1-38.
- Qian Yi. 1989. Stratigraphy and palaeontology of systematic boundaries in China: Precambrian-Cambrian boundary (2). Nanjing University Publishing House, 341 p.
- Qian Yi & Bengtson, S. 1989. Palaeontology and biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucunian stage in Yunnan province, South China. *Fossils and Strata* 24, 1-156.
- Raff, R.A., Field, M.T., Ghiselin, M.T., Lane, D.J., Olsen, G.J., Pace, N.R., Parks, A.L., Parr,
  B.A. & Raff, E.C. 1988. Molecular analysis of distant phylogenetic relationshis in echinoderms. In: Paul, C.R.C. & A.B. Smith (eds.), *Echinoderm Phylogeny and Evolutionnary Biology*. Clarendon Press, Oxford, 29-41.
- Raup, D.M. 1966. The endoskeleton. In: Boolootian, R.A. (ed.), *Physiology of Echinodermata*. J. Wile and Sons (Interscience Publishers), New York, Ch.16.

- Regnéll, G. 1966. Edrioasteroids. In: Moore, R.C. (ed.). *Treatise on invertebrate paleontology: part U, Echinodermata 3(1)*. The Geological Society of America and the University of Kansas Press, Lawrence, Kansas, 136-173.
- Remane, J. 2003. Chronostratigraphic correlations: their importance for the definition of geochronologic units. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 187, 1–12.
- Riding, R. & Zhuravlev, A. Yu. 1995. Structure and diversity of oldest sponge-microbe reefs: Lower Cambrian, Aldan River, Siberia. *Geology* 23, 649-652.
- Rigby, J.K. 1986. Sponges of the Middle Cambrian Burgess Shale (Middle Cambrian), British Columbia. *Palaeontogr. Canad.* 2, 1-105.
- Robison, R.A. 1965. Middle Cambrian eocrinoids from Western North America. J. Paleont. 39, 355-364.
- Robison, R.A. & Sprinkle, J. 1969. Ctenocystoidea: new Class of primitive echinoderms. *Science* 166, 1512-1514.
- Rohznov, S.V. 2001. Evolution of the hardground community. In: Zhuravlev, A.Y. & Riding,
  R. (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York, 238-253.
- Roux, M. 1970. Introduction à l'étude des microstructures des tiges de crinoïdes. *Geobios* 3, 79-98.
- Roux, M. 1971. Recherches sur la microstructure des pédoncules de crinoïdes postpaléozoïques. Travaux du Laboratoire de Paléontologie, Université de Paris, Faculté des Science d'Orsay, 1-86.
- Roux, M. 1974. Les principaux modes d'articulation des ossicules du squelette des crinoïdes pédonculés actuels. Observations microstructurales et conséquences pour l'interprétation des fossiles. C.R. Ac. Sc. 278, 2015-2018.

- Roux, M. 1975. Microstructural analysis of the crinoid stem. *Paleont. Contrib. Univ. Kansas* 75, 1-7.
- Roux, M. 1977. The stalk-joints of Recent Isocrinidae (Crinoidea). Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 32, 45-64.
- Ruta, M. 1997. A new mitrate from the Lower Ordovician of Southern France. *Palaeontology* 40/2, 363-383.
- Salvador, A. 1994. The International Stratigraphic Guide: a guide of stratigraphic terminology and procedure. New york, John Wiley, 214 p.
- Schmidt, H. 1951: Whitehouse's Ur-Echinodermen aus der Cambrium Australiens. *Paläont.* Z. 24, 142-145.
- Schubert, C. 1919. A Lower Cambrian edrioasteroid Stromatocystites walcotti. Smith. Misc. Collns 70, 1-7.
- Schultze, F.E. 1875. Zoologische Ergebnisse der Nord-seefahrt, vom 21 juli bis 9 September,
  1872. I. Rhizopoden. II. Jahresbeerichte Kommission zur Untersuchung der Deutschen
  Meer in Kiel f
  ür die Jahr 1872, 1873, 99-114.
- Sdzuy, K. 1958. Neue Trilobiten aus dem Mittelkambrium von Spanien. Senck. Lethaea 39, 235-254.
- Sdzuy, K. 1968. Trilobites del Cámbrico Medio de Asturias. *Trab. Geol., Univ. Oviedo* 1, 77-133.
- Sdzuy, K. 1969a. Bioestratigrafía de la Griotte cámbrica de los Barrios de Luna (León) y de otras sucesiones comparables. *Trab. Geol., Univ. Oviedo* 2. 45-58.
- Sdzuy, K. 1969b. Unter- und mittelkambrische Porifera (Chancelloriida und Hexactinellida). *Paläont. Z.* 43, 115-147.
- Sdzuy, K. 1971a. Acerca de la correlación del Cámbrico inferior en la Península Ibérica. I Congr. Hispano-Luso-Americano Geol. Econ., sec. 1 (Geol.) 2, 752-768.

- Sdzuy, K. 1971b. La subdivisión bioestratigráfica y la correlación del Cámbrico medio de España. I Congr. Hispano-Luso-Americano Geol. Econ., sec. 1 (Geol.) 2, 769-782.
- Sdzuy, K. 1972. Das Kambrium der acadobaltischen Faunenprovinz Gegenwärtiger Kenntnisstand und Probleme. Z. Geol. Paläont. II 1972, 1-91.
- Sdzuy, K. 1978. The Precambrian-Cambrian boundary beds in Morocco (preliminary report). *Geol. Mag.* 115, 83-94.
- Sdzuy, K. 1995. Acerca del conocimiento actual del Sistema Cámbrico y del límite Cámbrico Inferior-Medio en España. In: Liñán, E. & Gámez-Vintaned, J.A. (eds.), Mem. IV Jorn. Aragon. Paleont. Inst. 'Fernando el Católico' Press, Zaragoza, 253-264.

Shmidt, O. 1870. Grundzuge einer Spongien-Fauna des Atlantischen Gebietes. Leipsig, 1-88.

Shields, G. A., Brown, B., Álvaro, J.J., Brasier, M., Veizer, J. 2004. Isotopic signature of Early-Middle Cambrian extinction events, new data from Europe. 32nd Int. Geol. Congr, Florence. Abs. Vol., electronic version posted on-line on July 20, 2004. http://www.32igc.info/igc32/search.

Seilacher, A. 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. Palaios 14, 86-93.

- Seilacher, A. & Pflüger, F. 1994. From biomats to benthic agriculture: a biohistoric revolution. In: Krumbein, W.E., Paterson, D.M. & Stal, L.J. (eds.), *Biostabilization of Sediments*. Bibliotheks und Informations system der Carl von Ossietzky, Univ. Oldenburg, 97-105.
- Shu, D.G., Conway-Morris, S., Han, J., Chen, L., Zhang, X. L., Zhang, Z.F., Liu, H.Q., Li, Y.
  & Liu, J.-N. 2001. Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian, China). *Nature* 414, 419-424.
- Shu, D.G., Conway-Morris, S., Han, J., Zhang, Z.F. & Liu, H.Q. 2004. Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China. *Nature* 430, 422-428.

- Skovsted, C.B. 2003. The Early Cambrian fauna of North-East Greenland. Geotryckeriet eds., Uppsala.
- Smith, A.B. 1980. Stereom microstructure of the echinoid test. Sp. Pap. Palaeontology 25, 1-81.
- Smith, A.B. 1982: The affinities of the Middle Cambrian Haplozoa (Echinodermata). Alcheringa 6, 93-99.

Smith, A.B. 1984. Classification of the Echinodermata. Palaeontology 27, 431-459.

- Smith, A.B. 1985. Cambrian Eleutherozoan echinoderms and the early diversification of edrioasteroids. *Palaeontology* 28, 715-756.
- Smith, A.B. 1988a. Patterns of diversification and extinction in Early Palaeozoic echinoderms. *Palaeontology* 31, 799-828.
- Smith, A.B. 1988b. Fossil evidence for the relationships of extant echinoderm classes and their times of divergence. In: Paul, C.R.C. & Smith, A.B. (eds.), *Echinoderm Phylogeny* and Evolutionnary Biology. Clarendon Press, Oxford, 85-97.
- Smith, A.B. 1990. Evolutionary diversification nof echinoderms during the early Palaeozoic. In: Taylor, P.D. & Larwood, G.P. (eds.), *Major Evolutionnary Radiations*. Clarendon Press, Oxford, 265-286.
- Smith, A.B. 2004. Echinoderm roots. Nature 430, 411-412.
- Smith, A.B. & Jell, P.A. 1990. Cambrian edrioasteroids from Australia and the origin of starfishes. *Mem. Queens. Mus.* 28, 715-778.

Sollas, W.J. 1875. Sponges. In: Encyclopædia Britannica, 9th ed., London, p.451.

- Spizharski, T.N., Zhuravleva, I.T., Repina, L.N., Rozanov, A. Yu., Tchernysheva, N. Ye & Ergaliev, G.H. 1986. The stage scale of the Cambrian System. *Geol. Mag.* 123, 387-392.
- Sprinkle, J. 1973: Morphology and evolution of blastozoan echinoderms. *Mus. Compar. Zool. Harvard Univ., Spec. Publ.*, 1-283.

Sprinkle, J. 1980. Origin of blastoids: new look at an old problem. Ibid. 12, 528.

- Sprinkle, J. 1992. Radiation of Echinodermata. In: Lipps, J.H. & Signor, P.W. (eds.), Origin and Early Evolution of Metazoan. Plenum Press, New-York, 375-398.
- Sprinkle, J. & Collins, D. 1998. Revision of Echmatocrinus from the middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *Lethaia* 31, 269-282.
- Sprinkle, J. & Guensburg, T.E. 1995. Origin of echinoderms in the Paleozoic evolutionary fauna: the role of substrates. *Palaios* 10, 437-453.
- Sprinkle, J. & Guensburg, T.E. 1997. Early radiation of echinoderms. In: Waters, J.A. & Maples, C.G. (eds.), Geobiology of Echinoderms. *Paleontol. Soc. Pap.* 3, 205-224.
- Sprinkle, J. & Robison, R.A. 1978. Addendum to subphylum homalozoa. Ctenocystoids. In: Moore, R.C (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology Pt. T, Echinodermata 2(3)*.
  Geol. Soc. America, New York, and Univ. Kansas Press, Lawrence, 998-1002.
- Sumrall, C.D. 1997. The role of fossils in the phylogenetic reconstruction of Echinodermata. In: Waters, J.A. & Maples, C.G. (eds.), Geobiology of Echinoderms. *Paleontol. Soc. Pap.* 3, 267-288.
- Sumrall, C.D. & Sprinkle, J. 1999. Ponticulocarpus, a new cornute grade stylophoran from the Middle Cambrian Spence Shale of Utah. J. Paleont. 73, 886-887.
- Sumrall, C.D., Sprinkle, J. & Guensburg, T.E. 1997. Systematics and paleoecology of Late Cambrian echinoderms from the western United States. *J. Paleont.* 71, 1091-1109.
- Sysoiev, V.A. 1962. Cambrian hyoliths from the northern slope of the Aldan Shield. Acad. Sci. USSR, 1-66.
- Taylor, P.D. & Wilson, M.A. 2002a. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth Sci. Rev.* 1274, 1-103.
- Taylor, P.D. & Wilson, M.A. 2002b. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates. *Palaios* 17, 522-525.

