

## LES OSTRACODES SURVIVANT A L'ÉVÉNEMENT F/F DANS LE LIMITOTYPE DE COUMIAC (MONTAGNE NOIRE, FRANCE)

Francis LETHIERS<sup>1</sup> & Jean-Georges CASIER<sup>2</sup>

(10 figures, 1 tableau & 2 planches)

1. Université Paris 6, Département de Géologie Sédimentaire, Laboratoire de Micropaléontologie, T. 25-15, 4E, case 104-4, place Jussieu - 75252 Paris Cedex 05 France - URA 1761 "Stratigraphie et Paléontologie" et GDR 88 du CNRS.

2. Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Département de Paléontologie, rue Vautier, 29, 1040 Bruxelles, Belgique.

**RESUME.** Dans le limitotype des étages Frasnien et Famennien de Coumiac, onze espèces d'ostracodes traversent cette limite et survivent à l'événement Kellwasser contrairement à quarante-huit espèces du Frasnien terminal. Quatre espèces sont nouvelles: *Amphissites imbecillus* nov. sp., *Acratia (Cooperuna) feisti* nov. sp., *Famenella postkairovaensis* nov. sp. et *Bairdia (Rectobairdia)* n. sp. A, et les autres appartiennent aux genres *Orthocypris*, *Healdianella*, *Newsomites*, *Xixionopsis*, *Bairdia* et *Praebythoceratina*. Ce lot d'espèces survivantes possède certains caractères particuliers tels que: 1) une forte proportion de Podocopida (78%); 2) une ornementation souvent lisse; 3) une légère évolution anagénétique au passage Frasnien-Famennien; 4) des dimensions moyennes inférieures à celles des autres espèces. On peut leur appliquer le concept de "l'effet Lazare": elles auraient survécu à la phase presque anoxique du Kellwasser supérieur grâce à des populations réfugiées dans des environnements oxygénés peu profonds à partir desquels la recolonisation s'effectuerait au début du Famennien inférieur.

**MOTS-CLES :** Grande extinction, Dévonien supérieur, limite Frasnien-Famennien, Ostracodes, effet Lazare, Montagne Noire, Coumiac.

**ABSTRACT. Ostracod surviving the F/F event in the boundary type section at Coumiac (Montagne Noire, France).** In the Frasnian-Famennian boundary type section at Coumiac, eleven ostracod species pass through this boundary and are not affected by the Kellwasser event in contrast to forty-eight other species from the Uppermost Frasnian. Four species are new: *Amphissites imbecillus* nov. sp., *Acratia (Cooperuna) feisti* nov. sp., *Famenella postkairovaensis* nov. sp. and *Bairdia (Rectobairdia)* n. sp. A. The other species belong to the genera: *Orthocypris*, *Healdianella*, *Newsomites*, *Xixionopsis*, *Bairdia* and *Praebythoceratina*. This set of surviving species is characterized by: (i) an important percentage of Podocopida (78%); (ii) a great number of smooth species; (iii) a low anagenetic evolution of species through the Frasnian-Famennian boundary; (iv) a low mean size. The "Lazarus effect" concept may be applied: these species should have survived the hypoxic Upper Kellwasser episode owing to populations sheltered in shallow oxygenated nearshore environments from which the recolonization took place at the beginning of the Famennian.

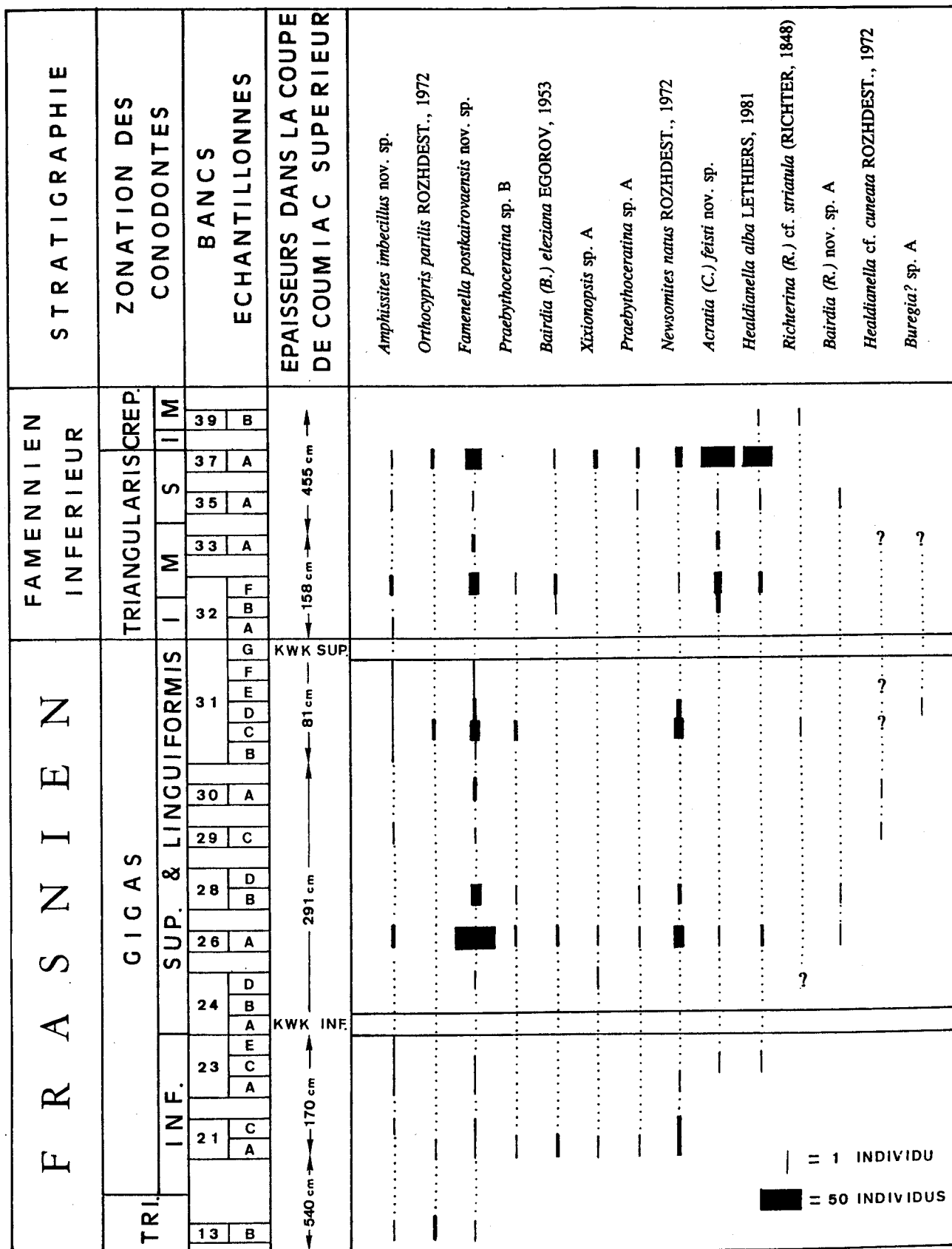
**KEYWORDS :** Mass extinction, Upper Devonian, Frasnian/Famennian boundary, ostracods, Lazarus effect, Montagne Noire, Coumiac.

### 1. INTRODUCTION

Depuis la mise en évidence du changement global de la biosphère à la limite Frasnien-Famennien (McLaren, 1970), "l'extinction biologique en masse" du Dévonien supérieur est reconnue comme l'une des cinq plus importantes du Phanérozoïque (Sepkoski, 1982, 1986; McGhee, 1989). Les

groupes benthiques des régions intertropicales semblent spécialement affectés, justifiant les notions "d'événement Kellwasser" (Walliser, 1984; Buggisch, 1991) et de "crise Kellwasser" (Schindler, 1990a-b), en allusion à la vallée de ce nom dans le Harz allemand où les affleurements rendent le phénomène nettement visible. Les arthropodes font partie des embranchements atteints avec, en

Tableau 1. Répartition stratigraphique des espèces survivantes à l'événement Frasnien-Famennien dans le site de Coumiac. Pour la numérotation des bancs voir T. Becker *et al.* (1989). Stratigraphical distribution of the species surviving the Frasnian-Famennian boundary event at Coumiac. For the bed numbering see T. Becker *et al.* (1989).



particulier, le groupe des trilobites (Briggs *et al.*, 1988; Feist, 1991; Morzadec, 1992) et celui des ostracodes (Lethiers et Raymond, 1991; Lethiers et Crasquin-Soleau, 1991).

La sensibilité paléocéologique de ce dernier groupe étant bien connue, nous étudions en détail la répartition de ses espèces dans la carrière de Coumiac, en Montagne Noire. Cette coupe revêt en effet une grande importance stratigraphique puisqu'elle représente le limitotype des étages Frasnien et Famennien depuis la décision de la Commission internationale de Stratigraphie (=ICS) prise récemment sur proposition de la Sous-commission de Stratigraphie du Dévonien (=SDS) (Klapper *et al.*, 1994).

Notre attention a été attirée par le petit lot d'espèces benthiques qui, présentes dans le Frasnien supérieur, se retrouvent dans le Famennien inférieur sans subir apparemment de transformations significatives. Pour quelles raisons survivent-elles à l'événement Frasnien-Famennien, contrairement à la majorité des autres espèces benthiques? Leur particularisme peut-il nous renseigner sur la nature de l'événement? Voilà les deux questions auxquels cette étude tente d'apporter une réponse.

## 2. LE LIMITOTYPE DE COUMIAC ET SA FAUNE D'OSTRACODES

Les strates du passage Frasnien-Famennien affleurent à la verticale dans les carrières de Coumiac (Fig.1), la carrière supérieure faisant seule l'objet de notre étude. Dès 1968, Boyer *et al.* y reconnaissent les limites biostratigraphiques puis Feist (1985) y établit une lithostratigraphie formelle intégrée dans celle du Dévonien du sud de la Montagne Noire. House *et al.* (1985) et T. Becker (1993) y fixent la succession des ammonoïdés et Klapper (1988) celle des conodontes. Avec la répartition des trilobites en plus, une première vue d'ensemble sur la biostratigraphie de ce site est présentée par T. Becker *et al.* (1989) dont nous adoptons la numérotation des bancs (Tab. 1). Ces données, ainsi que d'autres sur les lamellibranches, les tentaculites et les ostracodes, se trouvent également rassemblées dans le livret-guide de la SDS sur la Montagne Noire, édité par R. Feist (1990). On considère deux niveaux calcaires réducteurs comme équivalents des horizons "Kellwasser" allemands. Ils sont interprétés comme le résultat d'épisodes marins dysaérobiques à vaste répartition (T. Becker *et al.*, 1989; Schindler, 1990a-b). Le premier ou "Kellwasser inférieur" (=LKW), dans le Frasnien supérieur (= Mittlere Adorf-Stufe allemand = dol(β)γ supérieur), correspond au banc numéro 24a. Le deuxième ou "Kellwasser supérieur" (=UKW) se trouve à l'extrême sommet du Frasnien

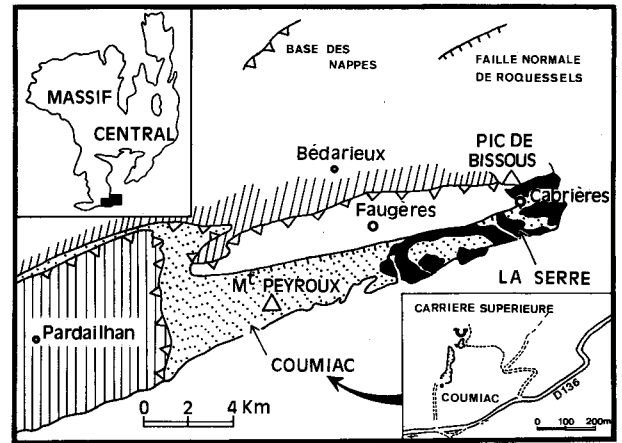


Figure 1. Situation des carrières de Coumiac sur un schéma structural de la Montagne Noire orientale (versant sud). Location of the Coumiac quarries on a structural map of the Eastern Montagne Noire (Southern slope).

