



Rhapydioninidés du Campanien-Maastrichtien

en région méditerranéenne :

Les genres *Murciella*, *Sigalveolina* n. gen. et *Cyclopseudedomia*

Jean-Jacques FLEURY ¹

Résumé : Les trois taxons de la famille des Rhapydioninidae analysés sont issus du genre *Cuvillierinella* PAPETTI & TEDESCHI, 1965, et sont regroupés au sein de la sous-famille Cuvillierinellinae. Ils sont réexaminés à partir des types et de diverses populations nouvelles qui permettent d'approfondir et renouveler leur connaissance. Leurs tests A sont tous entièrement planispiralés et dotés à des degrés divers de la "structure hélicoïdale", renommée ici *structure confluente*. Le genre *Murciella* est représenté par l'unique espèce *M. cuvillieri*, encore proche de *Cuvillierinella* mais entièrement planispiralée ; les six populations étudiées, apparemment toutes de même âge, réparties de l'Espagne au Dodécanèse, témoignent d'une homogénéité d'ensemble qui les isole des autres taxons de la famille ; l'holotype de l'espèce est interprété avec une grande vraisemblance comme représentant la génération microsphérique, à la lumière de sections centrées de même morphologie appartenant à des populations nouvellement décrites. Le genre *Sigalveolina* n. gen., individualisé par la réalisation parfaite de la structure confluente, est représenté par quatre espèces ; il s'agit pour trois d'entre elles du groupe précédemment dénommé "*Murciella* gr. *renzi*" et d'une quatrième, nouvelle, *S. reicheli*, qui correspondrait au mythique matériel, parfois évoqué sous le nom de "*Cosinella*", anciennement découvert par SCHLUMBERGER dans les confins italo-slovènes. Le genre *Cyclopseudedomia*, caractérisé par son grand proloculus A et ses tests des deux générations presque entièrement évolués est reconsidéré au moyen de la confrontation de quatre espèces dont trois déjà connues et une nouvelle, *S. mavrikasi*, en provenance des confins italo-slovènes et d'Italie méridionale. On note en outre la présence ponctuelle d'un organisme rapproché de *Pseudonummoloculina kalantarii* qui semble donner, avec d'autres espèces attribuées au même genre à d'autres époques et en d'autres lieux, une image du groupe de Miliolacea dont sont issues les diverses lignées constituant les Alveolinacea.

Il s'agit ainsi de la dernière partie d'une confrontation générale des taxons méditerranéens fini-crétaqués de la famille des Rhapydioninidae, qui fait suite à celles des genres *Rhapydionina* - *Fanrhapydionina* puis *Cuvillierinella* - *Metacuvillierinella* menées précédemment par l'auteur. Un tableau général des traits exo- et endosquelettiques mis en œuvre par cette famille et une récapitulation dessinée des morphologies de la plupart des taxons qui la constituent en donnent une vue synthétique. Leur répartition stratigraphique en trois zones du Campanien Maastrichtien est précisée ; on peut douter que ces données soient aisément transposables à des régions qui n'auraient pas été affectées par trois périodes d'émersion qui semblent avoir été à l'origine des disparitions et apparitions successives dont semble témoigner la zonation.

Mots-clefs :

- Campanien-Maastrichtien ;
- Alveolinacea ;
- Rhapydioninidae ;
- domaine méditerranéen ;
- *Murciella* ;
- *Sigalveolina* n. gen. ;
- *Cyclopseudedomia* ;
- nouveau genre ;
- nouvelles espèces

Citation : FLEURY J.-J. (2018).- Rhapydioninidés du Campanien-Maastrichtien en région méditerranéenne : Les genres *Murciella*, *Sigalveolina* n. gen. et *Cyclopseudedomia*.- *Carnets Geol.*, Madrid, vol. 18, n° 11, p. 233-280.

Extended abstract: *Campanian-Maastrichtian Rhapydioninidae in the Mediterranean area: Genera Murciella, Sigalveolina n. gen., and Cyclopseudedomia*.- This is the third and last part of a review of the Rhapydioninidae, benthic foraminifera that inhabited almost alone the most central areas of carbonate platforms of the Mediterranean realm. A global schematic table (Fig. 18, in addition

¹ 118 avenue de Flandre, F-59290 Wasquehal (France)
jj.fleury@yahoo.fr



to Figs. 15 - 17) shows their regional development. The stratigraphic succession of this family seems to have been dominated by three periods of emersion (one being documented, the others only inferred) that limit the time distribution of most of these taxa. Thus it is doubtful that this distribution can be used with certainty in other areas; for example the mention of "*Cuvillierinella?* sp." (possibly a *Metacuvillierinella?*) in the Upper Maastrichtian of Iran is a hint of such a discrepancy (SCHLAGINTWEIT & RASHIDI, 2016).