- Termier, H. & Termier, G. 1969. Les stromatocystoides et leur descendance : essai sur l'évolution des premiers echinodermes. *Geobios* 2, 131-156.
- Termier, H. & Termier, G. 1980. Modalités de l'évolution des Echinodermes au Cambrien. In Jangoux, M. (ed.). Echinoderms: present and past. A. A. Balkema, Rotterdam, 59-65.
- Thoral, M. 1935. Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire.
   Imprimerie de la Charité, Montpellier, 362 pp.
- Truyols, J., Arbizu, M.A., García-Alcalde, J.L., García López, S., Méndez Bedia, I., Soto, F.
  & Truyols Massoni, M. 1990. The Asturian-Leonese Domain (Cantabrian Zone). Part
  II, Cantabrian and Palentian Zones. In: Dallmeyer, R.D. & Martínez García, E. (ed.), *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*. Springer-Verlag, Berlin, 10-19.
- Ubaghs, G. 1953. Notes sur Lichenoides priscus BARRANDE, éocrinoïde du Cambrien moyen de la Tchécoslovaquie. Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. 29, 1-24.
- Ubaghs, G. 1960. Le genrer *Lingulocystis* THORAL (Echinodermata, eocrinoidea) avec des remarques critiques sur la position systématique du genre *Rhipidocystis* JAEKEL. *Ann. Paléont.* 56, 81-116.
- Ubaghs, G. 1961. Sur la nature de l'organe appelé tige ou pédoncule chez les carpoïdes Cornuta et Mitrata. C.R. Ac. Sc. 253, 2738-2740.
- Ubaghs, G. 1963: *Rhopalocystis destombesi* n. g. n. sp. Eocrinoïde de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien supérieur) du Sud marocain. *Notes Serv. Géol. Maroc* 23, 25-45.
- Ubaghs, G. 1967a. Eocrinoidea. In: Moore, R.C (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology Pt. S, Echinodermata 1(2). Geol. Soc. America, New York, and Univ. Kansas Press, Lawrence, 455-495.

- Ubaghs, 1967b. Stylophora. In : Moore, R.C. (ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology,* part S, Echinodermata 1(2). Geol. Soc. America, New York, and Univ. Kansas Press, Lawrence, 496-565.
- Ubaghs, G. 1967c. Le genre Ceratocystis Jaekel (Echinodermata, Stylophora). Paleont. Contrib. Univ. Kansas 22, 1-16.
- Ubaghs, G. 1967d. General characters of Echinodermata. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology :part S, Echinodermata 1*. Geol. Soc. America, New York, and Univ. Kansas Press, Lawrence, 3-59.
- Ubaghs, G. 1971. Diversité et spécialisation des plus anciens échinodermes que l'on connaisse. *Biol. Rev.* 46, 157-200.
- Ubaghs, G. 1972. Le genre *Balantiocystis* CHAUVEL (echinodermata, eocrinoidea) dans l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire. *Ann. Paléont.* 58, 3-26.

Ubaghs, G. 1975. Early Paleozoic echinoderms. Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 3, 79-98.

- Ubaghs, G. 1978. Skeletal morphology of fossil crinoids. In: Moore, R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology Pt. T, Echinodermata 2(1)*. Geol. Soc. America, New York, and Univ. Kansas Press, Lawrence, 59-216.
- Ubaghs, G. 1979. Trois mitrata (Echinodermata : Stylophora) nouveaux de l'Ordovicien inférieur de Tchécoslovaquie. *Paläont. Z.* 53, 98-119.
- Ubaghs, G. 1981. Réflexions sur la nature et la fonction de l'appendice articulé des "carpoïdes" Stylophora (Echinodermata). Ann. Paléont. (Invert.) 67, 33-48.
- Ubaghs, G. 1987. Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). Ann. Paléont. 73, 1-27.
- Ubaghs, G. 1998. Echinodermes nouveaux du Cambrien supérieur de la Montagne Noire (France Méridionale). *Geobios* 31, 809-829.

- Ubaghs, G. & Robison, R.A. 1988. Homalozoan echinoderms of the Wheeler Formation (Middle Cambrian) of Western Utah. *Paleont. Contrib. Univ. Kansas* 120, 1-18.
- Ubaghs, G. & Vizcaïno, D. 1990. A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. Paleontology 33, 249-256.
- Van der Meer Mohr, C.G. 1969. The stratigraphy of the Cambrian Láncara Formation between the Luna river and the Esla river in the Cantabrian Mountains, Spain. *Leidse Geol. Meded* 43, 233-316.
- Viland, J.C. 1972. Les minéralisations cuprifères de Tanfit et leur cadre géologique régional (Haut Atlas de Marrakech). *Mines Géol.* 36, 5-32.
- Vizcaïno, D. & Lefebvre, B. 1999. Les échinodermes du Paléozoïque inférieur de Montagne Noire: biostratigraphie et paléobiodiversité. *Geobios* 32, 353-364.
- Wada, H. & Satoh, N. 1994. Phylogenetic relationships among extant classes of echinoderms, as inferred from sequences of 18s rDNA, coincide with relationships deduced from the fossil record. J. Mol. Evol. 38, 41-49.
- Walcott, C.D. 1886. Second contribution to the studies on the Cambrian faunas of North America. U.S. Geol. Surv. Bull. 30, 1-225.
- Walcott, C.D. 1911. Cambrian geology and paleontology. II: Middle Cambrian annelids. Smith. Miscell. Coll. 57, 109-144.
- Walcott, C.D. 1920. Cambrian geology and paleontology. IV. Middle Cambrian Spongiae. Smith. Miscell. Coll. 67, 261-364.
- Whitehouse, F.W. 1941. The Cambrian faunas of North-Eastern Australia, part 4: Early Cambrian echinoderms similar to the larval stages of recent forms. *Mem. Queensland Mus.* 12, 1-28.
- Wilson, M.A. & Palmer, T.J. 1992. Hardgrounds and hardground faunas. University of Wales, Aberystwyth, Institute of Earth Studies publications 9, 1-131.

- Woods, I.S. & Jefferies, R.P.S. 1992. A new stem group of chordate from the Lower Ordovician of South Wales, and the problem of locomotion in boot-shaped cornutes. Palaeontology 35, 1-25.
- Wrona, R. 2004. Cambrian microfossils from glacial erratics of King George Island, Antarctica. Acta Palaeont. Pol. 49, 13-56.
- Yates, A.M., Gowlett-Holmes, K.L. & McHenry, B.J. 1992. *Triplicatella disdoma* reinterpreted as the earliest known polyplacophoran. J. Malacol. Soc. Australia 13, 71.
- Yakovlev, N.N. 1956. Pervaya Nakhodka morskoy lilii v Kembrii SSSR. Akad. Nauk SSSR, Doklady 108 726-727.
- Zamarreño, I. 1972. Las litofacies carbonatadas del Cámbrico de la Zona Cantábrica (NW España) y su distribución paleogeográfica. *Trabajos geol.*, *Univ. Oviedo* 5, 1-118.
- Zamarreño, I. & Julivert, M. 1967. Estratigrafía del Cámbrico del Oriente de Asturias y estudio petrográfico de las facies carbonatadas. *Trab. Geol., Univ. Oviedo* 1, 135-163.
- Zhang, X.-G. & Pratt, B.R. 1994. New and extraordinary Early Cambrian sponge spicule assemblage from China. *Geology* 22, 43-46.
- Zhou, M., Zhang, J. & Qian Yi. 2001. Sinian-Cambrian boundary stratigraphy at Gezhongwu, Zhijin county, Ghuizou province, China: phosphorite and small shelly fossils. *Palaeoworld* 13, 209-215.
- Zhuravlev, A.Yu. 1995. Preliminary suggestions on the global Early Cambrian zonation. Beringeria, Spec. Issue 2, 147-160.
- Zhuravlev, A. Yu & Riding, R. 2001. Introduction. In: Zhuravlev, A. Y. & Riding, R. (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York, 1-10.

### IX Planches photographiques (Plates)

### PLATE I / Planche I

- Ventral view of several psammosphaerids, three of them exhibiting sharp concentric growth lines. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, latest Early Cambrian, level M<sub>3</sub>/06, MPZ 01/116. *Vue ventrale de plusieurs psammosphaeridés dont trois montrent des stries de croissance nettes. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien inférieur terminal, niveau M<sub>3</sub>/6, MPZ 01/116.*
- Three psammosphaerid tests without distinct concentric growth lines. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10. *Trois tests attachés, sans strie concentrique visible. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/10.*
- Ventral view of a framework of psammosphaerids that mimic a second wall of the shelled host, partly recrystallized. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/11, MPZ 01/117.

Vue ventrale d'un ensemble de psammosphaeridés recouvrant la coquille hôte d'une seconde "paroi, partiellement recristallisé. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/11, MPZ 01/117

4. Ventral view of a framework of psammosphaerids that mimic a second wall of the shelled host, partly recrystallized upwards. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/05

Vue ventrale d'un ensemble de psammosphaeridés recouvrant la coquille hôte d'une seconde "paroi" dont la partie haute est partiellement recristallisée. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien inférieur terminal; niveau  $M_3/05$ .

- 5. A psammosphaerid test encrusting the dorsal side of a trilobite (meraspis) cranidium. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, latest Early Cambrian, level M<sub>3</sub>/05, MPZ 01/118 Test de psamosphaeridé encroûtant la face dorsale d'un cranidium (stade meraspis) de trilobite. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien inférieur terminal; niveau M<sub>3</sub>/05, MPZ 01/118.
- Several psammosphaerids encrusting a network-shaped skeleton of uncertain affinity. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, latest Early Cambrian; level M<sub>3</sub>/05, MPZ 01/119. *Plusieurs psammosphaeridés encroûtant un squelette en forme de réseau d'affinité incertaine. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien inférieur terminal; niveau M<sub>3</sub>/05, MPZ 01/119.*

 Detail of the interior side of a shell showing an ellipse-shaped scar (arrowed) related to the attachment of the above psammosphaerid. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/120.

Détail de la face intérieure d'une coquille montrant une cicatrice elliptique (flèche) liée à l'attachement d'un psammosphaeridé sur la face opposée. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/120.

 Dorsal view of a psammosphaerid clump partly enveloped by two badly preserved, folded, filamentous microorganisms. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/121.

Vue dorsale d'un ensemble de psammosphaeridés partiellement encroûté par deux microorganismes filamenteux mal préservés. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/121.

- Detail of the inner, irregular surface of a psammosphaerid wall. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/122.
   Détail de la surface interne de la paroi d'un psammosphaeridé. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/122.
- Microstructure of a psammosphaerid wall dominated by quartz grains and secondary mica flakes. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/122. *Microstructure d'une paroi de psammosphaeridé dans laquelle dominent des grains de quartz et , secondairement, des plaquettes de micas. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/122.*
- Serpulid overgrowth. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/123.

Serpulidés amalgamés. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/123.

Detail of the previous figure (boxed area) showing the proximal tube of two serpulids bearing the carbonate crusts used for encrusting an unpreserved shelled host. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/123.

Détail de la figure précédente (surface encadrée) montrant la partie proximale des tubes de deux serpulidés portant la croûte carbonatée utilisée pour encroûter la coquille de l'hôte (nonpréservée). Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/123.

### <u> Plate I / Planche I</u>



#### PLATE II / Planche II

 Serpulid bearing distinct ornamentation patterns: (a) oblique growth lines in juvenile stage, (b) transversal growth lines, (c) longitudinal striae, (d) well-preserved longitudinal furrow in adult stage. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/124.