(=dolδ) et correspond au banc numéro 31g (Tab. 1).

Schindler (1990a, p. 63) signale la présence d'ostracodes dans la carrière supérieure de Coumiac et cite deux espèces dans la banc 31g équivalent du KWK supérieur allemand. Il s'agit de *Nehdentomis pseudophthalma* et de *Pachydomeiellidae* indet. En fait ces strates contiennent une riche faune d'ostracodes dans le Frasnien supérieur et le Famennien inférieur. Jusqu'ici cent deux espèces, principalement benthiques, y sont répertoriées mais ce nombre augmentera probablement en affinant l'échantillonnage. D'autre part la nature compacte et très dure des calcaires biomicritiques en présence suppose une extraction des ostracodes par des acétolyses à chaud qu'il faut répéter sur chaque échantillon. Des résultats préliminaires quantitatifs (Lethiers et Feist, 1991a), montrent que de nombreuses espèces disparaissent dans l'UKW, les extinctions débutant significativement à partir de 32 cm sous le niveau réducteur. La durée de l'événement, chez les ostracodes, peut ainsi s'estimer à environ 400.000 ans comme la courbe de survie le confirme (Fig.2).

Dans la partie supérieure du Frasnien, cinquante-sept espèces sont connues actuellement entre les niveaux réducteurs des bancs 24a et 31g. Cet intervalle correspond à la Zone 13 des conodontes *sensu* Klapper (1988) ou encore à la Zone à *gigas* supérieure plus la Zone à *gigas* la plus supérieure, elle-même équivalente de la Zone à *linguiformis* (voir Ziegler et Sandberg, 1990 pour l'évolution des équivalences). Sur ces cinquante-sept espèces, onze (et peut-être quatorze) traversent la limite Frasnien-Famennien et font l'objet de cette étude. Elles représentent un lot d'environ 20% qui survivent donc à la crise paléobiologique. Ce pourcentage est

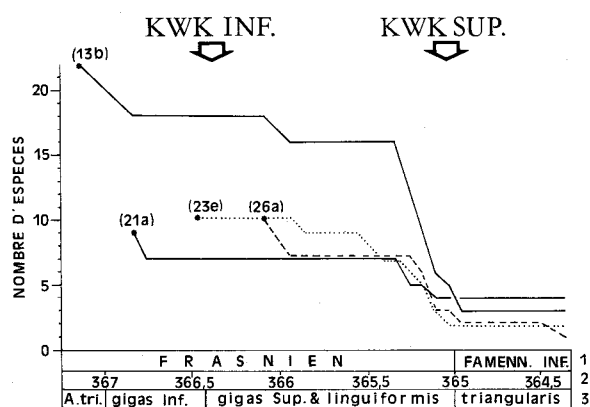


Figure 2. Courbes de survie des faunes d'ostracodes des principaux bancs du Frasnien dans la carrière supérieure de Coumiac. 1 = échelle stratigraphique; 2 = durées géochronologiques utilisées par Schindler (1990 a,b); 3 = zonation des conodontes. Survivorship curves of successive ostracod faunas from Frasnian beds in the upper quarry at Coumiac. 1 = stratigraphic scale; 2 geochronologic durations used by Schindler (1990 a,b); 3 = conodont zonation.

inférieur aux estimations préliminaires qui prévoyaient "un maximum de 35%" (Lethiers et Feist, 1991a, p. 1061).

Une petite association d'ostracodes prolifère dans le banc 31g du niveau dysaérobie de l'UKW. On y trouve des espèces benthiques de Paraparchitacea, de Cypridinacea et quelques espèces d'Entomozoacea dont le mode de vie pélagique reste discutable (Lethiers et Casier, 1995). La présence de cette faunule spécialisée ne met évidemment pas en cause l'existence de la crise du Kellwasser.

Au-dessus de la limite Frasnien-Famennien une nouvelle association d'ostracodes se diversifie progressivement dans les premiers décimètres. Jusqu'ici trente-deux espèces sont ainsi répertoriées dans la Zone à *Palmatolepis triangularis* du Famennien inférieur.

### 3. PALEONTOLOGIE SYSTEMATIQUE

Les types sont déposés dans la collection Ostracodes du Laboratoire de Micropaléontologie (P6M) de l'Université de Paris 6 ou au Département de Paléontologie, Section Micropaléontologie-Paléobotanique de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRScNB).

Sous-classe Ostracoda Latreille, 1806

Ordre Palaeocopida Henningsmoen, 1953

Sous-ordre Palaeocopina Henningsmoen, 1953

Superfamille Kirkbyacea Ulrich et Bassler, 1906

Famille Amphissitidae Knight, 1928

Genus *Amphissites* Girty, 1910

Générotype: *Amphissites rugosus* Girty, 1910.

### *Amphissites imbecillus* nov. sp.

(Pl. 1, Figs. 1-6)

.1991 *Amphissites* sp. 1: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Dérivation du nom.** Du latin *imbecillus* = faible; en allusion à la conservation médiocre de l'ornementation fragile.

**Diagnose.** Une espèce du genre *Amphissites* à bulbe subcentral de petit diamètre, à épaulement et carène verticale postérieurs peu distincts, à bord ventral droit au moins au centre et à silhouette dorsale avec des flancs subparallèles.

**Holotype.** Une carapace, P6M 1187 (Pl. 1, Fig. 3). L=0,62mm; H=0,33 mm; E=0,25 mm.

#### Paratypoides.

P6M 1124 (Pl. 1, Fig. 2). L=0,56mm; H=0,29mm; E=0,22mm.

P6M 1193 (Pl. 1, Fig. 1). L=0,72mm; H=0,38mm; E=0,31mm.

P6M 1194 (Pl. 1, Fig. 6). L=0,34mm; H=0,19mm; E=0,15mm.

P6M 1196 (Pl. 1, Fig. 4). H=0,43mm; E=0,35mm.

IRScNB b2778 (Pl. 1, Fig. 5). L=0,71mm; H=0,35mm; E=0,23mm.

**Matériel.** 24 individus et 14 fragments.

**Localité-type.** Carrière supérieure de Coumiac à 1,5 Km au NE de Cessenon, Montagne Noire.

**Niveau-type.** Formation de Coumiac. Sommet du Frasnien inférieur au Famennien basal. Partie supérieure de la Zone à *Ancyrognathus triangularis*, Zone à *gigas* et Zone à *Palmatolepis triangularis* de la zonation des conodontes (Tab. 1).

**Description.** Carapace de taille moyenne subamplète à bord dorsal droit ou légèrement concave. Angle cardinaux distincts chez les individus bien conservés. Bord postérieur largement arrondi. Bord antérieur à convexité souvent plus petite. Bord ventral avec une petite portion rectiligne vers le milieu, parallèle au bord dorsal ou légèrement convergent, spécialement chez les larves. Bulbe latéral petit (égal ou inférieur au 1/4 de la hauteur), situé un peu en avant et au-dessus du centre et dans une dépression de la surface valvaire. Présence d'une fine ride marginale et d'une carène striée admarginale (souvent mal ou peu conservée) parallèles aux bords libres et rejoignant les angles cardinaux. Présence possible aussi d'une seconde carène parallèle aux bords libres. Elle est située au quart de la hauteur dans le secteur ventral, et elle atteint la mi-hauteur dans les secteurs antérieur et postérieur. Une carène interne perpendiculaire au bord dorsal est parfois visible dans le secteur

postéro-dorsal où elle forme un épaulement. Silhouette dorsale à flancs subparallèles, à légère dépression autour du bulbe subcentral, à épaisseur maximale parfois dans la moitié postérieure et à extrémités antérieure et postérieure en pointes distinctes. Surface couverte d'une réticulation souvent peu ou non conservée.

**Dimensions.** Voir Fig. 3.

**Remarque.** L'absence d'épaulement antérieur place cette espèce dans le sous-genre *Amphikegelites* Sohn, 1983 mais ici l'ornementation reste insuffisamment conservée pour décider car dans le sous-genre *Amphissites* Girty, 1910 l'épaulement antérieur est parfois discret.

**Rapports et différences.** De nombreuses espèces du Dévonien supérieur mondial ressemblent à notre espèce. Citons: *Amphissites* cf. *parvulus* (Paeckelman, 1913) *sensu* Becker (1971), *sensu* Lethiers (1974c) et *sensu* Casier (1977, 1987, 1988, 1989, 1992) et *Amphissites irinae* Egorov, 1953? *sensu* Lethiers (1970) du Synclinorium de Dinant; *Amphissites* cf. *parvulus sensu* Olempska (1979) de Pologne; *Amphissites irinae* Glebovskaya et Zaspelova in Egorov (1953) de la Plate-forme russe, de Pologne (Zbikowska, 1983) et d'Allemagne (Blumenstengel, 1965, 1969); *Amphissites albertaensis* Loranger, 1954 de l'ouest du Canada (Braun, 1967) et *Amphissites (Amphissites) sp.B sensu* Becker et Wang, 1992 du sud de la Chine. *Amphissites imbecillus* nov. sp. diffère des espèces précédentes par son bulbe subcentral plus petit, par l'absence d'épaulement postérieur distinct, par le bord ventral rectiligne sur une courte distance et par sa silhouette dorsale non fusiforme. Notre espèce est proche de *Amphissites* sp. *sensu* Olempska (1979) du Frasnien et du Famennien de Pologne mais en diffère par le bulbe subcentral plus petit.