Rhapydioninae and **Pseudedomiinae** subfamilies are summarily considered here, either because the facts have been established previously, or because the knowledge of them is still fragmentary. The Rhapydioninae subfamily, summarily depicted in Figure 18, is characterized mainly by its endoskeleton, lacking the confluent structure, with a wide peripheral zone and a very early unrolling trend (either cylindrical: *Rhapydionina*, with small proloculus, or flabelliform: *Fanrhapydionina*, with large proloculus). The milioline origin of this subfamily is indicated by species of the *R. dercourti* group, which are faintly streptospiral in the initial stages of both generations (FLEURY, 2014). The Pseudedomiinae subfamily is not the subject of these studies, being essentially represented by taxa in more Eastern regions. Besides, nothing definite can be deduced from the minimal knowledge of the group (see review in MAVRIKAS *et al.*, 1994), until the type of the type species is still poorly known.

Cuvillierinellinae subfamily (FLEURY, 2016) is made up of six genera, including *Cuvillierinella* from which the others are clearly derived. But the origin of this genus remains uncertain. However, the presence of *Pseudonummoloculina* aff. *kalantarii* in our samples enables the consideration of what would be such an ancestor and how it could be named. We can try to imagine it from a simple principle and a few observations. The principle is the independence of evolutionary characters, commonly observed elsewhere in the family but quite obvious in the type population of *Cuvillierinella salentina* (see DE CASTRO, 1988; FLEURY, 2016), in which coexist the well-known type and specimens of overall same appearance, either streptospiral and devoid of partitions, or planispiral with a highly specialized endoskeleton. The observations are those that can be performed on species described by various authors under the name of *Pseudonummoloculina*. These organisms change from streptospiral to planispiral stage during their development. Some have a unique "notched" opening, others a double row of openings (and complex combinations of these two rather indistinct types) and some have no endoskeleton while others display rudimentary partitions. Varying combinations of these characters defy the conventional criteria of classification, each combination (changing during the ontogenetic development) being likely to justify a generic or specific status according to the arbitrary ordinary standards. These organisms are however in all cases isolated in time and most often deprived of clearly identifiable descendants (with the exception of *P. pecheuxi* FOURCADE & FLEURY, 2001, which is the origin of the species of *Praechubbina* genus). They probably do not constitute a unique group, but represent a step in an iterative evolution, leading members of a group of Miliolacea to the Alveolinacea, as REICHEL (1936, 1937) and PÉCHEUX (2002) conceived it and as FLEURY and FOURCADE (1990) illustrated. We are thus led to apply the generic term *Pseudonummoloculina* to indicate a transitional state, that is to say an evolving stage. We are here confronted with the fundamental difficulty of adapting a nomenclature of creationist essence to the perpetual reorganization of living organisms. It is therefore futile to characterize by terminology the temporary results; the term *Pseudonummoloculina* seems better to express a vague and essentially unstable notion related to the realities of evolution, ... at least as long as evolving networks of various known stages are not identified.

The five genera derived from *Cuvillierinella* have a wide range of morphology (FLEURY, 2016, Fig. 13). Each genus is characterized by a dominant evolutionary trend, variously associated with secondary independent features.

Metacuvillierinella and **Pseudochubbina** genera are treated superficially in this text and are probably derived from *Cuvillierinella* or its supposed close ancestor. *Metacuvillierinella* is the closest, comparable in its young stage to typical streptospiral tests of *C. salentina*, comprising an early well developed wide meshed endoskeleton. It is distinguished by its adult advolute coiling without final uncoiling and its very low dimorphism of generations, restricted to the initial coiling. *Pseudochubbina* is linked to *Cuvillierinella perisalentina*, also hesitating on its coiling mode ("Slow Axial Rotation" in FLEURY, 2016), and sharing the "Scattered Secondary Chamberlets" (FLEURY, 2016), which are the only likely criteria for the origin of this genus.

Murciella, *Sigalveolina* n. gen. and *Cyclopseudomia*, are reviewed here from the types and various new populations, which allows deepening and renewing of the knowledge of them. They are all fully planispirally coiled in the A generation and to varying degrees display an endoskeleton that previously was called "helical structure", here renamed 'confluent structure'.