Serpulidé caractérisé par 4 types distincts d'ornementation : (a) stries de croissance obliques dans la portion juvénile, (b) stries de croissance transversale, (c) stries longitudinale, (d) sillon longitudinal bien préservé dans la portion adulte. Section 3 de Mesones; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/124.

 Serpulid attached to a carbonate crust. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/125.
 Serpulidé attaché à une croûte carbonatée. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale,

Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/125.S

- 3-4. Serpulid overgrowth and carbonate crust (attachment). Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/126-127.
  Serpulidés amalgamés et croûte carbonatée (attachement). Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/126-127.
- 5. Coiled serpulid with carbonate cements contacting the folded tube. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/128. Serpulidé enroulé, différentes parties du tube étant mises en contact par des ciments carbonatés. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/128.
- Transversal section of a scrupled tube showing the external cylindrical wall (w) and the inner matrix filling (m). Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/129.

Section transversale d'un tube de serpulidé montrant la paroi cylindrique (w) et le remplissage de la cavité interne par de la matrice (m). Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/10$ , MPZ 01/129.

- 7. Detail of the previous boxed figure with the wall microstructure composed of prismatic crystals. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/129. Détail de la microstructure de la paroi (surface encadrée de la figure précédente) composée de cristaux prismatiques. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/10, MPZ 01/129.
- 8. Eiffelia araniformis (Missarzhevsky, 1981), spicule. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies, DGO 21116.

Eiffelia araniformis (Missarzhevsky, 1981), spicule. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño', DGO 21116.

9-11 *Eiffelia*? sp., spicules. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 9, 10-11 (same specimen), level Le<sub>1</sub>/27.

Eiffelia? sp., spicules. Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 9, 10-11 (même spécimen), niveau Le<sub>1</sub>/27.

# <u> Plate II / Planche II</u>



### PLATE III / Planche III

1-9. *Eiffelia*? sp., spicules, Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-7, 8-9 (same specimen), level Le<sub>1</sub>/27.

Eiffelia? sp., spicules. Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-7, 8-9 (même spécimen), niveau Le<sub>1</sub>/27.

- 10-11. Eiffelia? sp. (in Álvaro & Vennin, 1996b), spicules. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian, level M<sub>3</sub>/11.
  Eiffelia? sp. (in Álvaro & Vennin, 1996b), spicules. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M<sub>3</sub>/11.
- Class Hexactinellida Shmidt, 1870, Hexactine A, spicule. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/11. Class Hexactinellida Shmidt, 1870, Hexactine A, spicule. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique

orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/11$ .

# Plate III / Planche III



#### PLATE IV/ Planche IV

1-4. Hexactinellid spicules, hexactine A. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/11.

Spicules d'hexactinellidés, hexactine A. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/11$ .

5-7. Hexactinellid spicules, hexactine B. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies, DGO 21117-21119.

Spicules d'hexactinellidés, hexactine B. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño', DGO 21117-21119.

8-12. Hexactinellid spicules, hexactine B. Lemdad 1 and 11 sections, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 8-9, level Le<sub>11</sub>/15; 10-12, level Le<sub>1</sub>/27.
Spicules d'hexactinellidés, hexactine B. Sections 1 et 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 8-9, niveau Le<sub>11</sub>/15; 10-12, niveau Le<sub>1</sub>/27

# Plate IV / Planche IV



#### PLATE V/ Planche V

 1-2. Hexactinellid spicules, hexactine B. Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; Le<sub>1</sub>/27.

Spicules d'hexactinellidés, hexactine B. Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal ; Le<sub>1</sub>/27.

3-8. Hexactinellid spicules, stauract. Lemdad 1 and 11 sections, High-Atlas, earliest Middle Cambrian ; 3-4 (same specimen), global view and detail showing a broken ray with central canal, level Le<sub>1</sub>/27; 5-6 (same specimen), 7-8 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15. Spicules d'hexactinellidés, stauract. Sections 1 et 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen

basal ; 3-4 (même spécimen), vue globale et détail montrant le canal axial d'un rayon cassé, niveau Le<sub>1</sub>/27, 5-6 (même spécimen), 7-8 (même spécimen), niveau Le<sub>11</sub>/15.

 Demosponge spicule, calthrops. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; level M<sub>3</sub>/11.

Spicule de démosponge, calthrops. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/11$ .

- 10-11. Sponge spicule (Class, order, and family unassigned), spicule A. Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 10-11 (same specimen), level Le<sub>1</sub>/27.
  Spicule d'éponge (classe, ordre, famille indet.), spicule A. Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 10-11 (même spécimen), niveau Le<sub>1</sub>/27.
- 12. *Allonnia*? cf. *simplex*; sclerite. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies, DGO 21120.

Allonnia? cf. simplex, sclérite. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño', DGO 21120.

# Plate V / Planche V



#### PLATE VI/ Planche VI

1. *Allonnia*? cf. *simplex*; sclerite. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies, DGO 21121.

Allonnia? cf. simplex, sclérite. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño', DGO 21121.

2-10. Allonnia? tetrathallis (Jiang, in Luo et al., 1982) s.f., sclerites. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies; 2-4 (same specimen), basal and upper views, DGO 21122; 5-6 (same specimen), basal and lateral views, DGO 21123; 7-10, upper and basal views, DGO 21124.

Allonnia? tetrathallis (Jiang, in Luo et al., 1982) s.f., sclérites. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño'; 2-4 (même spécimen), vues basales et supérieures, DGO 21122; 5-6 (même spécimen), vues basale et supérieure, DGO 21123; 7-10, vues basale et supérieure, DGO 21124.

11-12. Allonnia tripodophora Doré and Reid, 1965 s.f.; sclerite. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 11-12 (same specimen), upper and basal views, 'Beleño' facies, DGO 21125.
Allonnia tripodophora Doré and Reid, 1965 s.f.; sclérite. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 11-12 (même spécimen), vues supérieure et basale, faciès 'Beleño', DGO 21125.
# Plate VI / Planche VI



## PLATE VII/ Planche VII

- 1-2. Allonnia tripodophora Doré and Reid, 1965 s.f.; sclerite. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen), upper and lateral views, level Le<sub>11</sub>/14.
  Allonnia tripodophora Doré and Reid, 1965 s.f.; sclérite. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-2 (même spécimen), vues supérieure et basale, niveau Le<sub>11</sub>/14.
- 3-4. . Archiasterella cf. pentactina Sdzuy, 1969 s.f.; incomplete sclerites. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies; 18, upper view, DGO 21126; 19, oblique view, DGO 21127.

Archiasterella cf. pentactina Sdzuy, 1969 s.f.; sclérites incomplètes. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño'; 18, vue supérieure, DGO 21126; 19, vue oblique, DGO 21127.

- 5-11. Chancelloria sp. (sensu Álvaro & Vennin, 1996), sclerites. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; 5-11, upper views, level M<sub>3</sub>/05.
  Chancelloria sp. (in Álvaro & Vennin, 1996), sclérites. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; 5-11, vues supérieures, niveau M<sub>3</sub>/05.
- 12.. *Chancelloria* sp. A; sclerite. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; upper view;'Beleño' facies, DGO 21128.

Chancelloria sp. A; sclérite, Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; vue supérieure; faciès 'Beleño', DGO 21128.

<u> Plate VII / Planche VII</u>



#### PLATE VIII/ Planche VIII

1-4. Chancelloria sp. A; sclerites. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; upper view; 'Beleño' facies;. 1, lateral view, DGO 21129; 2- 3 (same specimen), lateral and basal views; DGO 21130; 4, longitudinal section, DGO 21131.

Chancelloria sp. A; sclérites. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; vue supérieure, faciès 'Beleño'; 1, vue latérale, DGO 21129; 2-3 (même spécimen), vues latérales et basale; DGO 21130; 4, section longitudinale, DGO 21131.

5-7. Chancelloria sp. B; sclerites (1+6), (1+5), and incomplete sclerite (1+7). Esla nappe,
Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; upper view; 'Beleño' facies; upper views,
DGO 21132-21134.

Chancelloria sp. B; sclérites (1+6), (1+5), et sclérite incomplète (1+7). Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; vue supérieure, faciès 'Beleño'; vues supérieures, DGO 21132-21134.

- 8-9. Chancelloria sp. C; sclerite (1+4). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 8-9 (same specimen), upper and lateral views, level Le<sub>11</sub>/16.
  Chancelloria sp. C; sclérite (1+4). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 8-9+ (même spécimen), vues supérieures et latérales, niveau Le<sub>11</sub>/16.
- 10-12. Chancelloria sp. C; sclerites (1+5). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 10-11, upper views, level Le<sub>11</sub>/14; 12, upper view, level Le<sub>11</sub>/15.
  Chancelloria sp. C; sclérites (1+5). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 10-11, vues supérieures (même spécimen), niveau Le<sub>11</sub>/14; 15, vue supérieure, niveau Le<sub>11</sub>/15.



### PLATE IX/ Planche IX

1-6. Chancelloria sp. C; sclerites (1+5). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen), 3, upper and lateral views, level Le<sub>11</sub>/15; 4-5 (same specimen), 6, basal views, level Le<sub>11</sub>/14.

Chancelloria sp. C; sclérites (1+5). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-2 (même spécimen), 3, vues supérieures et latérales, niveau  $Le_{11}/15$ ; 4-5 (même spécimen), 6, vues basales, niveau  $Le_{11}/14$ .

7-12. Chancelloria sp. C; sclerites (1+6). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian;
7-8, 12, upper views, level Le<sub>11</sub>/15; 9, upper view, level Le<sub>11</sub>//16; 10-11, lateral and upper views, level Le<sub>11</sub>/14.

Chancelloria sp. C; sclérites (1+6). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 7-8, 12, vues supérieures, niveau  $Le_{11}/15$ ; 9, vue supérieure, niveau  $Le_{11}/16$ ; 10-11, vues latérales et supérieures, niveau  $Le_{11}/14$ .

# Plate IX / Planche IX



## PLATE X/ Planche X

1-6. Chancelloria sp. C; sclerites (1+6). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen), lateral views, level Le<sub>11</sub>/14; 3-6, basal views, level Le<sub>11</sub>/14.

Chancelloria sp. C?; sclérites (1+6). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-2 (même spécimen), vues latérales, niveau  $Le_{11}/14$ ; 3-6, vues basales,  $Le_{11}/14$ .

- 7-10. Chancelloria sp. C ; sclerites (1+7). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian;
  7, lateral view, level Le<sub>11</sub>/16; 8, basal view, level Le<sub>11</sub>/15; 9-10, basal views, level Le<sub>11</sub>/14.
  Chancelloria sp. C ; sclérites (1+7). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 7, vue latérale, niveau Le<sub>11</sub>/16; 8, vue basale, niveau Le<sub>11</sub>/15;9-10, vues basales, niveau Le<sub>11</sub>/4.
- 11-12 Chancelloria sp. C ?; sclerites (1+7). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; lateral and upper views, Le<sub>11</sub>/14.

*Chancelloria sp. C ?; sclérites (1+7). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; vues latérales et supérieures,* Le<sub>11</sub>/14.

# Plate X / Planche X



### PLATE XI/ Planche XI

1-2. Parazhijnites cf. guizhouensis Qian and Yin, 1984. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen), oblique and lateral views, 'Beleño' facies, DGO 21135.

Parazhijnites cf. guizhouensis Qian and Yin, 1984. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 1-2 (même spécimen), vues obliques et latérales, faciès 'Beleño', DGO 21135.