**Répartitions.** Jusqu'ici celle de la localité et du niveau-type.

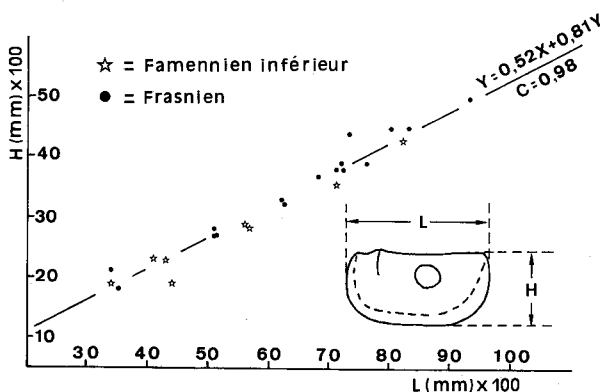


Figure 3. *Amphissites imbecillus* nov. sp. Diagramme hauteur-longueur. Height-length diagram.

Ordre Podocopida Müller, 1894  
Sous-ordre Podocopina Sars, 1866  
Superfamille Bairdiocypridacea Shaver, 1961  
Famille Bairdiocyprididae Shaver, 1961?

Genre *Orthocypris* Kummerow, 1953  
Générotype: *Bythocypris recta* Kummerow, 1943

*Orthocypris parilis* Rozhdestvenskaja, 1972  
(Pl. 1, Figs. 7-8)

\*1972 *Orthocypris parilis* sp. nov.: Rozhdestvenskaja, p. 74, 75, 116, 118, 121-126; Pl. 30, Fig. 5.

?1983 *Orthocypris* sp. 1: Zbikowska, p. 70; Pl. 21, Fig. 8.

.1991 *Orthocypris parilis* Rozhdestvenskaja, 1972: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Diagnose** (d'après Rozhdestvenskaja, 1972). Petite carapace allongée de contour rectangulaire arrondi, avec le bord dorsal et le bord ventral parallèles. Hauteur des valves identique sur toute la longueur.

**Matériel.** 11 carapaces dont 1 fragment.

**Description.** Voir Rozhdestvenskaja (1972, p. 74).

**Dimensions.**

P6M 1612 (Pl. 1, Fig. 7). L = 0,35mm; H=0,18mm; E=0,15mm.

P6M 1627 (Pl. 1, Fig. 8). L = 0,60mm; H=0,31mm; E=0,27mm.

**Répartition.** SE de la Plate-forme russe: couches de passage Givetien/Frasnien. Oural: Frasnien inférieur. (?)Frasnien de Pologne. Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire: Frasnien et Famennien inférieur (Tab. 1).

Famille Bairdiocyprididae Shaver, 1961

Genre *Healdianella* Posner, 1951

Générotype: *Healdianella darwinuloides* Posner, 1951.

*Healdianella alba* Lethiers, 1981  
(Pl. 1, Figs. 12-15)

\*1981 *Healdianella alba* n. sp.: Lethiers, p. 69, 104, 106, 110, 112, 116, 129, 130, 135-137, 139, 142, 150; Pl. 13, Figs. 126-128.

.1982 *Healdianella alba* Lethiers, 1981: Braun et Lethiers, p. 1956, Fig. 1; Pl. 2, Fig. 15.

?1982 "*Bythocypris*" sp. B: Becker, p. 113, 130; Pl. 8, Figs. 24-26.

.1985 *Healdianella alba* Lethiers, 1981: Bessière et Lethiers, p. 18.

.1991 *Healdianella alba* Lethiers, 1981: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Diagnose** (d'après Lethiers, 1981). Une espèce du genre *Healdianella* à faible recouvrement, à concavité du bord ventral légèrement en avant du centre, et à extrémité postérieure arrondie en vue dorsale.

**Matériel.** 55 carapaces.

**Description.** voir Lethiers (1981, p. 69).

**Dimensions.** voir Fig. 4.

P6M 1604 (Pl. 1, Fig. 14). L=0,28mm; H=0,16mm; E=0,12mm.

P6M 1614 (Pl. 1, Fig. 12). L=0,32mm; H=0,19mm; E=0,14mm.

P6M 1615 (Pl. 1, Fig. 13). L=0,28mm; H=0,18mm; E=0,13mm.

P6M 1701 (Pl. 1, Fig. 15). L=0,37mm; H=0,23mm; E=0,15mm.

**Répartition.** Ouest du Canada: Frasnien supérieur (doIδ) à Strunien (doVI). Avesnois, nord de la France: Famennien supérieur (Fa2c = doV) (Lethiers, 1981, p. 69). (?)Nord de l'Espagne: Famennien supérieur (doIII-IV). Massif de Mouthoumet, sud de la France: Famennien supérieur. Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire: Frasnien supérieur et Famennien inférieur (Tab. 1).

Famille Pachydomellidae Berdan et Sohn, 1961

Genre *Newsomites* Morris et Hill, 1952

Générotype: *Newsomites pertumidus* Morris et Hill, 1952.

*Newsomites natus* Rozhdestvenskaja, 1972  
(Pl. 1, Figs. 16-19)

\*1972 *Newsomites natus* sp. nov. :  
Rozhdestvenskaja, p. 73, 116, 118, 126; Pl.  
15, Fig. 4.

.1991 *Newsomites* cf. *natus* Rozhdestvenskaja,  
1972: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

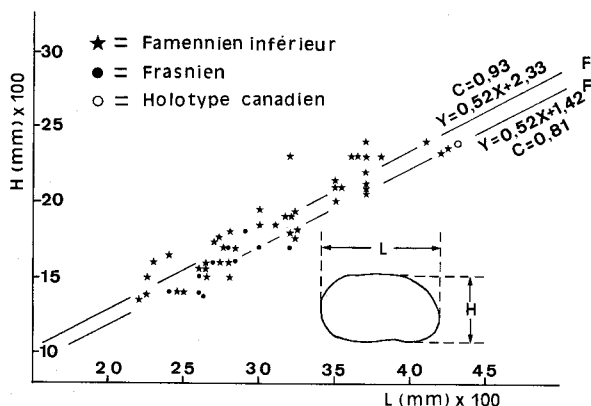


Figure 4. *Healdianella alba* Lethiers, 1981. Diagramme hauteur-longueur. Height-length diagram.

**Diagnose** (d'après Rozhdestvenskaja, 1972). Petite carapace, très enflée à contour subovoïdal. Extrémité antérieure haute en large arrondi et extrémité postérieure basse et émoussée.

**Matériel.** 51 carapaces dont 5 usées.

**Description.** Voir Rozhdestvenskaja (1972).

**Discussion.** Nos formes montrent une variation importante du contour latéral, spécialement chez les larves. Mais plusieurs individus correspondent précisément à *N. natus*. L'arrondi du bord postérieur est légèrement plus large et la taille générale plus petite. Il s'agit peut-être d'une sous-espèce par rapport aux individus décrits dans le Frasnien inférieur de Russie. Vu l'état de conservation et la petite dimension des carapaces, il est difficile de juger.

**Dimensions.** voir Fig. 5.

P6M 1644 (Pl. 1, Fig. 17). L=0,23mm; H=0,13mm; E=0,15mm.

P6M 1646 (Pl. 1, Fig. 16). L=0,31mm; H=0,19mm; E=0,20mm.

P6M 1650 (Pl. 1, Fig. 18). L=0,26mm; H=0,16mm; E=0,18mm.

P6M 1651 (Pl. 1, Fig. 19). L=0,28mm; H=0,16mm; E=0,18mm.

**Répartition.** Plate-forme bachkirienne de Russie: Frasnien inférieur. Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire: Frasnien supérieur et Famennien inférieur (Tab. 1).

Superfamille Bairdiacea Sars, 1888  
Famille Acrafiidae Gründel, 1962

Genre *Xixionopsis* Becker et Sanchez de Posada,  
1977

Générotype: *Xixionopsis jeanberdanae* Becker,  
Groos-Uffenorde et Sanchez de Posada, 1977.

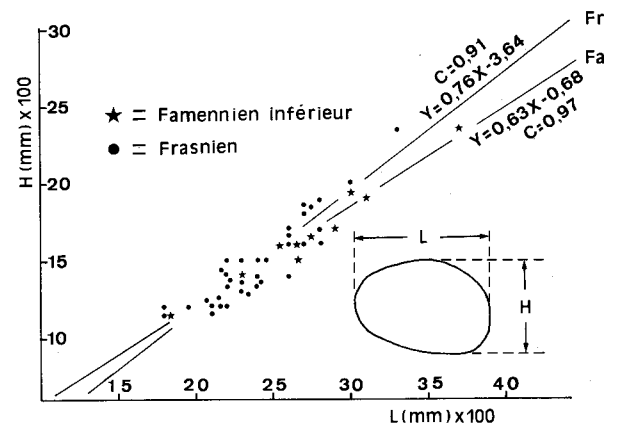


Figure 5. *Newsomites natus* Rozhdestvenskaja, 1972. Diagramme hauteur-longueur. Height-length diagram.

**Remarque.** Ce genre a été décrit sous deux noms la même année: *Saumella* (Zenkova, 1977, p. 130) et *Xixionopsis* (Becker et Sanchez de Posada, 1977, p. 176). D'après l'exégèse minutieuse de Becker (1992, p. 395), il convient de conserver le deuxième nom. Les genres *Prontipantex* Kesling et Chilman, 1978 et *Flatiella* Wang et Shi, 1982 sont également synonymes (Becker & Wang, 1992, p. 38). Répartition: Dévonien basal à Westphalien, circumglobal.

*Xixionopsis* sp. A  
(Pl. 2, Fig. 11)

.1991 *Saumella?* sp.: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Matériel.** 11 individus dont 3 fragments.

**Description.** Très petite carapace allongée, uniquement connue par des moules internes (longueur des adultes d'environ 0,36 à 0,39 mm). Outre les caractères du genre, bord dorsal rectiligne parallèle ou faiblement convergent vers l'avant avec le bord ventral rectiligne; bord postéro-dorsal subrectiligne à légèrement convexe retombant brusquement pour donner une pointe au niveau ventral avec une épine possible à cette extrémité sur chaque valve. Bord antérieur arrondi mais imparfaitement connu. Silhouette dorsale biconvexe, aux extrémités pointues et à épaisseur maximale vers le centre ou un peu en avant. Epaisseur égale ou, le plus souvent supérieure à la hauteur.

#### Dimensions.

P6M 1702 (Pl. 2, Fig. 11). L=0,39mm; H=0,15mm; E=0,17mm.

**Discussion.** Le genre *Xixionopsis* est signalé pour la première fois dans le Dévonien supérieur. Notre espèce diffère des espèces connues du Dévonien inférieur et moyen (Zenkova, 1977; Becker et Sanchez de Posada, 1977; Feist et Groos-Uffenorde, 1979; Michailova, 1981; Kesling et Chilman, 1978; Coen, 1985; Becker et Wang, 1992), du Tournaisien (Crasquin, 1985; Coen *et al.*, 1988) et du Westphalien (Becker, 1992) par sa silhouette allongée, son bord dorsal rectiligne et ses petites dimensions.