Murciella is very close to *Cuvillierinella* as evidenced by the coexistence of specimens having characteristics of both types in the population of the *Cuvillierinella* type species. The existence of populations including both *Cuvillierinella* and *Murciella*, without morphological intermediaries, as well as the existence of populations containing only one or the other of these taxa emphasizes their independence. The six various populations assigned to *M. cuvillieri*, known from Spain to the Eastern Mediterranean sea, are likely to belong to the same zone (CsB6a) and were never associated with species of the overlying zone. These populations constitute a homogeneous set close to that of *C. salentina* appearance, with a little wider range of the A proloculus and a finer endoskeletal mesh. Tests of the B generation in several populations suggest that the holotype of the type species represents this generation, which appears to be less influenced by uncoiling than *C. salentina*.

Sigalveolina n. gen. has been long confused with *Murciella*, too incompletely known to be distinguished before now. This new genus characterizes younger levels (zone CsB6b). This study shows that



the high degree of confluent structure that gives its individuality coincides with a morphological diversity illustrated by four distinct species, including a new one, *Sigalveolina reicheli*. This new species probably corresponds to the mythical material, known as "*Cosinella*", formerly discovered by SCHLUMBERGER from the Italo-Slovenian border. A tests of the four species are larger in size than those of *Murciella*, at diameters of proloculus of the same order of magnitude; they are only rarely uncoiled, with the apparent exception of *Sigalveolina reicheli* n. sp., which adopts this trend only at a very late development stage. B tests also tend to be involute at a later stage, in contrast to the early uncoiling of previous and next genera.

Cyclopseudedomia is characterized by a very large A proloculus and an extremely reduced involute stage resulting in a longer uncoiled uniserial stage. This outstanding evolutionary trend is modulated in four species, including three already described and a new one, *C. mavrikasi* from the Italo-Slovenian border and Southern Italy. This trend is well marked in tests of both generations. In A tests, the involute part never exceeds 1.5 whorls around a large proloculus, and the uncoiled part is either cylindrical or flabelliform. B tests are mainly made of large evolute flabelliform flange, reaching a discoidal stage in the type species only; these flanges are always flat and increase in thickness very slightly towards the periphery.

Finally, it must be noted that data in Figure 18, reduced to the A tests, are imprecise inasmuch as the genera generally include the features of several species, which are distinguished by nuances affecting their characters, but also because the time span of the genera and the included species likely does not correspond to the entire period of time covered by the zone in which they are recognized. This means that Figure 18 represents a state of schematic knowledge that can be improved only by specific careful field studies.

Key-words:

- Campanian-Maastrichtian;
- Alveolinacea;
- Rhapydioninidae;
- méditerranéan domain;
- *Murciella*;
- *Sigalveolina* n. gen.;
- *Cyclopseudedomia*;
- new genus;
- new species

1 - Introduction

Ce travail est le dernier d'une trilogie consacrée aux Rhapydioninidae campano-maastrichtiens du domaine méditerranéen, un groupe qui peuple principalement et presque à lui seul la partie la plus interne des plates-formes carbonatées périadiatiques. Si ces plates-formes apparaissent comme le foyer des genres *Cuvillierinella*, *Cyclopseudedomia*, *Metacuvillierinella*, *Murciella*, *Rhapydionina* et *Sigalveolina* n. gen. qui y prospèrent, quelques-uns de ces taxons ont été accueillis en Espagne et aux abords du "Middle East", à la faveur de l'installation plus ou moins fugace des "faciès d'émergence" qu'ils affectionnent. L'ensemble de ces études ne pourra cependant pas être considéré comme exhaustif, dans la mesure où des genres tels que *Pseudedomia* HENSON, 1948, ou *Pseudochubbina* DE CASTRO, 1990, qui avoisinent ou parfois accompagnent les peuplements étudiés sont encore trop imprécisément connus pour faire l'objet de synthèses détaillées.

L'ensemble des données réunies ici ne devrait pas conduire à de trop rapides conclusions. On sait que ces plates-formes correspondent actuellement à des paysages souvent désolés qui n'attirent pas la curiosité du géologue et que les épais-

ses séries de carbonates apparemment monotones qui les constituent, souvent dépourvues de repères évidents, peuvent décourager le chercheur. Cependant, en considération des riches résultats d'une étude très précise d'un de ces domaines, tel que celui du massif du Gavrovo en Grèce (MAVRIKAS, 1993), on peut supposer que bien des documents nous manquent encore. C'est donc en attendant avec confiance que de futures études ouvrent de nouveaux horizons que le présent dossier peut être présenté, certainement provisoire mais exhaustif des connaissances actuelles sur le sujet tel qu'il est limité.