- 3-4. Hyolithellus sp. Esla nappe, Cantabrian zone, latest Early Cambrian, 3-4 (same specimen), lateral view and detail, ooid/bioclastic limestones, DGO 21136.
  Hyolithellus sp. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien inférieur terminal, 3-4 (même spécimen), vue latéral et détail, calcaires bioclastiques à ooïdes, DGO 21136.
- 5-6. Torellella lentiformis (Sysoiev, 1962). Esla nappe, Cantabrian zone, latest Early Cambrian, 5-6, lateral views, ooid/bioclastic limestones, DGO 21137-21138. Torellella lentiformis (Sysoiev, 1962). Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien inférieur terminal, vues latérales, calcaires bioclastiques à ooïdes, DGO 21137-21138.
- 7-11. Operculum A (hyolita). Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 7-9, oblique and lateral views, two inner and one outer side, 'Beleño' facies, DGO 21139-21141; 10-11 (same specimen), oblique and dorsal views, 'Beleño' facies.

Operculum A (hyolita). Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 7-9, vues obliques et latérales, deux faces internes et une externe, faciès 'Beleño', DGO 21139-21141; 10-11 (même spécimen), vues oblique et dorsale, faciès 'Beleño'.

12. Plicatella margaritus n. gen. n. sp. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; convex face, 'Beleño' facies, DGO 21142.

Plicatella margaritus n. gen. n. sp. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; face convexe, faciès 'Beleño, DGO 21142.

# Plate XI / Planche XI



### PLATE XII/ Planche XII

- 1-8. Plicatella margaritus n. gen. n. sp. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 1-8 (same specimen), 'Beleño' facies, DGO 21142; 1-6, convex face; 7, lateral view; 8, anterior view. Plicatella margaritus n. gen. n. sp. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 1-8 (même spécimen), faciès 'Beleño, DGO 21142; 1-6, face convexe; 7, vue latérale; 8, vue antérieure.
- 9-12. Plicatella margaritus n. gen. n. sp., holotype. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 9-12 (same specimen), concave face, 'Beleño' facies, DGO 21143.
  Plicatella margaritus n. gen. n. sp., holotype. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 9-12 (même spécimen), face concave, faciès 'Beleño, DGO 21143.

Plate XII / Planche XII



### PLATE XIII/ Planche XIII

1-5. *Plicatella margaritus* n. gen. n. sp., holotype. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 1-5 (same specimen), 'Beleño' facies, DGO 21143; 1, concave face; 2 anterior view, 3-5, lateral views.

Plicatella margaritus n. gen. n. sp., holotype. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 1-5 (même spécimen), faciès 'Beleño, DGO 21143; 1 face concave; 2, vue antérieure; 3-5, vues latérales.

- 6-7. Plicatella? sp. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 6-7 (same specimen), convex and concave faces, 'Beleño' facies, DGO 21144.
  Plicatella? sp. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 6-7 (même specimen), faces convexes et concaves, faciès 'Beleño, DGO 21144.
- 8-12. Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., sclerites. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 'Beleño' facies; 8, incomplete plate without preserved wall-junctions, but showing the distinct chaotic meshwork, DGO 21145; 9-10 (same specimen), holotype, dorsal view of a complete plate, and detail of the smooth wall junctions, DGO 21146; 11-12, contact between upper and lateral sides showing the change in diameter of perforations, DGO 21147. Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., sclérites. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño'; sclérite incomplète montrant la nature chaotique du réseau de tubules interne, les jonctions entre les parois des tubes supérieurs n'étant pas préservées, DGO 21145; 9-10 (même spécimen), holotype, vue dorsale d'une plaque complète, et détail des jonctions (lisses) entre les parois des tubes, DGO 21146; 11-12, contact entre les faces supérieures et latérales montrant le changement de diamètre des perforations, DGO 21147.

# Plate XIII / Planche XIII



## PLATE XIV/ Planche XIV

1-7. Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., thin-sections on backscattered SEM (apatite occurs in white and secondary silica in grey). Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian;
'Beleño' facies; 1-2 and 5, lateral sections showing the chaotic meshwork microstructure of the sclerites with tubes centripetally increasing in size; note their whole perforated pattern of outer wall; 3-4, transverse sections close to the upper side (3) and bottom (4) exhibiting the subcircular to irregular section of individual tubes; 6-7, details of the previous sections in which the tube walls are subdivided into two distinct apatitic layers; see a synapticule-like tube (arrowed in 7) connecting two transverse tubes in (7).

Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., lames minces sous détecteur d'électrons rétrodiffusés (M.E.B., l'apatite apparaît en blanc, et la silice, secondaire, en gris). Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; faciès 'Beleño'; 1-2 et 5, sections latérales mettant en évidence la microstructure des sclérites composées d'un réseau chaotique de tubes dont la taille augmente de façon centripète, notez la densité des pores sur la paroi; 3-4, sections transverses proches de la face supérieure (3) et de la base (4) montrant la section sub-circulaire à irrégulière des différents tubes; 6-7, détails des sections transverses précédentes sur lesquels se distinguent les deux couches d'apatite constituant la paroi des tubes; un tube de type synapticule reliant deux tubes transverses est indiqué par une flèche (7).

Plate XIV / Planche XIV



#### PLATE XV/ Planche XV

1-4. Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., sclerites. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 1-4 (same specimen), contact between upper and lateral sides showing the change in diameter of perforations, and details of the top of tubes with lateral perforations connecting the framework via synapticules, 'Beleño' facies, DGO 21147.

Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., sclérites. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 1-4, contact entre les faces supérieures et latérales montrant le changement de diamètre des perforations, et détail de la partie supérieure des tubes reliés par des synapticules, faciès 'Beleño', DGO 21147.

- 5-7. Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., sclerites. Esla nappe, Cantabrian zone, earliest Middle Cambrian; 5-7 (same specimen), lateral views of sclerite with annulated tubes; see detail of three lateral perforations (arrowed) connecting neighboring tubes in (7), 'Beleño' facies, DGO 21148. Cantabria labyrinthica n. gen. et n. sp., sclérites. Nappe d'Esla, zone Cantabrique, Cambrien moyen basal; 5-7 (même spécimen), vue latérale d'une sclérite dont les tubes sont annelés, et (7) détails de trois perforations latérales (flèches) reliant les tubes voisins, faciès 'Beleño', DGO 21148.
- 8-12. Ctenocystis? marocanus n. sp., suroral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 8-12 (same specimen), holotype, Le<sub>11</sub>/14; 8, dorsal view, anterior process oriented downwards; 9-10, oblique, dorso-lateral views; 11-12, anterior view, and detail (12) of dorsal surface of posterior body partly showing stereom fabric.

Ctenocystis? marocanus n. sp., surorale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 8-12 (même spécimen), holotype,  $Le_{11}/14$ ; 8 vue dorsale, le processus antérieur orienté vers le bas; 9-10, vues obliques dorso-latérales; 11-12, vue antérieure et détail (12) de la surface dorsale du corps postérieur montrant en partie sa structure stéréomique



## PLATE XVI/ Planche XVI

- Ctenocystis? marocanus n. sp., suroral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; holotype (same specimen as Pl. XV/8-12), ventral view, Le<sub>11</sub>/14. Ctenocystis? marocanus n. sp., surorale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; holotype (même spécimen que PL. XV/8-12), vue ventrale, Le<sub>11</sub>/14.
- 2-7. Ctenocystis? marocanus n. sp., suboral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 2-7 (same specimen), Le<sub>11</sub>/14; 2-3, inner views, posterior blade oriented downwards in (2); 4-5 and 7, oblique, dorso-lateral views, showing (4) slightly depressed dorsal-edge of anterior process; 6, lateral view, inner surface oriented downwards.

Ctenocystis? marocanus n. sp., suborale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 2-7 (même spécimen),  $Le_{11}/14$ ; 2-3, vues interne, lame postérieure orientée vers le bas en (2); 4-5 et 7, vues obliques dorso-latérales, montrant (4) le bord dorsal du processus antérieur légèrement déprimé; 6, vue latérale, la face interne orientée vers la bas.

8-12. *Ctenocystis? marocanus* n. sp., suboral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 8-12 (same specimen), Le<sub>11</sub>/14; 8, inner view, posterior blade oriented downwards; 9-10, oblique view of inner surface showing asymmetrically concave lateral surfaces of anterior process; 11-12, lateral views, inner surface oriented upwards.

Ctenocystis? marocanus n. sp., suborale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 8-12 (même spécimen), Le<sub>11</sub>/14; 8, vue interne, lame postérieure orientée vers le bas; 9-10, vues obliques de la face interne montrant les faces latérales du processus antérieur assymétriquement concave; 11-12, vues latérales, face interne orientée vers le haut.

# Plate XVI / Planche XVI



## PLATE XVII/ Planche XVII

- 1-3. Ctenocystis? marocanus n. sp., suboral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-3 (same specimen as Pl. XVI/8-12), Le<sub>11</sub>/14; 1-2, oblique, dorso-lateral views showing highly depressed dorsal-edge of anterior process; 3, dorsal view. Ctenocystis? marocanus n. sp., suborale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 8-12 (même spécimen que Pl. XVI/ 8-12), Le<sub>11</sub>/14; 1-2 vues obliques dorso-latérales montrant le bord dorsal du processus antérieur fortement déprimé.
- 4-12. *Ctenocystis? marocanus* n. sp., suboral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 4-12 (same specimen), Le<sub>11</sub>/14; 4-6, inner views; 7, oblique view of inner surface; 8-9, lateral views, inner surface oriented upwards; 10-11, dorsal views showing rounded pit in dorsal edge of anterior process; 12, detail of lateral border of anterior process partly showing its stereom structure.

Ctenocystis? marocanus n. sp., suborale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 4-12 (même spécimen), Le<sub>11</sub>/14; 4-6, vues internes; 7, vue oblique de la face interne;8-9 vues latérales, face interne orientée vers la haut; 10-11 vues dorsales montrant la dépression circulaire dans le processus antérieur; 12, détail du bord latéral du processus antérieur montrant partiellement sa structure interne.

# Plate XVII / Planche XVII



#### PLATE XVIII/ Planche XVIII

1-5. Ctenocystis? marocanus n. sp., suboral. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-5 (same specimen), Le<sub>11</sub>/14; 1, oblique view of inner surface; 2-3 details of (1) showing some stereom fabrics of anterior process; 4, lateral view, inner surface oriented downwards; 5, oblique view of dorsal surface.

Ctenocystis? marocanus n. sp., suborale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-5 (même spécimen),  $Le_{11}/14$ ; 1, vue oblique de la surface interne; 2-3, détails de (1) montrant partiellement la microstructure interne du processus antérieur; 4, vue latérale, face interne orientée vers le bas; 5, vue oblique de la face dorsale.

6-12. *Ctenocystis*? *marocanus* n. sp., anterolateral inframarginal. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 6-12 (same specimen), Le<sub>11</sub>/15; 6, inner view, posterior blade oriented downwards; 7-8, oblique, lateral and anterior views of inner surface showing inner process and concave lateral side of anterior process; 9, lateral view, posterior blade and inner surface oriented downwards; 10-11, lateral views of outer surface showing depressed dorsal-edge of anterior process and large concavity developed at the base of inner process; 12, anterior view showing two lateral concavities at the base of anterior process.