**Répartition.** Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire: Frasnien supérieur et Famennien inférieur.

Genre *Acratia* Delo, 1930

Générotype: *Acratia typica* Delo, 1930

Sous-genre *Acratia* (*Cooperuna*) Gründel, 1962

Subgénérotype: *Acratia* (*Cooperuna*) *cooperi* Gründel, 1962.

*Acratia* (*Cooperuna*) *feisti* nov. sp.  
(Pl. 2, Figs. 7-10)

.1991 *Acratia* cf. *schelonica* Egorov, 1953: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Dérivation du nom.** Espèce dédiée à Raimund Feist (Université de Montpellier II) pour ses travaux sur le Paléozoïque de la Montagne Noire.

**Diagnose.** Une espèce des genre et sous-genre *Acratia* (*Cooperuna*) à bords dorsal et ventral rectilignes et subparallèles, à pointe postérieure près de la mi-hauteur, à silhouette dorsale avec des flancs aplatis ou même déprimés.

**Holotype.** Une carapace, P6M 1123 (Pl. 2, Fig. 9). L=0,79mm; H=0,31mm; E=0,30mm.

#### Paratypoïdes.

P6M 1131 (Pl. 2, Fig. 10). L=0,71mm; H=0,27mm; E=0,24mm.

P6M 1621 (Pl. 2, Fig. 7). L=0,60mm; H=0,25mm; E=0,22mm.

P6M 1622 (Pl. 2, Fig. 8). L=0,76mm; H=0,33mm; E=0,31mm.

**Matériel.** 20 individus plus 50 fragments ou carapaces à extrémités cassées.

**Localité-type.** Carrière supérieure de Coumiac à 1,5 Km au NE de Cessenon, Montagne Noire.

**Niveau-type.** Formation de Coumiac. Frasnien supérieur et Famennien basal. Zones à *gigas* et à *Palmatolepis triangularis* de la zonation des condontes (Tab. 1).

**Description.** Carapace de taille moyenne, allongée et fusiforme. Bord ventral rectiligne, au moins sur une courte distance. Bord dorsal rectiligne et parallèle au bord ventral; parfois légèrement incliné vers l'arrière chez les stades larvaires.  $2,3 < L/H < 2,9$ . Bords postéro-dorsal et postéro-ventral subrectilignes. Pointe postérieure située vers la mi-hauteur ou très légèrement en-dessous. Bord antéro-dorsal convexe. Bord antéro-ventral subrectiligne puis concave sous l'extrémité antérieure. Bec antérieur à développement variable, situé vers la mi-hauteur ou légèrement en-dessous. Recouvrement apparemment faible de la valve gauche sur la valve droite au bord ventral. Silhouette dorsale à flancs aplatis et parallèles, parfois déprimés vers le centre, à extrémité antérieure courte avec le bec antérieur comprimé et à extrémité postérieure plus longue et régulière. Surface lisse.

**Dimensions.** Voir Fig. 6.

**Rapports et différences.** Les espèces d'*Acratia* du Dévonien supérieur possédant des bords dorsal et ventral rectilignes et subparallèles sont nombreuses. Citons: *A. tichonovitchi* Egorov, 1953 du Frasnien de la Plate-forme russe et de Pologne, *A. paraschelonica* Lethiers, 1974 du Frasnien supérieur

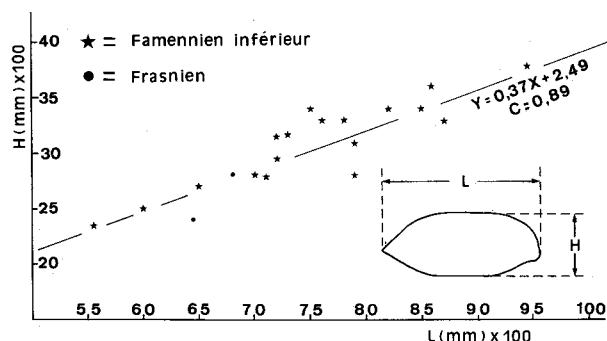


Figure 6. *Acratia (C.) feisti* nov. sp. Diagramme hauteur-longueur. Height-length diagram.

et Famennien basal du Synclinorium de Dinant (Belgique), *A. terechovae* Shishkinskaja, 1964 du Famennien inférieur de la Plate-forme russe méridionale, *A. aff. rostrataformis* Schevtsov, 1964 *sensu* Becker (1982, 1987) du Dévonien supérieur du nord de l'Espagne, du nord de l'Afrique et des Pyrénées (Delvolvé et Lethiers, 1986), *A. cf. evlanensis* Egorov, 1953 et *A. cf. gassanovae* Egorov, 1953 *sensu* Lethiers (1981) du Dévonien supérieur ouest-canadien. Notre espèce en diffère principalement par la silhouette aplatie de la vue dorsale et par la pointe postérieure plus haute. Les silhouettes latérales de *A. (C.) rostrataformis* Schevtsov, 1964? *sensu* Blumenstengel (1969, Pl. 3, Figs. 7-8 seulement) du Frasnien supérieur du Harz (Allemagne) et de *A. (C.) rostrataformis* Schevtsov, 1964 *sensu* Olempska (1979, Pl. 21, Fig. 4 seulement) du Famennien de Pologne semblent identiques à notre espèce mais la différence porte sur la vue dorsale. *A. feisti* nov. sp. rappelle *Acratia* sp. 46 *sensu* Braun (1968) du Frasnien ouest-canadien mais s'en distingue par sa pointe postérieure plus longue.

**Répartition.** Jusqu'ici celle de la localité-type et du niveau-type (Tab. 1).

Famille Acratiidae Gründel, 1962?

Genre *Famenella* Polenova, 1953

Générotype: *Famenella inconditis* Polenova, 1953.

*Famenella postkairovaensis* nov. sp.  
(Pl. 2, Figs. 1-6)

.1991 *Famenella cf. perspiqua* Rozhdestvenskaja, 1972: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Dérivation du nom.** Espèce venant après l'espèce *F. kairovaensis* Rozhdestvenskaja, 1972 du Frasnien inférieur de la Plate-forme russe.

**Diagnose.** Une espèce du genre *Famenella*, de petite taille, à bords antérieur et postérieur arrondis, à angulosité dorsale émoussée et à silhouette dorsale avec une pointe antérieure plus effilée que la postérieure.

**Holotype.** Une carapace, P6M n° 1156 (Pl. 2, Fig. 4). L=0,35mm; H=0,20mm; E=0,16mm.

#### Paratypoïdes.

P6M 1603 (Pl. 2, Fig. 2). L=0,42mm; H=0,24mm; E=0,22mm.

P6M 1605 (Pl. 2, Fig. 6). L=0,36mm; H=0,20mm; E=0,16mm.

P6M 1606 (Pl. 2, Fig. 3). L=0,37mm; H=0,20mm; E=0,17mm.

P6M 1610 (Pl. 2, Fig. 1). L=0,40mm; H=0,24mm; E=0,17mm.

P6M 1611 (Pl. 2, Fig. 5). L=0,32mm; H=0,19mm; E=0,13mm.

**Localité-type.** Carrière supérieure de Coumiac à 1,5 Km au NE de Cessenon, Montagne Noire.

**Niveau-type.** Formation de Coumiac. Sommet du Frasnien inférieur à Famennien basal. Partie supérieure de la Zone à *Ancyrognathus triangularis*, Zone à *gigas* et Zone à *Palmatolepis triangularis* de la zonation des conodontes (Tab. 1).

**Description.** Petite carapace ovoïdale à bord dorsal droit incliné vers l'arrière. Bord antéro-dorsal convexe donnant avec le bord dorsal un angle émoussé situé vers le 1/3 antérieur ou légèrement en arrière. Bord antérieur en arrondi plus ou moins large, à maximum de convexité situé sous la mi-hauteur ou vers celle-ci. Bord postérieur en plus petit arrondi situé sous la mi-hauteur. Bord ventral subrectiligne à très légèrement convexe. Valve gauche légèrement plus grande que la valve droite, donnant un faible recouvrement au bord ventral. Silhouette dorsale fusiforme à pointe antérieure aiguë et plus allongée que la postérieure obtuse. Epaisseur maximale vers le centre ou légèrement en arrière. Surface lisse.

**Dimensions.** Voir la Fig. 7.

**Variations.** Les variations intraspécifiques portent sur l'arrondi du bord antérieur qui est plus ou moins large, sur l'inclinaison et la longueur du bord dorsal, sur la silhouette dorsale dont les flancs peuvent s'aplatir et la pointe antérieure se comprimer.

**Rapports et différences.** Une dizaine d'espèces du genre *Famenella* se répartissent dans le Dévonien supérieur et le Dinantien. La silhouette latérale de notre espèce semble proche de celle de *F. kairovaensis* Rozhdestvenskaja, 1972 du Frasnien inférieur (horizon Domanik) de la Plate-forme bachkiriennne mais ici la taille est deux fois plus petite et la silhouette dorsale montre des extrémités pointues. Notre espèce diffère de *F. cf. kairovaensis sensu* Lethiers (1981) du Famennien (doli-V) ouest-canadien, par sa petite taille, sa carapace moins allongée, son bord postérieur arrondi et par sa silhouette dorsale à pointe antérieure plus allongée. Ce dernier caractère la sépare également de *F. angulata angulata* Rozhdestvenskaja, 1972 et



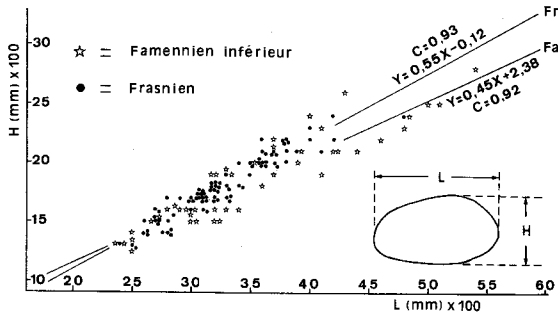


Figure 7. *Famenella postkairovaensis* nov. sp. Diagramme hauteur-longueur. Height-length diagram.

surtout de *F. angulata perparva* Lethiers & Feist, 1991 du Famennien terminal-Tournaisien (doVI-Cdl) européen dont l'angulosité dorsale est aussi plus marquée.

**Répartition.** Jusqu'ici celle de la localité-type et du niveau-type (Tab. 1).

Famille Bairdiidae Sars, 1888

Genre *Bairdia* McCoy, 1844

Sous-genre *Bairdia* (*Bairdia*) McCoy, 1844

Subgénérotipe: *Bairdia curta* McCoy, 1844.