Quoi qu'il en soit, ce travail comme les deux qu'ils l'ont précédé dans le même esprit (FLEURY, 2014, 2016), apporte une dimension nouvelle à la connaissance de ce groupe. Fruit d'une recherche sur le terrain étalée sur plusieurs décennies et d'un travail de laboratoire plus long encore, il établit des comparaisons entre des populations isolées dans l'espace d'espèces le plus souvent connues jusqu'alors de leurs seules localités types et de quelques rares gisements superficiellement exploités. On en vient ainsi à préciser la signification de chacune d'elles et à poser les fondements d'une classification qui tend à s'approcher de l'idéal naturel souhaitable.

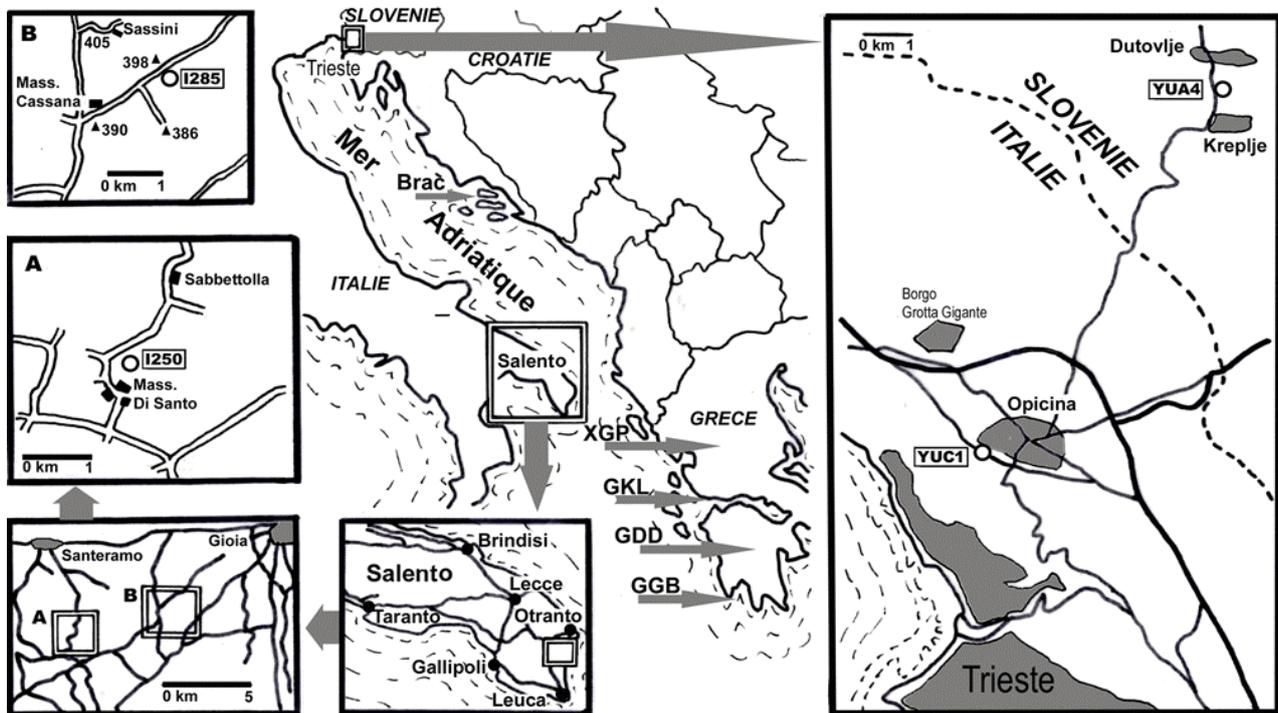


Figure 1 : Localités citées dans ce texte. En Grèce, les diverses localités sont représentées par un groupe de 3 lettres, toujours identique pour les mêmes localités depuis le travail de FLEURY (1980). Sont également décrites dans le texte les localités des confins italo-slovènes YUA4 et YUC1 (d'après BIGNOT, 1972) et d'Italie méridionale I250 (A) et I285 (B). Les localités d'Espagne, non situées ici, sont rapportées dans le texte, d'après FOURCADE (1966) et HAMAOUÏ & FOURCADE (1973).