Ctenocystis? marocanus n. sp., antero-latérale inframarginale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 6-12 (même spécimen),  $Le_{11}/15$ ; 6, vue interne, lame postérieure orientée vers le bas; 7-8, vues obliques (latérale et antérieure), de la surface interne mettant en évidence le processus interne et une face latérale du processus antérieur concave; 9, vue latérale ,lame postérieure et face interne orientée vers le bas; 10-11, vues dorso-latérales montrant le bord dorsal du processus antérieur fortement déprimé et la large concavité formée à la base du processus interne; 12, vue antérieure montrant les deux concavités situées de part et d'autre de la base du processus antérieur.

# Plate XVIII / Planche XVII



1-12. Edrioasteroid ambulacral flooring plates (gen. et sp. indet). Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-8 (same specimen), Level Le<sub>1</sub>/27; 1-2, external views, perradial border oriented upwards; 3-4, oblique lateral views showing abradial face (a.f.), sutural gap surrounded by distinct rim (g.r.) and depression for ligament insertion (1.i.); 5, lateral view showing almost flat internal surface (downward) and angled external surface, perradial border oriented towards left upper-corner; 6-8, inner and oblique views showing smooth internal surface and concave perradial channel (p.c); 9-12 (same specimen, perradial border oriented towards left side; see also Pl. XX/1-2), level Le<sub>1</sub>/27; 9-11, external views of specimen with distinct furrow (f) occupying cover-plate facet and well developed rim surrounding sutural pores; 12, lateral view. Plaques ambulacraires inférieures d'Edrioastéroïde (gen. et sp. indet). Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-8 (même spécimen); niveau Le<sub>1</sub>/27 ; 1-2, vues externes, le bord perradial orienté vers le haut ; 3-4, vues obliques latérales sur lesquelles se distinguent la face abradiale (a.f.), le pore sutural entouré d'une ride distincte (g.r.) et la dépression pour l'insertion ligamentaire (l.i.); 5, vue latéral montrant une face interne pratiquement plate(dessous))et une face extérieure anguleuse, le bord perradial est orienté vers l'angle supérieur gauche; 6-8, vue internes et obliques montrant la face interne lisse et le canal perradial (p.c.); 9-12 (même spécimen, bord perradial orienté vers la gauche; voir aussi Pl. XX/1-2), niveau Le<sub>1</sub>/27 ; 9-11, vue externe d'un spécimen avec un sillon net (f) occupant la facette s'articulant avec les plaques ambulacraires supérieures et des rides développées autour des pores suturaux ; 12, vue latérale.



### PLATE XX/ Planche XX

1-12. Edrioasteroid ambulacral flooring plates (gen. et sp. indet). Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen, see also Pl.XIX/9-12), Le<sub>1</sub>/27; oblique views of external side showing rounded to slightly angular perradial border (1), and rectangular abradial facet (2); 3-12 (same specimen), Le<sub>1</sub>/27; 3-8, external views of specimen with distinct perradial channel (p.c.) and ligament insertion (1.i.) bounded adradially by well developed rim; 9, lateral view; 10, view of trapezoidal abradial facet, rim bounding ligament insertion forming dome-shape relief upward; 11-12, view of almost flat, smooth internal side.

Plaques ambulacraires inférieures d'Edrioastéroïde (gen. et sp. indet). Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-2 (même spécimen, voir également Pl. XIX/9-12), Le<sub>1</sub>/27; vues obliques de la face externe montrant un bord perradial arrondi à légèrement anguleux (1) et une facette abradiale rectangulaire(2); 3-12 (même spécimen), Le<sub>1</sub>/27; 3-8, vues externes d'un spécimen avec un canal perradial particulièrement développé (p.c.) et une insertion ligamentaire (l.i.) bordée d'un bourrelet important qui la sépare de la facette adradiale ; 9, vue latérale; 10, vue de la facette abradiale, le bourrelet bordant l'insertion ligamentaire formant un dôme sur la face externe; 11-12, vue de la face interne quasiment plate et lisse.



.

#### PLATE XXI/ Planche XXI

1-12. Edrioasteroid ambulacral flooring plates (gen. et sp. indet). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-6 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 1-3, external views showing prominent dome-shaped rim bounding adradially the ligament-insertion pit (l.i.p.), narrow perradial channel (p.c.) and sharp ridge surrounding sutural gaps(g.r.); 4, lateral view showing wider internal opening of sutural gaps and curved internal side (downwards); 5-6, views of curved, smooth internal side.; 7-10 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/13; 7-9, external views of relatively flat specimen with elliptical ligament-insertion (l.i.) bounded abradially by a rim, shallow furrow (f.) on cover-plate facet and almost indistinct ridges surrounding sutural gaps; 10, lateral view (external side oriented upwards); 11-12 (same specimen), external and internal views of atypical specimen with faint perradial channel (p.c.), large adradial facet, and lacking characteristic feature on cover-plate facet, level Le<sub>11</sub>/16.

Plaques ambulacraires inférieures d'Edrioastéroïde (gen. et sp. indet). Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-6 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/15$ ; 1-3, vues externes montrant le bourrelet proéminent en forme de dôme qui borde la marge adradiale de l'insertion ligamentaire (puit distinct, l.i.p.) et la ride précise entourant les lacunes suturales (g.r.) : 4, vue latérale montrant une ouverture interne du pore sutural plus large et une face interne courbée ; 5-6, vue de la face interne courbée et lisse ; 7-10 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/13$  ; 7-9, vues externes d'un spécimen relativement plat avec une insertion ligamentaire (l.i.) elliptique bordée par un bourrelet dans sa portion adradiale, un sillon(f.) peu profond sur la face s'articulant avec les plaques ambulacraires supérieures, et des rides entourant les pores suturaux pratiquement indistinctes ; 10, vue latérale (face externe orientée vers le haut) ; 11-12 (même spécimen), vues externes et interne d'un spécimen atypique avec un canal perradial peu développé, une facette abradiale importante, et une facette s'articulant avec les plaques ambulacraires supérieures sans caractères morphologiques distincts, niveau  $Le_{11}/16$ .

# Plate XXI / Planche XXI



### PLATE XXII/ Planche XXII

1-12. Ceratocystis? sp., stylocone. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1, upper view, proximal concavity oriented downwards, level  $Le_{11}/16$ ; 2-5 (same specimen), upper views showing convex and concave area of outward ridges delimiting widenings (arrowed) of lateral depressions and rounded lateral sides becoming angular towards distal facet (5), prowimal concavity oriented downwards, level Le<sub>11</sub>/15; 6, inferior view, Le<sub>11</sub>/16; 7-12 (same specimen),  $Le_{11}/15$ ; 7-8, upper view and detail showing median furrow deepening proximally and leading to the proximal concavity, and lateral rim and depressions extending partially to lateral border of proximal notch (arrowed), 9, oblique view of distal facet and rounded lateral sides; 10-12, view of proximal concavity and details of broken left wall made of radiating galleried stereom (outward) and thin labyrinthic stereom coating inwardly the proximal concavity. Ceratocystis? sp., stylocone. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas; Cambrien moyen basal; 1; vue supérieure, concavité proximale orientée vers le bas, niveau Le<sub>11</sub>/16; 2-5 (même spécimen), vues supérieures montrant les zones convexes et concaves de la ride externe délimitant des élargissements des dépressions latérales et les faces latérales arrondies devenant anguleuses vers la facette distale (5), concavité proximale orientée vers le bas, niveau  $Le_{11}/15$ ; 6, vue inférieure,  $Le_{11}/16$ ; 7-12 (même spécimen),  $Le_{11}/15$ ; 7-8, vue supérieure et détail montrant le sillon médian

s'approfondissant vers la concavité proximale dans laquelle il se jette, ainsi que les dépressions et bourrelets latéraux s'étendant partiellement sur les bord latéraux de l'encoche proximale (indiqués par la flèche) ; 9, vue oblique de la facette distale et des faces latérales arrondies ; 10-12, vue de la concavité proximale et détails de la paroi gauche cassée composée de stéréome en galeries radiales dans sa partie externe et d'un stéréome labyrinthique fins dans sa partie interne recouvrant la concavité proximale.



### PLATE XXIII/ Planche XXIII

1-12. *Ceratocystis*? sp., transversal section of a stylocone (all same specimen), 3 to 5 are from distal fragment, 1-2 and 6-12 from proximal part; numbers refer to figures zooming on relative boxed area. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1-2, upper view of proximal fragment situating the plane of the transverse section, at the junction between median furrow and proximal notch; 3-6, transversal views of plate construction and repartition of the different stereom microstructures (see interpretative scheme in Fig. 20 in the text); 7-9, details of two innermost concentric layers made of irregular and thin (9), labyrinthic stereom-fabrics; 10-11, triangular surface of compact labyrinthic stereom; 12, lateral succession of different stereom fabrics ending peripherally with radiating galleried stereom.

Ceratocystis? sp., section transversale d'un stylocone (un seul spécimen), 3 à 5 sont des vues du fragment distal, 1-2 et 6-12 correspondent au fragment proximal; les numéros réfèrent aux figures donnant les agrandissements des cadres correspondant. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-2, vues supérieures du fragment proximal localisant le plan de la section transversale, à la jonction entre le sillon médian et l'encoche proximale; 3-6, vues transversales de la structure interne de la plaque, et répartition des différentes types de stéréome (voir le schéma interprétatif à la Fig. 20 dans le texte); 7-9, détails des deux couches concentriques les plus internes constituées de stéréomes labyrinthiques irréguliers et fins (9); 10-11, surface triangulaire du stéréome labyrinthique et compact inséré obliquement entre les stéréomes labyrinthiques irréguliers et fins ; 12, succession latérale des différents type de stéréome se terminant à la périphérie par le stéréome en galeries rayonnantes.

# Plate XXIII / Planche XXIII



### PLATE XXIV/ Planche XXIV

1-3. Ceratocystis? sp., transversal section of a stylocone (all same specimen, see also Pl. XXIII), proximal fragment; numbers refer to figures zooming on relative boxed area. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1, global view of the section; 2-3; details of peripheral, radiating galleried stereom.

Ceratocystis? sp., section transversale d'un stylocone (un seul spécimen, voir également Pl. XXIII), fragment distal; les numéros réfèrent aux figures donnant les agrandissements des cadres correspondant. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 1, vue globale de la section; 2-3; détails du stéréome périphérique en galeries rayonnantes.

4-12. Ceratocystis? sp., sub-axial longitudinal section of a stylocone (all same specimen, right fragment); numbers refer to figures zooming on relative boxed area. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 4, global view and localisation of section; 5-9; details of the distal-part structure, which display distal-most, triangular surface of galleried stereom (7-8) giving a rough aspect to distal facet (6), and irregular labyrinthic-stereom (9); 10-12, details of the proximal structure with thin labyrinthic stereom layer above radiating galleried stereom (12).

Ceratocystis? sp., section longitudinale (sub-axiale) d'un stylocone (un seul spécimen, fragment droit); les numéros réfèrent aux figures donnant les agrandissemenst des cadres correspondant. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 4, vue générale et localisation du plan de coupe; 5-9; détails de la structure de la portion distale qui montrent l'aire triangulaire distale occupée par du stéréome en galeries donnant à la facette distale un aspect rugueux et le stéréome labyrinthique irrégulier (9); 10-12, détails de la structure proximale montrant la couche de stéréome labyrinthique fin recouvrant le stéréome en galeries rayonnantes (12).