*Bairdia* (*Bairdia*) *eleziana* Egorov, 1953  
(Pl. 1, Figs. 20-21)

- \*1953 *Bairdia eleziana* n. sp.: Egorov, p. 12, 13, 14, 63; Pl. 7, Fig. 1.
- ?1955 *Bairdia hypsoconcha* Gibson, n. sp.: Gibson, p. 14; Pl. 1, Fig. 16.
- ?1955 *Bairdia subtilla* Gibson, n. sp.: Gibson, p. 16; p. 1, Fig. 14.
- 1960 *Bairdia eleziana* Egorov, 1953: Sohn, p. 25.
- 1968 *Bairdia eleziana* Eg.: Aranova et al., p. 382.
- ?1968 *Bairdia* sp. 51: Braun, p. 620, 629; Pl. 3, Fig. 51.
- 1974a *Bairdia* cf. *eleziana* Egorov, 1953: Lethiers, p. 1016.
- 1974b *Bairdia* (*B.*) cf. *eleziana* Egorov, 1953: Lethiers, Pl. 1, Fig. 16.
- ?1975 *Bairdia hypsoconcha* Gibson, 1955: Lethiers, p. 74; Pl. 7, Fig. 9 (nouvelle photographie de l'holotype).
- 1985 *Bairdia* (*B.*) sp. A: Casier, p. 840, 841; Pl. 3, Fig. 40.
- 1987 *Bairdia* (*Bairdia*) *eleziana* Egorov, 1953: Becker, p. 85.
- ?1987 *Bairdia* (*Bairdia*) cf. *eleziana* Egorov, 1953: Becker, p. 51, 85.
- .1991 *Bairdia* cf. *eleziana* Egorov, 1953: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Diagnose** (d'après la description et les illustrations d'Egorov, 1953). Une espèce des genre et sous-genre *Bairdia* (*Bairdia*) à bord antérieur en petit

arrondi situé à la mi-hauteur, aux bords antéro-ventral et postéro-dorsal subparallèles, à bord dorsal légèrement convexe et incliné vers l'arrière, au bord ventral subrectiligne à convexe. Silhouette dorsale biconvexe régulière.

**Matériel.** 8 spécimens plus 7 individus usés.

**Description.** Voir Egorov (1953, p. 12, 13).

**Dimensions.** Voir Fig. 8.

P6M 1705 (Pl. 1, Fig. 21). L=0,88mm; H=0,43mm; E=0,33mm.

P6M 1707 (Pl. 1, Fig. 20). L=0,43mm; H=0,24mm; E=0,20mm.

**Discussions.** Une variation intraspécifique dans le détail de la silhouette semble caractériser *B.* (*B.*) *eleziana* Egorov, 1953. Les espèces *B. hypsoconcha* Gibson, 1955, *B. subtilla* Gibson, 1955 et *Bairdia* sp. 51 Braun, 1968 du Dévonien supérieur d'Amérique du Nord entrent dans la diagnose de cette espèce et sont peut-être conspécifiques. *Bairdia* (*B.*) sp. A Casier, 1985 et *B.* (*B.*) cf. *eleziana sensu* Becker (1987) du Famennien d'Afrique du Nord et *B.* (*B.*) cf. *eleziana sensu* Lethiers (1974a, b) de l'Avesnois (nord de la France) appartiennent probablement aussi à cette espèce.

**Répartition.** Plate-forme russe: Famennien inférieur. (?)Amérique du Nord: Dévonien supérieur. Avesnois (France): Famennien. (?)Algérie et Maroc: Famennien. Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire: Frasnien supérieur et Famennien inférieur (Tab. 1).

Sous-genre *Bairdia* (*Rectobairdia*) Sohn, 1960  
Subgénérotipe: *Bairdia depressa* Geis, 1932.

*Bairdia* (*Rectobairdia*) nov. sp. A  
(Pl. 2, Figs. 12-15)

.1991 *Bairdia* sp. 7: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

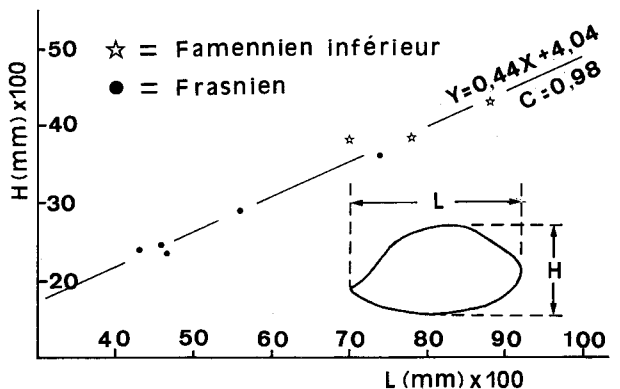


Figure 8. *Bairdia* (*B.*) *eleziana* Egorov, 1953. Diagramme hauteur-longueur. Height-length diagram.

**Matériel.** 5 carapaces et une valve.

**Description.** Espèce caractérisée par une angulosité dorsale, un peu en avant du centre, très ouverte mais toujours distincte, formée par les bords antéro-dorsal et dorsal subrectilignes et d'égale longueur en moyenne. Bord antérieur largement arrondi. Bord postéro-dorsal subrectiligne, donnant un angle marqué avec le bord dorsal et reportant la pointe postérieure au niveau du bord ventral. Une légère concavité du bord ventral située presque à la verticale de l'angulosité dorsale. Sur certains individus: une petite concavité juste sous la pointe postérieure. Silhouette dorsale biconvexe régulière avec une extrémité postérieure légèrement plus effilée.

**Dimensions.**

P6M 1761 (Pl. 2, Fig. 14). L=0,51mm; H=0,25mm; E=0,22mm.

P6M 1768 (Pl. 2, Fig. 13). L=0,46mm; H=0,23mm; E=0,21mm.

P6M 1769 (Pl. 2, Fig. 12). L=0,47mm; H=0,23mm.

P6M 1770 (Pl. 2, Fig. 15). L=0,54mm; H=0,26mm; E=0,24mm.

**Discussions.** Cette nouvelle espèce est laissée en nomenclature ouverte par manque de matériel. Elle rappelle *Bairdia* (*B.*) sp. B *sensu* Becker (1982, Figs. 2-8 seulement) du Famennien supérieur du nord de l'Espagne mais en diffère par son bord dorsal plus long, son bord postéro-dorsal moins concave, sa pointe postérieure plus basse et par sa silhouette dorsale régulièrement biconvexe. Sa forme générale évoque également des espèces du Dévonien supérieur de la Plate-forme russe (*Bairdia kelleri* Egorov, 1953; *Bairdia eleziana* Egorov, 1953) ou des USA (*Bairdia hypsoconcha* Gibson, 1955; *Bairdia subtilla* Gibson, 1955) mais elle s'en distingue par la présence d'une concavité ventrale, par une pointe postérieure plus basse et par un bord antérieur plus large.

**Répartition.** Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire: Frasnien supérieur et Famennien inférieur (Tab. 1).

Ordre et sous-ordre incertains  
Superfamille (des auteurs) Cytheracea Baird,  
1850  
Famille Bythocytheridae Sars, 1926

Genre *Praebythoceratina* Gründel et Kozur, 1972  
Générotype: *Praebythoceratina progracilis* Kozur,  
1972.

*Praebythoceratina* sp. A  
(Pl. 2, Figs. 16-18)

.1991 *Monoceratina?* sp. 2: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Matériel.** 7 moules internes dont 1 fragmenté.

**Discussions.** Cette espèce, uniquement connue par des moules internes, se caractérise par une petite carapace préplète allongée à angle cardinal antérieur d'environ 130 degrés. Hauteur maximale située au 1/4 antérieur et parfois à la verticale de l'angle cardinal antérieur. Valves aplaties dans l'aire postéro-ventrale. Silhouette dorsale à flancs subparallèles, à pointes antérieure et postérieure comprimées aux extrémités et à courtes épines latérales implantées perpendiculairement à la surface vers les 3/5èmes de l'avant.

La vue dorsale de notre espèce rappelle celle de *Bythoceratina* (*P.*) sp. A *sensu* Becker (1982) du Frasnien et Famennien (?) du nord de l'Espagne et de *Bythoceratina* (*P.*) *sensu* sp. Gründel (1973) du Famennien de Thuringe et de Montagne Noire (Lethiers & Feist 1991b). Elle semble cependant en différer par sa silhouette latérale plus triangulaire et par l'épine latérale insérée plus haut.

**Dimensions.**

P6M 1633 (Pl. 2, Fig. 17). L=0,36mm; H=0,19mm; E=0,20mm.

P6M 1634 (Pl. 2, Fig. 16). L=0,40mm; H=0,20mm; E=0,21mm.

P6M 1645 (Pl. 2, Fig. 18). L=0,43mm; H=0,21mm; E=0,23mm.

**Répartition.** Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire. Frasnien supérieur et Famennien inférieur (Tab. 1).

*Praebythoceratina* sp. B  
(Pl. 2, Figs. 19-21)

.1991 *Monoceratina?* sp. 1: Lethiers et Crasquin-Soleau, p. 24.

**Matériel.** 8 moules internes dont 1 fragmenté.

**Discussions.** Cette espèce, uniquement connue par des moules internes, se caractérise par une petite carapace allongée subtriangulaire en vue latérale. Elle diffère de *Praebythoceratina* (*P.*) sp. A par un angle cardinal antérieur d'environ 70 degrés, par une hauteur maximale au 1/3 antérieur, par une épine postéroventrale située aux 3/4 postérieurs et dirigée vers l'arrière comme le montre la silhouette dorsale.

**Dimensions.**

P6M 1678 (Pl. 2, Fig. 19). L=0,38mm; H=0,17mm; E=0,15 mm.

P6M 1679 (Pl. 2, Fig. 21). L=0,40mm; H=0,17mm; E=0,18 mm.

P6M 1755 (Pl. 2, Fig. 20). L=0,34mm; H=0,14mm; E=0,13 mm.

**Répartition.** Carrière supérieure de Coumiac, Montagne Noire. Frasnien supérieur et Famennien inférieur (Tab. 1).

A cette analyse systématique de onze espèces on peut ajouter trois autres (Tab. 1) dont le passage du Frasnien au Famennien reste problématique parce qu'elles sont peu représentées (souvent un individu par niveau) et pauvrement conservées. Il s'agit de *Buregia?* sp. A (Pl. 1, Fig. 9), *Healdianella* cf. *cuneata* Rozhdestvenskaja, 1972 (Pl. 1, Figs. 10-11) et *Richterina* (*R.*) cf. *striatula* Richter (1848).

#### 4. CARACTERES DES ESPECES SURVIVANTES ET CHANGEMENTS DU MILIEU

La question se pose de savoir pourquoi ces onze espèces survivent à l'extinction de la limite Frasnien-Famennien contrairement aux quarante-six autres du Frasnien supérieur. Présentent-elles des adaptations spéciales permettant d'expliquer leur résistance?