2 - Localités étudiées (Fig. 1)

Les localités signalées par la suite sont en petit nombre, choisies en fonction de l'intérêt des populations qui s'y trouvent et, en conséquence, du grand nombre de préparations dont celles-ci ont fait l'objet. Celles de Grèce, comme les échantillons qui en proviennent, sont représentées par un groupe de 3 lettres (Fig. 1), utilisé dans les précédentes publications de l'auteur, depuis 1980. Ce sont, d'est en ouest et du sud vers le nord, en Grèce : FPM Île d'Astypalia (Dodécanèse), GGB Région de Pylos-Méthoni au sud-ouest du Péloponnèse, GDD Massif du Mainalon à l'est du Péloponnèse, GKL Massif du Klokova au sud-ouest de la Grèce continentale, XGP Massif du Gavrovo, au cœur de la Grèce continentale. Les localités d'Italie méridionale et des confins Italo-Slovènes sont également situés sur la Figure 1 ; celles d'Espagne sont rappelées dans le texte à partir des données d'Éric FOURCADE.

3 - Matériel et méthodes

Le matériel examiné provient dans tous les cas de calcaires massifs dont les organismes ne peuvent être dégagés sans grands dommages. L'étude de sections en lames minces est donc le seul moyen d'accéder à leur connaissance. Ces lames ont été dans un premier temps effectuées au hasard, ce qui est parfois suffisant pour en connaître les principaux caractères, notamment ceux de l'endosquelette. Mais les particularités de

l'enroulement ne sont pas ordinairement déductibles des sections quelconques, spécialement pour les tests de génération B, parfois très rares. Des recherches plus précises sont souvent nécessaires ; elles commencent sur le terrain, où les échantillons doivent être soigneusement sélectionnés et où des éclats de roche révélateurs doivent être scrutés et récoltés. On doit également explorer longuement des plaquettes sciées selon des plans variés, progressivement usées jusqu'à l'apparition éventuelle de sections éclairantes. C'est un long et fastidieux travail, qui seul permet de disposer des connaissances indispensables à la compréhension des relations entre les divers taxons examinés.

Le matériel réuni au cours des années d'activité académique de l'auteur est compris dans une collection d'environ 8000 lames minces conservée par le Département des Sciences de la Terre de l'Université des Sciences et Techniques de Lille (USTL), à Villeneuve d'Ascq. L'identité de chaque lame est assurée par un numéro d'échantillon (toujours indiqué dans les publications où elle a fait l'objet d'une figuration) et un numéro de fabrication inclus dans la préparation. En outre, des numéros de collection sont attribués aux échantillons et portés sur les lames ; ils sont indiqués dans les notes de l'auteur depuis longtemps et permettent une recherche systématique aisée dans l'ensemble de la collection, à partir des diverses publications.



On notera que c'est par erreur que, à la suite de confusions et de malentendus, cette collection a été annoncée (FLEURY, 2014, p. 175) comme devant être confiée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ; elle restera la propriété de l'USTL. On confirme ici cependant que les collections de J. CUVILLIER, M. NEUMANN et É. FOURCADE seront déposées auprès du MNHN.

4 - Architecture et endosquelette : Divers types et nomenclature (Figs. 2- 3)

La Figure 2 présente les principaux traits de l'architecture des Rhapydionidae, à partir de deux exemples développés dans ce qui suit. Les tests de génération mégalosphérique (A) sont seuls traités sur cette figure mais on notera que mis à part leur parties népioniques (de type miliolin : quinquéloculin ou streptospiralé), les tests microsphériques (B) présentent le même endosquelette que ceux qui sont illustrés. On peut en effet distinguer, suivant REICHEL (1936), un *exosquelette* "qui forme carapace" d'un *endosquelette* "constitué des dépôts internes", bien que cette distinction toute théorique ne soit essentiellement utile que pour l'exposé.