#### PLATE XXV/ Planche XXV

1-8. Ceratocystis? sp., sub-axial longitudinal section of a stylocone; all same specimen; numbers refer to figures zooming on relative boxed area. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1-4, left fragment; 1-2, details of the microstructure of the wall of proximal concavity showing superposition of thin labyrinthic stereom layer (inner surface) above radiating galleried stereom (external surface), 3-4, details of distal part showing inner layer of irregular labyrinthic stereom, 5-8, right fragment (see also Pl. XXIV/4-12), microstructure of proximal concavity; 5-6, upper view of thin labyrinthic stereom covering extending on the inner (upper) surface of proximal; 7-8, sections showing relative thickness of the layers of thin labyrinthic and galleried stereom in axial (7) and more lateral part of the proximal concavity (8, tilt ajusted after 5).

Ceratocystis? sp., section longitudinale (sub-axiale) d'un stylocon (un seul spécimen), les numéros réfèrent aux figures donnant les agrandissements des cadres correspondant. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-4 fragment gauche ; 1-2, détails de la microstructure de la paroi de la concavité proximale montrant la superposition d'une couche de stéréome labyrinthique fin (surface interne) et d'une couche de stéréome en galeries rayonnantes (surface externe) ; 3-4, détails de la portion distale montrant la couche interne de stéréome labyrinthique irrégulier ; 5-8, fragment droit (voir également Pl. XXIV/4-12), microstructure de la concavité proximale ; 5-6, vue supérieure du stéréome labyrinthique fin s'étendant sur toute la face interne (supérieure) de la concavité ; 7-8, section montrant l'épaisseur relative des couches de stéréomes labyrinthique fins et de stéréome en galeries rayonnantes dans la zone axiale (7) de la concavité proximale et latéralement(8), angle de vue ajusté par rapport à la figure 5).

- 9. Ceratocystis? sp., irregular, sub-axial longitudinal section of a stylocone. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; distal oblique section through radiating galleried (a), irregular labyrinthic (b), compact labyrinthic (c), thin labyrinthic (d) stereom-layers and a superficial highly calcified strip (e, imperforated stereom layer covering lateral ridges ?); level Le<sub>11</sub>/15. Ceratocystis? sp., coupe sub-axiale et irrégulière d'un stylocone. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; section distale oblique au travers des couches de stéréome en galeries rayonnantes (a), labyrinthique irrégulier (b), labyrinthique compact (c), labyrinthique fin (d) et d'une couche fortement calcifiée (e, stéreome imperforé recouvrant les rides latérales ?), niveau Le<sub>11</sub>/15.
- 10-12. *Ceratocystis*? sp., brachial ossicle. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian;
  10-12 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 10-11, upper views; 12, view of articulating facet.

Ceratocystis? sp., pièce brachiale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 10-12 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/15$ ; 10-11, vues supérieures ; 12, vue de la facette articulaire.

### Plate XXV / Planche XXV



#### PLATE XXVI/ Planche XXVI

1-8. Ceratocystis? sp., brachial ossicle. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1-2 (same specimen), upper views; 3-6 (same specimen); 3-4, upper views showing irregular widenings of lateral depressions; 5, lower view of concave lateral and lower sides; 6; view of articulating facet; 7-8 (same specimen), upper views showing irregular widenings of lateral depressions.

Ceratocystis? sp., pièce brachiale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15 ; 1-2 (même spécimen), vues supérieures ; 3-6 (même spécimen) ; 3-4, vues supérieures montrant les élargissements irréguliers des dépressions latérales ; 5, vue inférieure des faces latérale et inférieure concaves; 6 ; vue d'une facette articulaire ; 7-8 (même spécimen), vues supérieures montrant les élargissements irréguliers des dépressions latérales.

9-12. Ceratocystis? sp., left marginal plate (M'2), Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 9-12 (same specimen, see also Pl. XXVII/1-6), level Le<sub>11</sub>/15; 9-11, upper views, adaxial facet oriented upwards; 12, lateral view, adaxial border on the right. Ceratocystis? sp., plaque marginale gauche (M'2). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal ; 9-12 (même spécimen, voir également pl. XXVII/1-6), niveau Le<sub>11</sub>/15 ; 9-11, vues supérieures, le bord adaxial orienté vers le haut ; 12, vue latérale (bord adaxial à droite).

# Plate XXVI / Planche XXVI



#### PLATE XXVII/ Planche XXVII

1-6. Ceratocystis? sp., left marginal plate (M'2). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-6 (same specimen, see also Pl. XXVI/9-12), level Le<sub>11</sub>/15; 1-2, upper views, adaxial facet oriented towards viewer, showing notches in upper ridge and upper right-border of adaxial facet (sutural pore with left adoral?); 3-5, lower views, adaxial border on the right; 6, view of adaxial facet.

Ceratocystis? sp., plaque marginale gauche (M'2). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal ; 1-6 (même spécimen, voir également pl. XXVI/9-12), niveau Le<sub>11</sub>/15 ; 1-2, vues supérieures, le bord adaxial orienté vers l'observateur, montrant une encoche dans la crête supérieure ainsi que dans le bord supérieur droit de la facette adaxiale (pore sutural avec l'adorale gauche ?); 3-5, vues inférieures (bord adaxial à droite) ; 6, vue de la facette adaxiale.

7-12. Ceratocystis? sp., median supracentral (S<sub>2</sub>). Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 7-12 (same specimen), upper views, level Le<sub>11</sub>/15.
Ceratocystis? sp., plaque supra-centrale médiane(S<sub>2</sub>). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal ; 7-12 (même spécimen), vues supérieures, niveau Le<sub>11</sub>/15.

## Plate XXVII / Planche XXVII



#### PLATE XXVIII/ Planche XXVIII

- 1-5. Mitrate ? (family, gen. and sp. indet), brachial ossicles. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-5 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 1-2; oblique upper views of well differentiated distal and proximal articulating facet; 3, upper view, see proximal (upwards) and distal salients articulating floor of median furrow; 4-5, upper and lateral views showing crescent-shaped concavity (dorsal fossa) under proximal salient and almost vertical, lateral facets. *Mitrate ? (famille, gen. and sp. indet), pièce brachiale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal ;1-5 (même spécimen), niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-2 ; vues obliques des facettes articulaires proximale et distale bien différenciées; 3, vue supérieure, notez les excroissances*
- proximales (en haut) et distales articulant le plancher du sillon médian ; 4-5 ; vues supérieure et latérale montrant la concavité en forme de croissant située sous l'excroissance proximale et les facettes latérales quasiment verticales.
- 6-12. Mitrate ? (family, gen. and sp. indet), brachial ossicles. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 6-12 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/16; 6, 7; lateral views; 8-12, distal and upper views showing sunk median furrow bordered by faintly developed ridges and lateral depressions; see also poorly differentiated articulatory facets.

Mitrate ? (famille, gen. and sp. indet), pièce brachiale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal ;6-12 (même spécimen), niveau Le<sub>11</sub>/16; 6-7 ; vues latérales ; 8-12, vues distales et supérieures montrant le sillon médian déprimé bordé par des rides et dépressions latérales peu marquées ; notez également les facettes articulaires peu différenciées.

## Plate XXVIII / Planche XXVIII



#### PLATE XXIX/ Planche XXIX

1-12. Mitrate ? (family, gen. and sp. indet), brachial ossicles. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/16; 1-3 (same specimen), distal, lateral and upper views; 4-5 (same specimen), lateral and upper views of relatively long specimen with short aboral projection; 6-8 (same specimen), upper views of relatively short specimen; 9-12 (same specimen), lateral and distal view of a specimen with faintly developed lower excrescence (low crest) without distinct aboral projection.

Mitrate ? (family, gen. and sp. indet), pièce brachiale. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal;  $Le_{11}/16$ ; 1-3 (même spécimen), vues distale, latérale et supérieure; 4-5 (même spécimen), vues latérale et supérieure d'une pièce relativement longue avec une projection aborale courte; 6-8 (même spécimen), vues supérieures d'un spécimen relativement court ; 9-12 (même spécimen), vues latérales et distales d'un spécimen avec une excroissance inférieure peu développée (crête basse) sans projection aborale distincte.



### Plate XXIX / Planche XXIX



#### PLATE XXX/ Planche XXX

1-12. Rhopalocystis? mesonesensis n. sp. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; levels M3/5-6; 1-4, holotype, MPZ 17070; 1,lateral side; 2-3, oblique view of lateral side and superior (proximal) facet; 4, distal facet; 5-7, MPZ 17071; 5, oblique view of lateral side and superior facet; 6, distal facet, 7, proximal facet; 8-11, MPZ 17072; 8, lateral side; 9-10, oblique view of lateral side and superior facet; 11, distal facet; 12, MPZ 17073, transverse section showing the inner cavity.

Rhopalocystis? mesonesensis n. sp. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau  $M_3/5-6$ ; 1-4, holotype, MPZ 17070; 1, face latérale ; 2-3, vue oblique de la face latérale et de la facette supérieure (proximale); 4, facette distale ; 5-7, MPZ 17071; vue oblique de la face latérale et de la facette supérieure; 6, facette distale; 7, facette proximale;8-11, MPZ 17072 ; 8, face latérale ; 9-10, vue oblique de la face latérale et de la facette supérieure (proximale) ; 11, facette distale ; 12, MPZ 17073, section transverse montrant la cavité interne.

## Plate XXX / Planche XXX



#### PLATE XXXI/ Planche XXXI

1-2. *Rhopalocystis*? mesonesensis n. sp. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; levels M3/5-6; longitudinal sections showing the outline of the inner cavity and the ridged inferior part of the hourglass-shaped axial canal.

Rhopalocystis? mesonesensis n. sp. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; niveau M3/5-6 ; sections longitudinales montrant la forme de la cavité interne et la partie inférieure annelée du canal axial en forme de sablier.

3-5. *Rhopalocystis*? cf. *mesonesensis*. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; 3-5, level M3/5, MPZ 17074; 3, lateral side; 4, oblique view of lateral side and proximal facet; 5 proximal facet.

Rhopalocystis?cf. mesonesensis n. sp. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; 3-5, niveau M3/5, MPZ 17074; 3, face latérale; 4, vue oblique de la face latérale et de la facette proximale, 5, facette proximale.

6-8. Gen. et sp. indet., eocrinoid basal ossicle. Mesones 3 section, Eastern Iberian Chain, earliest Middle Cambrian; 6-8, level M3/5, MPZ 17075; 6, lateral side;7, oblique view of lateral side and proximal facet; 8, distal facet.

Gen. et sp. indet., pièce basale d'éocrinoïde. Section 3 de Mesones, Chaîne Ibérique orientale, Cambrien moyen basal; 6-8, niveau M3/5, MPZ 17075 ; 6, face latérale; 7, vue oblique de la face latérale et de la facette proximale, 8, facette proximale.

9. *Cymbionites craticula* WHITEHOUSE 1941; longitudinal axial section showing the presence of an inner cavity secondarily filled with cement.

Cymbionites craticula WHITEHOUSE 1941; section longitudinale et axiale montrant la présence d'une cavité interne remplie secondairement par des ciment.

10-12. Thin-sections of studied echinoderm packstones showing (10) cocrinoid plate sections, (11) characteristic transverse sections of columnals with original stereom, (12) or re-crystallized monocrystalline calcitic structure, still showing relics of stereom.

Lame minces des packstones à échinodermes étudiés montrant (10) des sections de plaques d'éocrinoïdes, (11) des sections transverses caractéristiques de columnales ayant conservé leur stéréome originel, (12) ou recristallisées en une structure monocristalline calcitique conservant des reliques de stéréome.