Sur ces onze espèces, huit (=78%) appartiennent aux Podocopida dont la proportion dépasse significativement celle des quarante-six espèces limitées au Frasnien supérieur (27 Podocopida = 58%). Il en découle que la plupart de ces espèces ont des valves lisses et une forme générale oblongue ovoïde (*Orthocypris*, *Healdianella*, *Famenella*, *Newsomites*) ou oblongue pointue (*Xixionopsis*, *Acratia*, *Bairdia*). Il en découle également que cette majorité possédait un mode de nutrition détritivore peu propice à une adaptation particulière au déficit des eaux en oxygène (Whatley, 1991) contrairement à la petite association de l'UKW (Lethiers et Casier, 1995) que nous évoquons dans le chapitre 2 consacré au limitotype de Coumiac et à sa faune d'ostracodes.

Le passage Frasnien-Famennien s'accompagne aussi d'un faible déplacement anagénétique des populations. Celui-ci se détecte parfois sur les diagrammes hauteur-longueur: on voit la droite de régression basculer ou se décaler faiblement entre le Frasnien supérieur et le Famennien inférieur (Figs. 4, 5, 7). Il semble également que les individus du Famennien inférieur augmentent légèrement de taille chez une même espèce (Figs. 4, 7 et 8). En moyenne toutefois les dimensions des espèces survivantes sont significativement inférieures à celles des espèces du Dévonien supérieur: entre 0,35 et 1 mm de longueur maximale contre une majorité d'espèces habituellement situées entre 0,5 et 2 mm au Dévonien supérieur. Le cénogramme de taille maximale des onze espèces traversant la limite Frasnien/Famennien montre une inflexion de la courbe vers 0,55 mm avec six espèces situées sous cette valeur (Fig.9).

Ces différents caractères, que nous venons d'exposer, restent difficile à interpréter jusqu'à présent. On peut néanmoins affirmer que la survie n'a pu s'effectuer dans la tranche d'eau mal oxygénée: dans le Tab. 1, aucune des onze espèces n'est présente dans les deux niveaux réducteurs (bancs n° 24a et 31g) ni, exception faite d'*Amphissites imbecillus* nov. sp., dans les niveaux directement sus-jacents (bancs n°28b, 32a). Ce phénomène relève de "l'effet Lazare", concept énoncé par Flessa et Jablonski (1983) et Jablonski (1986): les taxons survivent à un événement défavorable grâce à des populations implantées dans des milieux refuges, souvent inconnus, où les conditions sont restées propices à leur développement. Ce concept peut s'appliquer au cas étudié.

De nombreux auteurs invoquent la montée et l'extension d'une tranche d'eau dysaérobie ou anoxique liée peut-être à une transgression globale et à un réchauffement climatique, pour expliquer les extinctions dans le benthos au Frasnien terminal (voir par ex. Walliser, 1986; Casier, 1987; Thompson et Newton, 1988; Joachimski et Buggisch, 1993). Dans le cas de la Montagne Noire, Schindler (1990a, p. 16, 95) interprète la sédimentation de Coumiac comme celle d'un haut fond probablement séparé du domaine néritique littoral par des bassins plus profonds. Dans ce schéma, les extinctions du Frasnien terminal (banc n° 31g) se comprennent comme la conséquence du recouvrement momentané de ce haut fond par les eaux déficitaires en O<sub>2</sub> (1 à 1,5 ml/l O<sub>2</sub> selon les estimations de Lethiers et Casier, 1995) à la fin du Frasnien. Nos espèces survivantes feraient partie des populations benthiques eurybathes subsistant dans l'étage infralittoral peu profond qui tiendrait le rôle de milieu refuge (Fig.10). Nous écartons l'hypothèse d'un milieu refuge profond (bathyal) car aucune preuve d'eau profonde oxygénée n'existe au Frasnien ter-

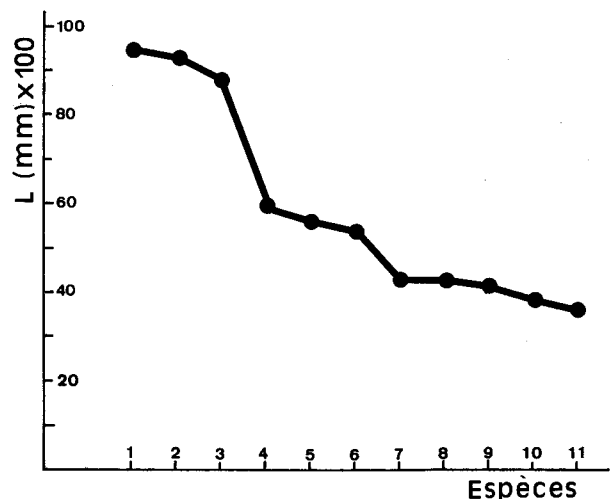


Figure 9. Cénogramme de taille maximale (longueur) des onze espèces survivantes de Coumiac. Maximum size (length) cenogram of the eleven surviving species at Coumiac.

minal et l'écotype à ostracodes profonds, connu par ailleurs, ne correspond pas à l'association de nos onze espèces (voir Lethiers et Raymond, 1991 à ce sujet). D'autre part, la découverte récente d'un assemblage d'ostracodes très peu profonds dans l'extrême base du Famennien du bord sud du Bassin de Dinant (Casier & Devleeschouwer, 1995), indique que des milieux proches du littoral, n'ont pas été atteints par le niveau des eaux pauvres en  $O_2$ . Contrairement à la majorité, les onze espèces survivantes posséderaient également des capacités eurythermes puisqu'un refroidissement notable surviendrait dès le Famennien basal (sur ce sujet, voir les arguments et la bibliographie in Lethiers et Raymond, 1991 et Lethiers et Crasquin-Soleau, 1991). Ces deux préadaptations paléoécologiques (eurybathes et eurythermes) leurs ont conféré la possibilité d'échapper aux conséquences léthales de l'événement de la limite Frasnien-Famennien.

Cette interprétation est renforcée par le cosmopolitisme d'au moins quatre espèces sur onze, les répartitions géographiques des autres restant encore peu connues. On retrouve ici une des constantes de l'extinction en masse des espèces benthiques selon laquelle les espèces eury- sont moins atteintes que les espèces sténo-

En conclusion, lors de la transgression du Frasnien supérieur, les espèces eurybathes ont accru leur territoire dans les régions infralittorales peu profondes qui constituent des milieux refuges. C'est à partir de ceux-ci que le haut fond de Coumiac a été recolonisé lorsque les conditions normales d'oxygénation sont revenues.

## 5. CONCLUSION GENERALE

Pour comprendre les mécanismes des crises paléobiologiques les auteurs analysent généralement les extinctions et les apparitions taxinomiques. Pour la première fois nous avons pris en considération les espèces qui échappent à la cause des extinctions afin de découvrir le pourquoi et le comment de leur survie.

Dans le cas de l'événement F/F de Coumiac, les ostracodes survivant montrent des caractères particuliers qui restent jusqu'ici difficile à relier aux

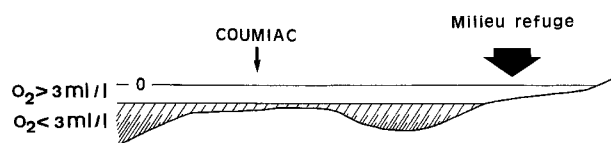


Figure 10. Situation de Coumiac pendant la montée maximale des eaux à déficit d'oxygène. Le milieu refuge oxygéné, vers le littoral, est réservé aux espèces eurybathes. Paleogeographic sketch showing location of Coumiac during maximum rise of low-oxygen water column. The oxygenate nearshore refuge is reserved to eurybathic species.

facteurs extrinsèques. Néanmoins le phénomène de "l'effet Lazare" est mis en évidence; il semble lié à la notion de milieu refuge, en environnement peu profond, à valeur de point de départ pour la recolonisation ultérieure.

## 6. REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient vivement H. Groos-Uffenorde, de l'Institut de Géologie et de Paléontologie de l'Université de Göttingen, et Michel Coen du Laboratoire de Paléontologie de l'Université catholique de Louvain pour leur lecture critique du manuscrit.

## 7. BIBLIOGRAPHIE

- BECKER, G., 1971. Ostracoda aus dem Mittel - Frasnium (Oberdevon) der Mulde von Dinant. *Bull. Inst. roy. Sc. Nat. Belgique*, 47 (34): 82 pp.
- BECKER, G., 1982. Ostracoda aus Cephalopoden-Führendem Oberdevon im Kantabrischen Gebirge (N - Spanien). 2. Bairdiacea, Cytheracea und Entomozoacea. *Palaeontographica*, A 178: 109-182.
- BECKER, G., 1992. Flachwasser-Ostracoden aus dem hohen Westfal Asturiens (Kantabrisches Gebirge, N-Spanien). 2. Podocopida. *Senckenbergiana lethaea*, 71 (5/6): 383-425.
- BECKER, G. & SANCHEZ DE POSADA, L.C., 1977. Ostracoda aus der Moniello-Formation Asturiens (Devon; N - Spanien). *Palaeontographica*, A 158: 115-203.
- BECKER, G. & WANG, Shang-qi, 1992. Kirkbyacea and Bairdiacea (Ostracoda) from the Palaeozoic of China. *Palaeontographica* A 224: 1-54.
- BECKER, R.T., 1993. Stratigraphische Gliederung und Ammonoideen-Faunen im Nehdenium (Oberdevon II) von Europa und Nord-Afrika. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 155: 1-405.
- BECKER, R.T., FEIST, R., FLAYS, G., HOUSE, M.R. & KLAPPER, G. 1989. Frasnian-Famennian extinction events in the Devonian at Coumiac, southern France. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 309: 259-266.
- BESSIERE, G. & LETHIERS, F., 1985. Le Paléozoïque du Massif de Mouthoumet. In: Tambareau, Y. et al. Journée d'étude des ostracodologues de langue française dans les Hautes-Corbières. *Bull. Soc. Etudes Sci. de l'Aude*, 85: 14-22.
- BLUMENSTENGEL, H., 1965. Zur Taxinomie und Biostratigraphie verkieselter Ostracoden aus dem Thüringer Oberdevon. *Freiberger Forschungsh.*, C183: 1-127.
- BLUMENSTENGEL, H., 1969. Oberdevonische Ostracoden aus der Bohrung Mandelholz 18/56 (Harz, Elbingeröder Komplex). *Freiberger Forschungsh.*, C256: 7-36.
- BOYER, F., KRYLATOV, S., LE FEVRE, J. & STOPPEL, D., 1968. Le Dévonien supérieur et la limite dévono-carbonifère en Montagne Noire (France). Lithostratigraphie-biostratigraphie (Conodontes). *Bull. Centr. Rech. Pau-SNPA*, 2: 5-33.
- BRAUN, W.K., 1968. Upper Devonian ostracod Faunas of Great Slave Lake and northeastern Alberta, Canada. In: Oswald, D.H. (éd.). *Int. Symp. Devonian System*, vol.2: 617-652. Calgary, 1967.
- BRAUN, W.K. & LETHIERS, F., 1982. A new Late Devonian ostracode fauna and its bearing on the Frasnian-Famennian boundary in western Canada. *Can. J. Earth Sci.*, 19: 1953-1962.
- BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. & CLARKSON, E.N.K., 1988. Extinction and the fossil record of the arthropods. In: Larwood, G.P. (éd.). *Extinction and Survival in the Fossil Record*, Syst. Ass. Spec. vol. 34: 171-209. Clarendon Press, Oxford.
- BUGGISCH, W., 1991. The global Frasnian-Famennian "Kellwasser Event". *Geologische Rundschau*, 80 (1): 49-72.