EXOSQUELETTE (ARCHITECTURE)

Les tests sont limités par une paroi calcaire imperforée, dénommée *muraille*, dont les inflexions périodiques, nommées *septes*, limitent les loges successives. Chaque septa est à l'origine une *face orale* perforée d'*ouvertures* (Fig. 1.b-c), laquelle ne devient à proprement parler septa que lorsqu'elle est recouverte par la loge suivante. C'est ce qui pourrait justifier que certains auteurs aient suggéré de nommer différemment ces perforations passant au cours du temps d'une fonction de communication avec l'extérieur à une communication entre loges successives. Il ne s'ensuit cependant aucun changement morphologique et cette proposition n'est pas retenue, à l'exemple de la bouche humaine qui ne change pas de nom lors du passage de la fonction d'élocution à celle d'absorption de nourriture, en particulier. On nomme *ouvertures primaires* celles qui, situées à la périphérie du septa, correspondent et donnent naissance aux logettes primaires de la loge suivante et *ouvertures secondaires* celles qui, situées dans la partie centrale du septa, correspondent et donnent naissance aux logettes secondaires. On retiendra que si les ouvertures secondaires partagent le même axe et sont en parfaite continuité avec les logettes qui les suivent, les ouvertures primaires présentent un axe oblique sur celui des logettes correspondantes et sont décalées par rapport à cet axe comme en témoignent les bonnes sections convenablement orientées, telles que celles des Figures 2.4, .11, 7.5, 9.11-13, 11.13, 14.9-10. On notera comme caractère de signification douteuse l'existence

chez deux espèces du genre *Cyclopseudedomia* (Figs. 11.8, .12, 13.8) d'une fine costulation externe, inhabituelle chez les Alveolina. Bien que ce trait semble propre à ce genre, sa signification demeure douteuse dans la mesure où il reste très discret et donc sensible aux altérations diagénétiques qui peuvent le rendre inobservable chez d'autres taxons.

Les tests A comprennent un *proloculus* (première loge) de section ordinairement circulaire communicant avec la loge suivante par le *flexo-style* (développé sur la surface du proloculus à la manière du germe de marron, selon l'heureuse expression de REICHEL, 1936). Chez certains de ces tests, les loges suivantes s'organisent selon une spire dont le caractère streptospiralé peut-être limité aux premiers tours (*Cuvillierinella* par exemple) ou persister dans les stades adultes (*Pseudochubbina*, par exemple) ; chez d'autres, entièrement planispiralés (les espèces qui sont traitées ici), les loges suivant le proloculus constituent un ensemble nautiloïde subsphérique à aplati qui peut constituer la totalité du test. Les tests B présentent une très petite loge, rarement observée, suivie par un ensemble de petites loges streptospiralées ou d'allure quinquéloculine. Dans les deux générations, les stades adultes comprennent éventuellement une *partie rectiligne unisériée* (abrégée PRU par la suite), *évolutive*, soit cylindrique (Fig. 2.1), soit flabelliforme (Fig. 2.6, .9 : les 5 dernières loges), dans laquelle chaque loge n'est en contact qu'avec celle qui la précède et celle qui la suit ; un cas extrême est fourni par *Cyclopseudedomia smouti* (Fig. 11.10) dont les loges terminales des tests B sont annulaires. Un stade intermédiaire, dit *pseudoévolutive*, correspond au passage de la partie involute à la partie évolutive, lorsque le pas de la spire s'accroît rapidement, alors que les loges restent au contact de la partie involute (Fig. 2.9 : 5 ou 6 loges précédant les 5 dernières) ; ce stade est plus ou moins bref mais peut persister longuement chez certains tests adultes (*Cuvillierinella*, tests B, par exemple : voir FLEURY, 2016, Fig. 14). Pour mémoire, on évoquera encore l'enroulement *advolutive*, cas particulier de l'enroulement involute dans lequel les tours successifs ne se recouvrent que partiellement (*Metacuvillierinella* in FLEURY, 2016, Figs. 10-11).

ENDOSQUELETTE

Structure coaxiale (Fig. 2.12-14). On nomme ainsi la disposition ordinaire, commune à tous les taxons de la famille, des *logettes* qui divisent les loges. Ces volumes tubulaires ménagés au sein des "dépôts internes" divisent le protoplasme de chaque loge en colonnes isolées, parallèles entre elles (coaxiales) à l'origine, qui débouchent dans un espace indivis ménagé à proximité du septa, l'*espace préseptal*. Cet ensemble constitue l'*unité élément fondamentale* caractérisant les Alveo-