## Plate XXXI / Planche XXXI



#### PLATE XXXII/ Planche XXXII

1-12. Ambulacral, brachioliferous, eocrinoid thecal-plates. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-6 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 1-4, upper views of brachioliferous plate with thecal food groove (arrowed in 3) shared with neighbour-plate and epispires on non-ambulacral border; 5-6, views of inner surface with longitudinal incomplete-ridge; 7-10 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 7-9, views of external surface with thecal food-groove (arrowed in 7) running obliquely through the plate and two epispires partially merged (arrowed in 9); 10, lateral view of thick plate margin and truncated cone-shaped spout with brachiolar facet (arrowed); 11-12 (same specimen), upper and lateral views, level Le<sub>11</sub>/16.

Plaques ambulacraires brachiolifères d'éocrinoïdes. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-6(même spécimen), niveau  $Le_{11}/15$ ; 1-4, vues supérieures d'une plaque brachiolifère avec un sillon nourricier(indiqué par une flèche en 3) partagé avec une plaque voisine et des épispires sur le bord non-ambulacral; 5-6, vues de la surface interne avec avec une ride longitudinale incomplète; 7-10 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/15$ ; 7-9, vues de la surface externe avec un sillon nourricier (indiqué par une flèche en 7) traversant la plaque et deuw épispires partiellement fusionnées (indiquées par une flèche en 9); 10, vue latérale du bord épais de la plaque et du promontoire tronconique portant la facette d'insertion brachiolaire; 11-12 (même spécimen), vues supérieure et larérale, niveau  $Le_{11}/16$ .

### Plate XXXII / Planche XXXII



#### PLATE XXXIII/ Planche XXXIII

1-12. Ambulacral, brachioliferous, eocrinoid thecal-plates. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-4 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 1-3, upper views; 4, view of inner surface with two peripheral furrow prolonging epispires and merging inward (arrowed); 5-6 (same specimen), upper views, level Le<sub>11</sub>/15; 7-8 (same specimen), upper views showing brachiolar facet with V-shaped notch leading directly to the plate margin in a epispires like structure(?), level Le<sub>11</sub>/16; 9-12 (same specimen), upper and lateral views showing brachiolar facet with notch leading to the edge of the plate, level Le<sub>11</sub>/15.

Plaques ambulacraires brachiolifères d'éocrinoïdes. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-4(même spécimen), niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-3, vues supérieures ; 4, vue de la face interne avec deux sillons périphériques prolongeant les épispires et fusionnant vers l'intérieur de la plaque (flèche); 5-6 (même spécimen), vues supérieures, niveau Le<sub>11</sub>/15 ; 7-8 (même spécimen), vues supérieures montrant la facette brachiolaire avec une encoche en forme de V la reliant directement au bord de la plaque à une structure de type épispire (?), niveau Le<sub>11</sub>/16 ; 9-12 (même spécimen), vues supérieures et latérales montrant une facette brachiolaire avec une encoche la reliant directement à la marge de la plaque, niveau Le<sub>11</sub>/15.

### Plate XXXIII / Planche XXXIII



#### PLATE XXXIV/ Planche XXXIV

1-5. Ambulacral, brachioliferous, eocrinoid thecal-plates. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1-2 (same specimen as in plate XXXIII/9-12), view of inner surface with concentric, holoperipheral growth-lines and secondary thickening deposit; 3-5 (same broken specimen), upper, inner and lateral views, see deep furrows prolonging epispires on inner surface.

Plaques ambulacraires brachiolifères d'éocrinoïdes. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15 ; 1-2 (même spécimen que Pl. XXXIII/9-12), vue de la surface interne avec des stries de croissance holopériphériques et un épaississement par dépôt secondaire; 3-5 (même spécimen, partiel), vues supérieure, interne et latérale, voir les sillons profonds prolongeant les épispires sur la surface interne.

6-12. Ambulacral eocrinoid thecal-plate. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 6-12 (same slightly broken specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 6-8, upper and lateral views, ambulacral floor (arrowed in 7) oriented upwards; 9, inner view showing holoperipheral growth lines and secondary thickening deposit; 10-12, lateral view and details of stereom microstructure of secondary thickening deposit and plate margin (boxed areas in 10).

Plaque ambulacraire d'éocrinoïde. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal;6-12 (même spécimen légèrement fracturé), Le<sub>11</sub>/15 ; 6-8, vues supérieures et latérales, le plancher ambulacraire (indiqué par une flèche en 7) orienté vers le haut ; 9, vue de la surface interne montrant des stries de croissances holopériphériques et un dépôt secondaire (épaississement) ; 10-12, vue latérale et détails de la microstructure du stereom du dépôt secondaire d'épaississement et de la marge de la plaque (surfaces encadrées en 10).

## Plate XXXIV / Planche XXXIV



#### PLATE XXXV/ Planche XXXV

1-12. Eocrinoid? thecal plate A. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level  $Le_{11}/15$ ; 1-4 (same specimen), upper, inner and lateral views; 5-6 (same specimen), upper and lateral views; 7-12 (same specimen), upper, lateral, and inner views.

Plaque thécale d'éocrinoïde, type A. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-4 (même spécimen), vues supérieures, internes et latérales; 5-6 (même spécimen), vues supérieure et latérale; 7-12 (même spécimen), vues supérieures, latérales et internes.

## Plate XXXV / Planche XXXV



#### PLATE XXXVI/ Planche XXXVI

1-12. Eocrinoid? thecal plate A. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-4 (same specimen, see also Pl. XXXV/7-12), inner view and details of epispire structure,  $Le_{11}/15$ ; 5-7 (same specimen), upper and lateral views of a broken plates, and detail of its stereom microstructure (boxed area in 6), level  $Le_{11}/15$ ; 8, view of an external surface ornamented by granular pustules, level  $Le_{11}/16$ ; 9, view of an external surface ornamented by rims, level  $Le_{11}/15$ ; 10-12 (same specimen), upper and lateral view of a broken plates, and detail of its stereom microstructure (bowed area in 11), note the irregular section (10), level  $Le_{11}/14$ .

Plaque thécale d'éocrinoïdes, type A. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-4 (même spécimen), vue interne, et détails de la structure des épispires, niveau  $Le_{11}/15$ ; 5-7 (même spécimen), vues supérieures et latérales d'une plaque fracturée, et détail de la microstructure de son stéréome (surface encadrée en 6), niveau  $Le_{11}/15$ ; 8, vue d'une surface externe ornementée de pustules granuleuses, niveau  $Le_{11}/16$ ; 9, vue d'une surface externe ornementée de rides, niveau  $Le_{11}/15$ ; 10-12 (même spécimen), vues supérieures et latérales d'une plaque fracturée, et détail de la microstructure de son stéréome (surface encadrée en 11), notez la section irrégulière(10), niveau  $Le_{11}/14$ .

### Plate XXXVI / Planche XXXVI



#### PLATE XXXVII/ Planche XXXVII

1-8. Eocrinoid? thecal plate B. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1-5 (same specimen), upper and inner views and details of concentric growth lines on inner surface (stereom reorganisation); 6, upper view; 7-8, upper and inner views. *Plaque thécale d'éocrinoïde, type B. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-5 (même spécimen), vues supérieures et internes, et détails des stries de croissances concentriques de la face interne (réorganisation du stéréome); 6, vue supérieure; 7-8, vues supérieures et internes.* 

9-12. Eocrinoid? thecal plate C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 9-12 (same specimen), inner and upper views, level Le<sub>11</sub>/15.
Plaque thécale d'éocrinoïde, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 9-12 (même spécimen), vues internes et supérieures, niveau Le<sub>11</sub>/15.

## Plate XXXVII / Planche XXXVII



#### PLATE XXXVIII/ Planche XXXVIII

1-4. Eocrinoid? the cal plate C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-4 (same specimen), upper, inner and lateral views, level  $Le_{11}/15$ .

Plaque thécale d'éocrinoïdes, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-4 (même spécimen), vues supérieures, internes et latérales, niveau Le<sub>11</sub>/15.

5-12. Eocrinoid? thecal plate D. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 5-11, level Le<sub>11</sub>/15; 5-7 (same specimen), upper, inner and lateral views; 8-9 (same specimen), upper and lateral views; 10-11 (same specimen), lateral and inner views; 12, view of upper surface ornamented by rims and pustules, level Le<sub>11</sub>/16.

Plaque de la thèque d'éocrinoïdes, type D. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 5-11, niveau Le11/15; 5-7 (même spécimen), vues supérieures, internes et latérales; 8-9 (même spécimen), vues supérieures et latérales; 10-11 (même spécimen), vues latérale et interne; 12, vue d'une surface supérieure ornementée de rides et pustules, niveau Le<sub>11</sub>/16.

# Plate XXXVIII / Planche XXXVIII



#### PLATE XXXIX/ Planche XXXIX

1-10. Eocrinoid? thecal plate E. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1 and 6-7 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/16; 2, 3-4 (same specimen), 5, and 8-9 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/14; 10, level Le<sub>11</sub>/15; all upper views.

Plaque thécale d'éocrinoïdes, type E. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1 et 6-7 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/16$ ; 2, 3-4 (même spécimen), 5, et 8-9 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/14$ ; 10, niveau  $Le_{11}/15$ ; vues supérieures.

11-12. Eocrinoid? thecal plate F. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; upper views, level Le<sub>11</sub>/14.

Plaque thécale d'éocrinoïdes, type F. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal;, vues supérieures, niveau  $Le_{11}/14$ .

### Plate XXXIX / Planche XXXIX



#### PLATE XL/ Planche XL

1-9. Eocrinoid? thecal plate F. Lemdad 1 and 11 sections, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen, see also Pl. XXXIX/12), upper and lateral views, level  $Le_{11}/14$ ; 3-4 (same specimen), upper views, level  $Le_{11}/15$ ; 5-6 (same specimen), upper views, level  $Le_{1}/27$ ; 7-9 (same specimen), upper and lateral views, level  $Le_{11}/16$ .

Plaque thécale d'éocrinoïde, type F. Sections 1 et 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-2 (même spécimen, voir également Pl. XXXIX/12), vues supérieure et latérale, niveau  $Le_{11}/14$ ; 3-4 (même spécimen), vues supérieures, niveau  $Le_{11}/15$ ; 5-6 (même spécimen), vues supérieures, niveau  $Le_{1}/27$ ; 7-9 (même spécimen), vues supérieures et latérales,  $Le_{11}/16$ .

10-12. Eocrinoid? the cal plate G. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 10-12 (same specimen), inner, upper and lateral views, level  $Le_1/27$ ,.

Plaque thécale d'éocrinoïde, type G. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 10-12 (même spécimen), vues interne, supérieure, et latérale, niveau  $Le_1/27$ .

### Plate XL / Planche XL



#### PLATE XLI/ Planche XLI

1-12. Eocrinoid? thecal plate G. Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>1</sub>/27; 1-2 (same specimen), upper views; 3; inner view; 4-7 (same specimen), upper and inner views; 8, inner view; 9, inner view; 10, inner view; 11-12 (same specimen), upper views. Plaque thécale d'éocrinoïde, type G. Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>1</sub>/27; 1-3 (même spécimen), vues internes et supérieures; 4-7 (même spécimen), vues supérieures et internes; 8 (même spécimen), vue interne; 9, vue interne; 10, vue interne; 11-12 (même spécimen), vues supérieures..

## Plate XLI / Planche XLI


#### PLATE XLII/ Planche XLII

 Eocrinoid? columnal A. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; oblique view, level Le<sub>11</sub>/15.

Columnale d'éocrinoïde ?, type A. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal, vue oblique, niveau  $Le_{11}/15$ .