- CASIER, J.-G., 1977. Contribution à la connaissance des ostracodes du Frasnien de la Belgique. *Serv. Géol. Belgique, Prof. Pap.* 147: 1-22.
- CASIER, J.-G., 1985. Les ostracodes de la partie supérieure de la Formation de Teferguenite (Givétien) et de la Formation de Marhouma (Givétien-Famennien) de la coupe de Km 30 (Saoura, Sahara Algérien). *Géobios*, 18 (6): 833-846.
- CASIER, J.-G., 1987. Etude biostratigraphique et paléocéologique des ostracodes du récif de marbre rouge du Hautmont à Vodelée (partie supérieure du Frasnien, Bassin de Dinant, Belgique). *Revue de Paléobiologie*, 6/2: 193-204.
- CASIER, J.-G., 1988. Les Ostracodes des sédiments envasants du récif de la carrière Beauchâteau, à Senzeilles (partie supérieure du Frasnien, Bassin de Dinant). *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sciences de la Terre*, 58: 79-87.
- CASIER, J.-G., 1989. Paléocéologie des Ostracodes au niveau de la limite des étages Frasnien et Famennien, à Senzeilles. *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sciences de la Terre*, 59: 79-93.
- CASIER, J.-G., 1992. Description et étude des Ostracodes de deux tranchées traversant la limite historique Frasnien-Famennien dans la localité-type. *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sciences de la Terre*, 62: 109-119.
- CASIER, J.-G. & DEVLEESCHOUWER, X., 1995. Présence d'une association d'ostracodes témoin de la régression de la limite Frasnien-Famennien, à Sinsin (bord sud du Bassin de Dinant, Belgique). *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belgique, Sciences de la Terre*, 65: 51-68.
- COEN, M., 1985. Ostracodes givéliens de l'Ardenne. *Mém. Inst. géol. Univ. Louvain*, 32: 48 pp.
- COEN, M., MICHIELS, D. & PARISSÉ, E., 1988. Ostracodes dinantiens de l'Ardenne. *Mém. Inst. géol. Univ. Louvain*, 34: 42 pp.
- CRASQUIN, S., 1985. Nouvelles espèces d'ostracodes dinantiens (France, Belgique, Canada). *Revue de Paléobiologie*, 4 (1): 79-109.
- DELVOLVE, J.-J. & LETHIERS, F., 1986. Découverte d'une remarquable faune profonde d'Ostracodes d'âge strunien près d'Hendaye (Pyrénées-occidentales). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 302: 491-496.
- EGOROV, V.G., 1953. Ostracodes de l'étage frasnien de la Plateforme russe. II. Bairdiidae, Hollinidae, Kirkbyidae. *VNIGRI*, 135 pp., Moscou (en russe).
- FEIST, R., 1985. Devonian Stratigraphy of the Southeastern Montagne Noire (France). *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 75: 331-352.
- FEIST, R. (édit.) 1990. The Frasnian-Famennian boundary and adjacent strata of the Eastern Montagne Noire, France. *Guide book of the Field Meeting, Montagne Noire 1990, Int. Union Geol. Sc. Subcomm. Dev. Str., Montpellier*, 69 pp.
- FEIST, R., 1991. The Late Devonian trilobites crises. *Historical Biology*, 5: 197-214.
- FEIST, R. & GROOS-UFFENORDE, H., 1979. Die "Calcaires à polypiers siliceux" und ihre Ostracoden-Faunen (Oberes Unter-Devon; Montagne Noire, S-Frankreich). *Senckenbergiana Lethaea*, 60 (1): 83-187.
- FLESSA, K.W. & JABLONSKI, D., 1983. Extinction is here to stay. *Paleobiology*, 9 (4): 315-321.
- GIBSON, L.B., 1955. Upper Devonian ostracoda from the Cerro Gordo Formation of Iowa. *Bull. Am. Paleontol.*, 35 (154): 1-39.
- GRÜNDEL, J., 1973. Bythocytheridae (Ostracoda) aus dem Oberdevon/Dinant des Thüringer Schiefergebirges. *Z. Geol. Wiss.*, 1: 329-340.
- HOUSE, M.R., KIRCHGASSER, W.T., PRICE, J.D. & WADE, G., 1985. Goniatites from Frasnian (Upper Devonian) and adjacent strata of the Montagne Noire. *Hercynica*, 1: 1-21.
- JABLONSKI, D., 1986. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. In: Elliot, D.K. (éd.). *Dynamics of extinction*: 183-229. Wiley-Interscience Publ., New York.
- JOACHIMSKI, M.M. & BUGGISCH, W., 1993. Anoxic events in the late Frasnian - Causes of the Frasnian-Famennian faunal crisis? *Geology*, 21: 675-678.
- KESLING, R.V. & CHILMAN, R.B., 1978. Ostracods of the Middle Devonian Silica Formation. *Papers on Paleontology, Michigan*, 18 (1): 1-169, 18 (2): 1-123.
- KLAPPER, G., 1988. The Montagne Noire Frasnian (Upper Devonian) conodont succession. In: McMillan, N.J., Embry, A.F. & Glass, D.J. (éds.). *Devonian of the World, Can. Soc. Petr. Geol. Mem.*, 14 (3): 449-468. Calgary.
- KLAPPER, G., FEIST, R., BECKER, T. R. & HOUSE, M., 1994. Definition of the Frasnian/Famennian Stage boundary. *Episodes*, 16 (4): 433-441.
- LETHIERS, F., 1970. Ostracodes du Dévonien supérieur de l'Avesnois (France). Limite Frasnien moyen-Frasnien supérieur. *Ann. Soc. géol. Nord*, 90: 113-120.
- LETHIERS, F., 1974a. Ostracodes de la limite Dévonien-Carbonifère dans l'Avesnois. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 278: 1015-1017.
- LETHIERS, F., 1974b. Nouveaux Ostracodes de la limite Dévonien-Carbonifère de la région-type. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279: 1613-1616.
- LETHIERS, F., 1974c. Ostracodes du passage Frasnien-Famennien de Senzeilles (Ardenne). *Palaeontographica*, A 147: 39-69.
- LETHIERS, F., 1975. Révision de l'espèce *Bairdia* (*Orthobairdia*?) *hypselae* ROME, 1971 (Ostracoda) du Strunien ardennais. *Ann. Soc. géol. Nord*, 95: 71-75.
- LETHIERS, F., 1981. Ostracodes du Dévonien terminal de l'ouest du Canada: Systématique, biostratigraphie, paléocéologie. *Géobios*, Mém. sp. 5, 236 p., Lyon.
- LETHIERS, F. & CASIER, J.-G., 1995. Les ostracodes du Frasnien terminal ("Kellwasser" supérieur) de Coumiac (Montagne Noire, France). *Rev. Micropaléont.*, 38 (1): 63-77.
- LETHIERS, F. & CRASQUIN-SOLEAU, S., 1991. Evolution différentielle et déplacements de la benthos sur les marges: application aux ostracodes paléotéthysiens du Dévonien supérieur. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux*, 50: 21-30.
- LETHIERS, F. & FEIST, R., 1991a. La crise des ostracodes benthiques au passage Frasnien-Famennien de Coumiac (Montagne Noire, France méridionale). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 312: 1057-1063.
- LETHIERS, F. & FEIST, R., 1991b. Ostracodes, stratigraphie et bathymétrie du passage Dévonien-Carbonifère au Viséen inférieur en Montagne Noire. *Géobios*, 24 (1): 71-104.
- LETHIERS, F. & RAYMOND, D., 1991. Les crises du Dévonien supérieur par l'étude des faunes d'ostracodes dans leur cadre paléogéographique. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 88: 133-146.
- MCGHEE, G.R., 1989. The Frasnian-Famennian extinction event. In: Donovan, S.K. (ed.). *Mass extinctions, Processes and Evidence*: 133-151. Belhaven Press, Londres.
- McLAREN, D.J., 1970. Presidential address: time, life, and boundaries. *J. Paleontol.*, 44 (5): 801-815.
- MICHAILOVA, E.D., 1981. Représentants des genres *Saumella* et *Obisafitella* (Ostracoda) du Dévonien inférieur au sud du Tien-Chan. *Bull. ordres Lénine, révolte d'oct., Inst. pop. G.V. Plechanova*, 85: 21-32. (en russe).
- MORZADEC, P., 1992. Evolution des Asteropyginae (Trilobita) et variations eustatiques au Dévonien. *Lethaia*, 25: 85-96.
- OLEMPSKA, E., 1979. Middle to Upper Devonian Ostracoda from the Southern Holy Cross Mountains, Poland. *Palaeontologia Polonica*, 40: 57-162.
- PAECKELMANN, W., 1913. Das Oberdevon des Bergischen Landes. *Abh. kgl. preuss. geol. Landesanst. N.F.* 70: 1-356.
- RICHTER, R., 1848. Beitrag zur Paläontologie des Thüringer Waldes. Die Grauwacken des Bohlens und des Pfaffenberges bei Saalfeld: 1-48. Dresden und Leipzig (Arnoldi).
- ROZHDESTVENSKAJA, A.A., 1972. Ostracodes du Dévonien supérieur de la Bachkirie. *Acad. Sc. U.R.S.S., section bachkirienne, NAUKA*, 193 pp., Moscou (en russe).
- SCHEVTSOV, S.I., 1964. Nouveaux ostracodes de l'horizon Zavolzhsck de la depression Kama-Kinel. *Paleontol. Z.*, 4: 114-119 (en russe).
- SCHINDLER, E., 1990a. Die Kellwasser-Krise (hohe Frasn-Stufe, Ober-Devon). *Göttinger Arb. Geol. Paläont.*, 46: 1-115.
- SCHINDLER, E., 1990b. The Late Frasnian (Upper Devonian) Kellwasser crisis. In: Kauffman, E.G. & Walliser, O.H. (éds.). *Extinction Events in Earth History. Lecture Notes in Earth Sciences*, 30: 151-159. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- SEPKOSKI, J.J., 1982. Mass extinctions in the Phanerozoic oceans: A review. *Geol. Soc. Am., Spec. Pap.*, 190: 283-289.
- SEPKOSKI, J.J., 1986. Phanerozoic Overview of Mass Extinction. In: Raup, D.M. & Jablonski, D. (éds.). *Patterns and Processes in the History of Life*: 277-295. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