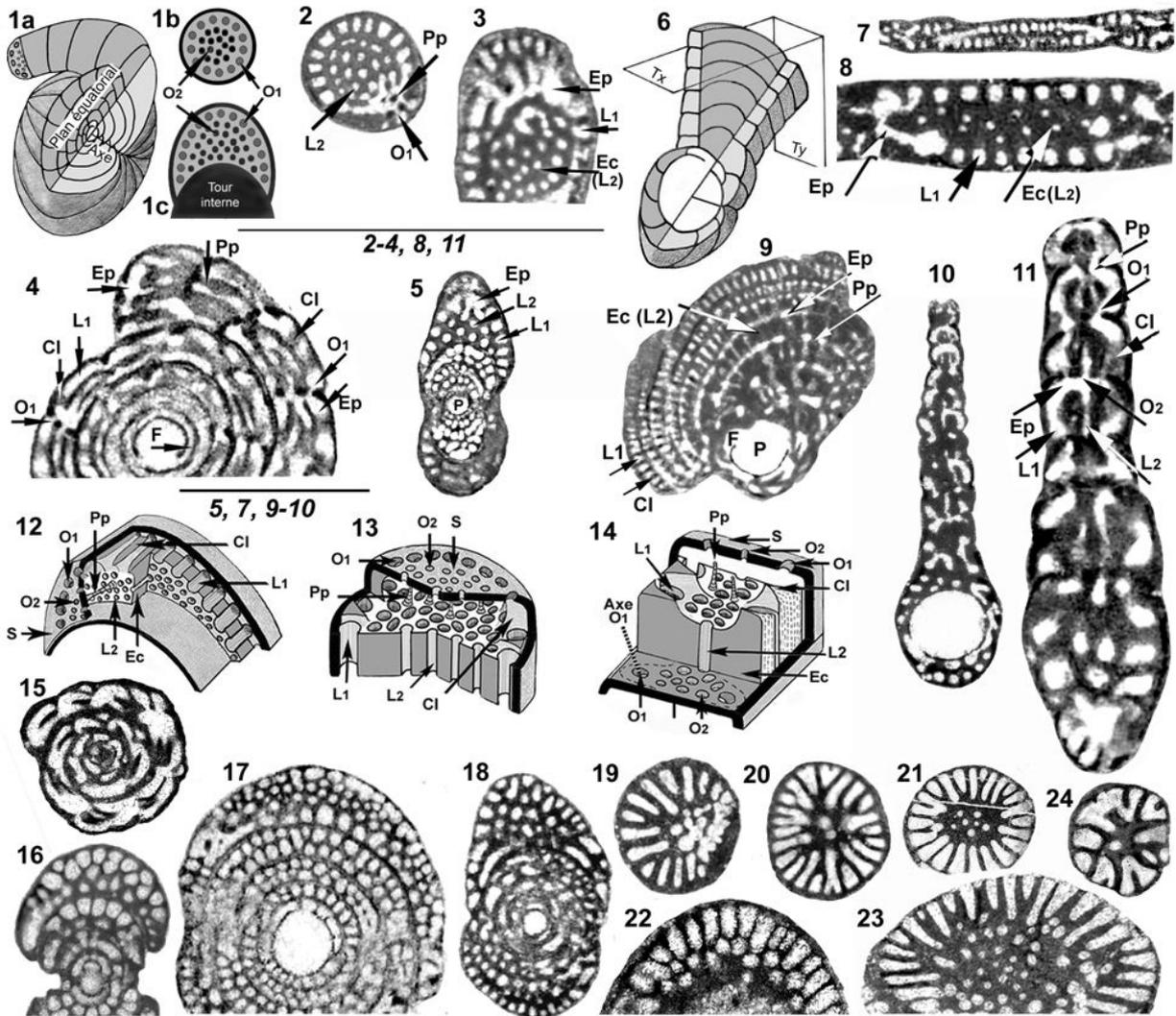


Figure 2 : 1-14 : Architecture du test et endosquelette des genres *Murciella* et *Cyclopseudedomia* (Tests A). 1-5 : Genre *Murciella* à l'exemple de *M. cuvillieri*. 1a : Aspect extérieur d'un test théorique en partie disséqué montrant le mode d'enroulement et situant les éléments de description ; 1b et 1c : Aspect de la face aperturale d'une loge de la partie déroulée finale et d'une loge de la partie involute (noter que les ouvertures primaires comme les logettes primaires n'existent pas au contact du tour interne). 2 : Section transverse d'une partie rectiligne unisériée (dite PRU par la suite) cylindrique. 3 : Partie de section axiale de deux loges successives (voir l'entière section Fig. 6.4). 4 : Section équatoriale centrée (2-4 : XGP110, population dont la fine maille endosquelettique permet de mettre en évidence la structure interne ; voir aussi Fig. 6.1-14). 5 : Sections axiale centrée provenant de la population type (voir Fig. 5). 6-11 : Genre *Cyclopseudedomia*, à l'exemple de *C. smouti*. 6 : Aspect extérieur d'un test théorique en partie disséqué montrant le mode d'enroulement et définissant les principaux types de section de la PRU (Tx perpendiculaire, Ty parallèle à l'axe d'accroissement de la PRU). 7-8 : Sections transverses (type Tx) de PRU flabelliformes (noter l'unique logette secondaire en 7 et l'aspect dispersé des logettes secondaires en 8, de type "Scattered Secondary Chamberlets"). 9 : Section équatoriale centrée ; noter l'affinement de la structure dans les 5 dernières loges). 10-11 : Sections de type Ty, centrée en 10, décentrée en 11. (Toutes GGB13 : échantillon du type ; voir aussi Fig. 11). 12-14 : Représentation schématique de l'endosquelette de diverses loges des trois genres étudiés (structure *coaxiale*, précédant la structure *confluente*), d'après FLEURY, 2016. 12 : Loge de partie spiralée involute (essentiellement chez *Murciella* et *Sigalveolina* n. gen.) ; 13 : Loge de PRU cylindrique (eventuelle chez les 3 genres) ; 14 : Loge de PRU flabelliforme (essentiellement chez *Cyclopseudedomia*). 15 : Section équatoriale d'un test de *Sellialveolina* dans lequel les étages de logettes semblent séparés par des "planchers" (GDA30A). 16-24 : Exemples de disposition de logettes incompatibles avec la notion de plancher chez les Rhyphydionidae. 16: *Sellialveolina* gr. *viallii* COLALONGO, 1963 (MN3550). ; 17: *Chubbina jamaicensis* ROBINSON, 1968 (EJF33) ; 18: *C. macgillavryi* ROBINSON, 1968 (EJF1) ; 19: *Rhyphydionina liburnica* (YUA5, localité type). 20-23: *R. aff. liburnica* (20: XGP232, 21: GGB502, 22-23: GDD127). 24: *R. decourti* (GGB183). Échelles graphiques : 1 mm (1, 6 et 12-14 : dessins sans échelle ; 15-24 : grandissements variés).