2-12. Eocrinoid? columnal B. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 2-3 (same specimen), views of latera and articular facet; level Le<sub>11</sub>/14; 4, articular facet; level, Le<sub>11</sub>/15; 5-6, views of latera and articular facet; level Le<sub>11</sub>/14; 7, oblique view; level Le<sub>11</sub>/15; 8-9, views of latera and articular facet, level Le<sub>11</sub>/15; 10-11, view of articular facet and oblique view, note large epifacet, level Le<sub>11</sub>/15; 12 (see also Pl. XLIII/1), oblique view; level Le<sub>11</sub>/16. *Columnale d'éocrinoïde ?, type B. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 2-3 (même spécimen), vues des faces latérales et d'une facette articulaire; niveau Le<sub>11</sub>/14; 4, facette articulaire; niveau Le<sub>11</sub>/15; 5-6, vues des faces latérales et d'une facette articulaire; niveau Le<sub>11</sub>/14; 7, vue oblique; niveau Le<sub>11</sub>/15; 8-9, vues des faces latérales et d'une facette articulaire; niveau* 

niveau  $Le_{11}/15$ ; 10-11, vue d'une facette articulaire et vue oblique, notez l'épifacette importante, niveau  $Le_{11}/15$ ;12 (voir également Pl. XLIII/1), vue oblique, niveau  $Le_{11}/16$ .

### Plate XLII / Planche XLII



### PLATE XLIII/ Planche XLIII

1-9. Eocrinoid? columnal B. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15 except (1), Le<sub>11</sub>/16; 1 (see also Pl. XLII/12), view of articular facet; 2-3 (same specimen), oblique view and view of articular facet; 4-7 (same specimen), views of sectioned specimen and details of its stereom microstructure; 8-9 (same specimen), axial view of incomplete specimen and detail of peripheral stereom-microstructure.

Columnale d'éocrinoïde ?, type B. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau  $Le_{11}/15$  sauf (1)  $Le_{11}/16$ ; 1, (voir également Pl. XLII/12), vue d'une facette articulaire; 2-3 (même spécimen), vue oblique et vue d'une facette articulaire; 4-7 (même spécimen), vue d'un spécimen sectionné et détails de la microstructure de son stéréome; 8-9 (même spécimen), vue axiale d'un spécimen incomplet et détail de la microstructure périphérique de son stéréome.

10-12. Eocrinoid? columnal C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 10, view of latera; 11-12 (same specimen), lateral and oblique views.
Columnale d'éocrinoïde ?, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 10, vue des faces latérales; 11-12 (même spécimen), vues latérales et obliques.

### Plate XLIII / Planche XLIII



### PLATE XLIV/ Planche XLIV

1-12. Eocrinoid? columnal C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-9 and 12, level Le<sub>11</sub>/15; 10-11, level Le<sub>11</sub>/16; 1, 2, oblique views; 3-4 (same specimen), oblique view and detail of canal opening; 5-6 (same specimen), lateral and oblique views; 7, view of latera; 8-9 (same specimen), views of articular facet and latera; 10-11 (same specimen), oblique view and view of articular facet; 12, axial view of broken specimen partially showing stereom microstructure.

Columnale d'éocrinoïde ?, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-9 et 12, niveau Le<sub>11</sub>/15; 10-11, niveau Le<sub>11</sub>/16; 1,2, vues obliques; 3-4 (même spécimen), vue oblique et détail de l'ouverture du canal axial; 5-6 (même spécimen), vues latérales et obliques; 7, vue des faces latérales; 8-9 (même spécimen), vues d'une facette articulaire et des faces latérales; 10-11 (même spécimen), vue oblique et vue d'une facette articulaire; 12, vue axiale d'un spécimen incomplet montrant partiellement la microstructure de son stéréome.

# Plate XLIV / Planche XLIV



#### PLATE XLV/ Planche XLV

1-6. Eocrinoid? columnal C, sub-axial longitudinal section. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-6 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/15; 1-2, lateral and axial view of section; 3, detail of stereom microstructure underlying articular facet (boxed area in 1); 4-5, details of contact between fine innermost and medium labyrinthic stereom layers (4, boxed area in3); 6, detail of innermost fine, labyrinthic-stereom layer.

Columnale d'éocrinoïde ?, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal;1-6 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/15$ ; 1-2, vues latérales et axiales de la section ; 3, détail de la microstructure du stéréome sous la facette articulaire (surface encadrée en 1); 4-5, détails du contact entre les couches de stéréome labyrinthique fin (le plus interne) et le stéréome labyrinthique fin.

 Eocrinoid? columnal C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian, Lemdad 11 section; level Le<sub>11</sub>/15, sub-axial, longitudinal thin-section on backscattered SEM showing stereom replaced by iron oxides.

Columnale d'éocrinoïde ?, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; lame mince (section longitudinale sub-axiale) sous détecteur d'électrons rétrodiffusés (M.E.B. montrant le remplacement du stéréome par des oxides de fer.

8-9. Eocrinoid? columnal C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian, Lemdad 11 section; level Le<sub>11</sub>/15; transverse thin-section on backscattered SEM showing stereom replaced by iron-oxides and detail of axial canal filled by clay minerals (albite, chlorite, illite) and secondarily by quartz.

Columnale d'éocrinoïde ?, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; lame mince (section transverse) sous détecteur d'électrons rétrodiffusés (M.E.B.) montrant le stéréome remplacé par des oxides de fer et détail du canal axial rempli par des minéraux argileux (albite, chlorite, et illite) et secondairement par du quartz.

Eocrinoid? columnal B. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian, Lemdad 11 section; level Le<sub>11</sub>/15; longitudinal thin-section on backscattered SEM, see decreasing inwards replacement of calcite by iron-oxides.

Columnale d'éocrinoïde ?, type B. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; lame mince (section longitudinale) sous détecteur d'électrons rétrodiffusés (M.E.B.), notez le remplacement de la calcite par des oxydes de fer diminuant vers l'intérieur de la pièce.

11. Eocrinoid? columnal C. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian, Lemdad 11 section; level Le<sub>11</sub>/15; sub-axial, longitudinal thin-section on backscattered SEM showing inner part incompletely replaced by iron-oxides and instead, recrystallized in calcitic monocristal

### (arrowed).

Columnale d'éocrinoïde ?, type C. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; lame mince (section longitudinale sub-axiale) sous détecteur d'électrons rétrodiffusés (M.E.B.) montrant une région interne partiellement remplacée par des oxydes de fer mais recristallisée en un monocristal de calcite (flèche).

### <u> Plate XLV / Planche XLV</u>



### PLATE XLVI/ Planche XLVI

- 1-3. Eocrinoid? columnal D. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 1-2 (same specimen), oblique and lateral views; level Le<sub>11</sub>/15; 3, oblique view; level Le<sub>11</sub>/16. *Columnale d'éocrinoïde ?, type D. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1,2 (même spécimen), vues oblique et latérale; niveau Le<sub>11</sub>/15; 3, vue latérale ; niveau Le<sub>11</sub>/16.*
- 4-8. Eocrinoid? columnal E. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 4-5 (same specimen), view of articular facet and oblique view; level Le<sub>11</sub>/15; 6-7 (same specimen), view of articular facet and oblique view; level Le<sub>11</sub>/16; 8, view of articular facet; Le<sub>11</sub>/15. *Columnale d'éocrinoïde ?, type E. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 4-5 (même spécimen), vue d'une facette articulaire et vue oblique; niveau Le<sub>11</sub>/15; 6-7 (même spécimen), vue d'une facette articulaire et vue oblique; niveau Le<sub>11</sub>/16; 8, vue d'une facette articulaire et vue oblique; niveau Le<sub>11</sub>/16; 8, vue d'une facette articulaire et vue oblique; niveau Le<sub>11</sub>/16; 8, vue d'une facette*
- Eocrinoid? columnal F. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; oblique view.

Columnale d'éocrinoïde ?, type F. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau  $Le_{11}/15$ ; vue oblique.

- 10-11. Columnal? I. Lemdad 1 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; 10-11 (same specimen), level Le<sub>1</sub>/27; lateral view and view of articular facet.
  Columnale ?, type I. Section 1 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 10-11 (même spécimen), niveau Le<sub>1</sub>/27; vue latérale et vue d'une facette articulaire.
- Eocrinoid? columnal G. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; oblique view.

Columnale d'éocrinoïde ?, type G. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; vue oblique.

### Plate XLVI / Planche XLVI



### PLATE XLVII/ Planche XLVII

1-10. Eocrinoid? columnal H. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/16; 1-2 (same specimen), axial and lateral views; 3-4 (same specimen), views of articular facet and latera; 5, oblique view of articular facet and latera; 6-7 (same specimen), view of articular facet and oblique view; 8, oblique view of articular facet and latera; 9-10 (same specimen), views of articular facet and latera.

Columnale d'éocrinoïde ?, type H. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau  $Le_{11}/16$ ; 1-2 (même spécimen), vues axiales et latérales; 3-4 (même spécimen), vues d'une facette articulaire et des faces latérales; 5, vue oblique d'une facette articulaire et des faces latérales; 6-7 (même spécimen), vue de la facet articulaire et vue oblique; 8, vue oblique; 9-10, vues d'une facette articulaire et des faces latérales.

11-12. 'Pelmatozoan' (eocrinoids ?) holdfast. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 11-12 (same specimen, see also Pl. XLVIII/1-3), lateral and oblique views.

Crampon de 'pelmatozoaire' (éocrinoïde) ?. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 11-12 (même spécimen, voir également Pl. XLVIII/1-3), vues latérales et obliques.



#### PLATE XLVIII/ Planche XLVIII

1-12. 'Pelmatozoan' (eocrinoids ?) holdfast. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian;
1-3 (same specimen, see also Pl. XLVII/11-12) upper, oblique and lower views; level Le<sub>11</sub>/15; 4-5 (same specimen), lateral and lower views, level Le<sub>11</sub>/15; 6-10 (same specimen), level Le<sub>11</sub>/14; 6-8, upper views and detail of articular facet; 9-10 lower views; 11-12 (same specimen), upper and oblique views; level Le<sub>11</sub>/16.

Crampon de 'pelmatozoaire' (éocrinoïde?). Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; 1-3 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/15$ ; vues supérieures, latérales et obliques; 4-5 (même spécimen), vues latérales et inférieures; niveau  $Le_{11}/15$ ; 6-10 (même spécimen), niveau  $Le_{11}/14$ ; 6-8, vues supérieures et détail de la facette articulaire; 9-10, vues inférieures; 11-12 (même spécimen), vues supérieure et oblique; niveau  $Le_{11}/16$ .



#### PLATE XLIX/ Planche XLIX

1-6. 'Uniserial', imperforated brachial(?)-ossicle. Lemdad 11 section, High-Atlas, earliest Middle Cambrian; level Le<sub>11</sub>/15; 1-2 (same specimen), oblique view and view of articular facet, see adoral groove with rounded furrow on its floor bounded by two slightly marked ridges; 3-4 (same specimen), view of articular facet and oblique view,5 and 6, oblique views. *Pièce brachiale (?) 'unisériée' et imperforée. Section 11 de Lemdad, Haut-Atlas, Cambrien moyen basal; niveau Le<sub>11</sub>/15; 1-2 (même spécimen), vue oblique et vue de la facette articulaire, notez le canal adoral avec, à son plancher, un sillon arrondi bordé de deux rides faiblement marquées; 3-4 (même spécimen), vue d'une facette articulaire et vue oblique; 5 et 6, vues obliques.* 

## Plate XLIX / Planche XLIX