- SHISHKINSKAJA, A.F., 1964. Ostracodes fameniens du Dévonien supérieur de la région de Volgograd. *In: Biostratigraphie des champs pétroliers des régions de l'U.R.S.S., Akad. Nauk U.R.S.S. (IGRG):* 105-140 (en russe).
- SOHN, I.G., 1960. Paleozoic Species of *Bairdia* and Related Genera. *Geol. Survey Prof. Pap.*, 330-A: 1-105.
- THOMPSON, J.B. & NEWTON, C.R., 1988. Late Devonian mass extinction: episodic climate cooling or warming? *In: McMillan, N.J., Embry, A.F. & Glass, D.J. (éds.), Devonian of the World, Can. Soc. Petr. Geol. Mem.*, 14/3: 29-34. Calgary.
- WALLISER, O.H., 1984. Geologic Processes and Global Events. *Terra cognita*, 4: 17-20.
- WALLISER, O.H., 1986. Towards a more critical approach to bio-events. *In: Walliser, O.H. (éd.), Global Bio-Events, Lecture Notes in Earth Sciences*, 8: 5-16. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- WANG, Shang-Qi & SHI, Cong-Guang, 1982. Middle Devonian ostracoda from Xiangzhou and Wuxuan districts of Guangxi. *Bull. Nanjing Inst. Geol. & Palaeont., Acad. Sinica*, 5 (5): 83-154.
- WHATLEY, R., 1991. The platycopid signal: a means of detecting kenoxic events using Ostracoda. *J. Micropalaeontol.*, 10 (2): 181-185.
- ZBIKOWSKA, B., 1983. Middle to Upper Devonian ostracods from Northwestern Poland and their stratigraphic significance. *Palaeontologia Polonica*, 44, 108 pp.
- ZENKOVA, G.G., 1977. Ostracodes. *In: Biostratigraphie et faunes du Dévonien inférieur du versant oriental de l'Oural. Ministère Géol. RSFSR, Direction géol. des Terr. de l'Oural, NEDRA:* 115-133. Moscou.
- ZIEGLER, W. & SANDBERG, C., 1990. The Late Devonian Standard Conodont Zonation. *Courier Forsch. - Inst. Senckenberg*, 121: 1-115.

Manuscrit reçu le 10/09/1994; accepté le 10/01/1995.

## PLANCHE 1

Tous les spécimens photographiés sur les planches 1 et 2 proviennent de la carrière supérieure de Coumiac, les numéros indiquant celui du banc (voir le Tab. 1). P6M = collection ostracodes de l'Université Paris 6, laboratoire de Micropaléontologie. IRScNB = Collection du Département de Paléontologie, Section de Micropaléontologie - Paléobotanique de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique.

### *Amphissites imbecillus* nov. sp.

1. P6M 1193, x70, banc 23e, vue dorsale - Dorsal view.
2. P6M 1124, x60, banc 32f, vue latérale droite - Right lateral view.
3. P6M 1187, x80, holotype, banc 26a, vue latérale droite - Right lateral view of holotyp.
4. P6M 1196, x60, banc 29c, vue latérale droite d'un spécimen fracturé - Right lateral view of a broken specimen.
5. IRScNB n° b2778, x70, banc 32d, vue latérale droite - Right lateral view.
6. P6M 1194, x120, banc 35a, petite larve, vue latérale gauche - Left lateral view.

### *Orthocypris parilis* Rozhdestvenskaja, 1972.

7. P6M 1612, x120, banc 37a, vue latérale droite - Right lateral view.
8. P6M 1627, x80, banc 13b, vue latérale droite - Right lateral view.

### *Buregia?* sp. A.

9. P6M 1833, x140, banc 31d, vue latérale gauche - Left lateral view.

### *Healdianella* cf. *cuneata* Rozhdestvenskaja, 1972.

10. P6M 1798, x70, banc 30a, vue dorsale - Dorsal view.
11. P6M 1797, x70, banc 29c, vue latérale droite - Right lateral view.

### *Healdianella alba* Lethiers, 1981.

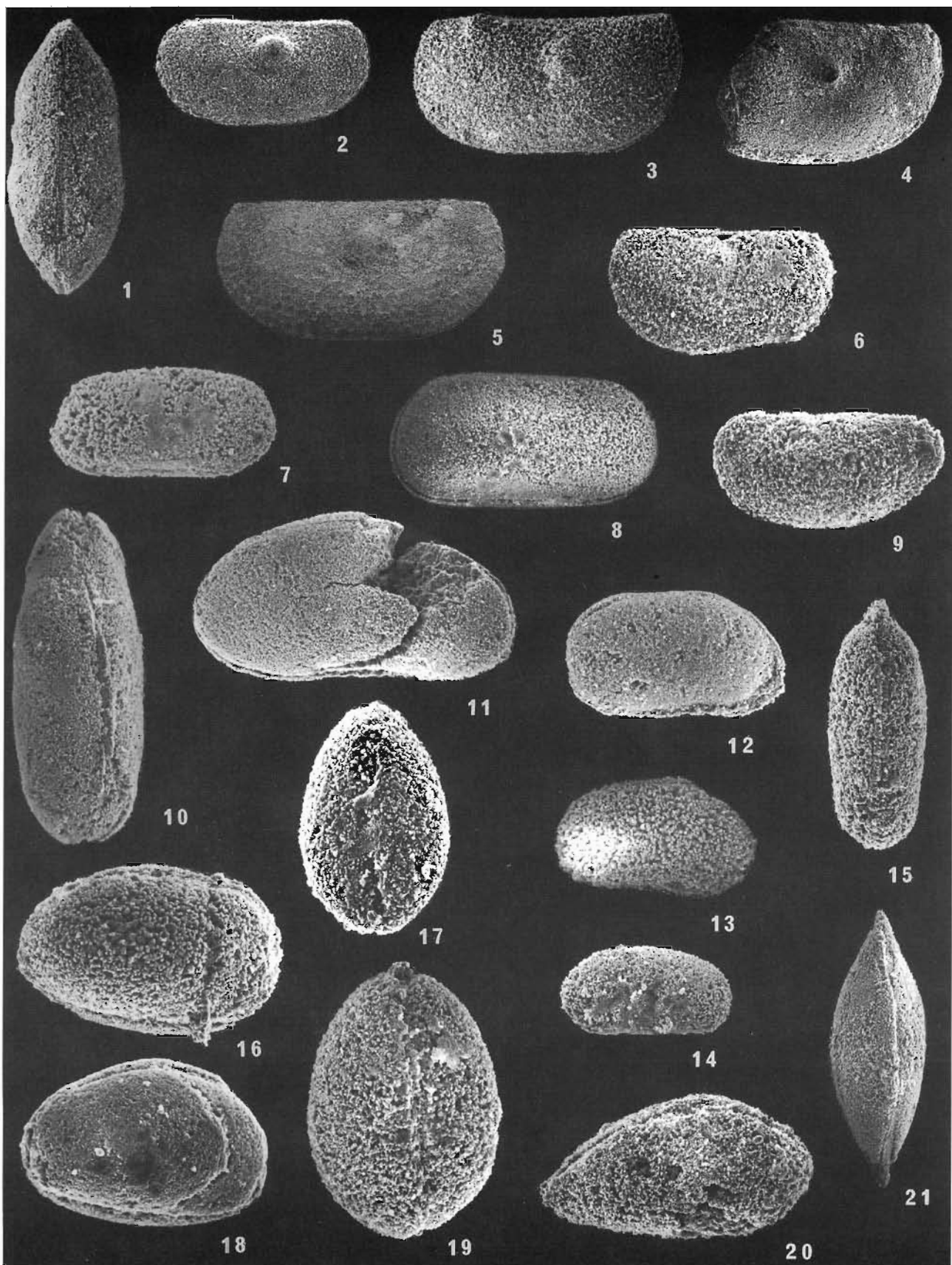
12. P6M 1614, x120, banc 37a, vue latérale droite - Right lateral view.
13. P6M 1615, x130, banc 37a, vue latérale droite - Right lateral view.
14. P6M 1604, x110, banc 26a, vue latérale droite - Right lateral view.
15. P6M 1701, x120, banc 37a, vue dorsale - Dorsal view.

### *Newsomites natus* Rozhdestvenskaja, 1972.

16. P6M 1646, x150, banc 37a, vue latérale droite - Right lateral view.
17. P6M 1644, x180, banc 31c, vue ventrale - Ventral view.
18. P6M 1650, x170, banc 21a, vue latérale droite - Right lateral view.
19. P6M 1651, x170, banc 21c, vue dorsale - Dorsal view.

### *Bairdia* (*B.*) *eleziana* Egorov, 1953.

20. P6M 1707, x110, banc 21a, vue lateral inclinée - Inclined lateral view.
21. P6M 1705, x60, banc 32b, vue dorsale (moule interne) - Dorsal view (internal mould).





**PLANCHE 2***Famenella postkairovaensis* nov. sp.

1. P6M 1610, x120, banc 37a, vue latérale droite - Right lateral view.
2. P6M 1603, x110, banc 31c, vue latérale gauche - Left lateral view.
3. P6M 1606, x130, banc 31c, vue latérale droite - Right lateral view.
4. P6M 1156, x150, banc 23a, holotype, vue latérale droite - Right lateral view of holotyp.
5. P6M 1611, x120, banc 37a, vue dorsale - Dorsal view.
6. P6M 1605, x140, banc 31c, vue dorsale - Dorsal view.

*Acratia (C.) feisti* nov. sp.

7. P6M 1621, x90, banc 32f, vue latérale droite - Right lateral view.
8. P6M 1622, x70, banc 32f, vue dorsale - Dorsal view.
9. P6M 1123, x60, banc 32f, holotype, vue latérale droite - Right lateral view of holotyp.
10. P6M 1131, x60, banc 32f, vue dorsale - Dorsal view.

*Xixionopsis* sp. A

11. P6M 1702, x110, banc 37a, vue latérale droite - Right lateral view.

*Bairdia (R.)* n. sp. A

12. P6M 1769, x120, banc 35a, valve gauche avec un fragment de gangue - Left valve with matrix.
13. P6M 1768, x110, banc 26a, vue dorsale - Dorsal view.
14. P6M 1761, x110, banc 26a, vue latérale droite - Right lateral view.
15. P6M 1770, x100, banc 26a, vue ventrale d'un moule interne - Ventral view of an internal mould.

*Praebythoceratina* sp. A

16. P6M 1634, x110, banc 26a, vue latérale droite - Right lateral view.
17. P6M 1633, x120, banc 35a, vue dorsale - Dorsal view.
18. P6M 1645, x120, banc 37a, vue latérale gauche - Left lateral view.

*Praebythoceratina* sp. B

19. P6M 1678, x110, banc 26a, vue dorsale - Dorsal view.
20. P6M 1755, x120, banc 31c, vue dorsale - Dorsal view.
21. P6M 1679, x120, banc 26a, vue latérale gauche - Left lateral view.