linacea en général et les Rhapydioninidae en particulier.

Les logettes s'organisent en deux ensembles. Les unes, formant une seule couche adjacente à la paroi, d'axes toujours parallèles à l'axe de la loge sont dites *logettes primaires* (les premières apparues et parfois demeurant les seules divisions des loges) ; elles sont limitées par les *cloisonnettes* qui joignent les septes successifs (Figs. 5.14, 11.14, 12.6), dont la section est triangulaire à la marge de l'espace préseptal (pour les plus lisibles exemples, voir Figs. 9.1, .6, 10.14 pour *Sigalveolina* n. gen. ; Figs. 11.12, .15, 12.16, 13.14, 14.26 pour *Cyclopseudedomia* et FLEURY, 2014, Fig. 1H pour *Rhapydionina*) ; ces logettes caractérisent une *zone marginale*. Les autres, dites *logettes secondaires* (apparaissant en second, parfois absentes, et accessoires, à l'origine, mais vouées dans bien des cas à la *structure confluyente* décrite plus loin) sont dispersées dans une masse plus ou moins compacte dénommée *endosquelette central*. L'espace préseptal même est occupé par des *piliers préseptaux* apparaissant lorsque l'endosquelette central est bien développé (les piliers sont donc une structure annexe de celui-ci) et partiellement divisé dans sa partie marginale par les cloisonnettes qui s'y prolongent. On rappellera que l'expression "piliers résiduels", parfois utilisée, est issue d'une théorie depuis longtemps abandonnée selon laquelle les Rhapydioninidés seraient issus de Soritidés dont les piliers interseptaux auraient en partie fusionné pour constituer l'endosquelette central.

Les termes de "planchers" et "couche basale", parfois utilisés pour décrire l'aspect de l'endosquelette central nécessitent d'être reconsidérés. On évoquera également les aspects variés de la disposition des logettes secondaires au sein de l'endosquelette.

Les *planchers* ("lames parallèles à la surface ; ils délimitent les couches de logettes" selon REICHEL, 1936) correspondent à des structures que bien des auteurs, parmi lesquels celui du présent travail, ont cru discerner chez de nombreux Alveolinidae à tests fusiformes et chez certains Rhapydioninidae (particulièrement dans les sections de type équatorial, voir par exemple Figs. 2.4, .15, 5.11-12, 7.5, 9.11-13, ou encore *in* FLEURY, 2016, Fig. 6.2). Pourtant, dans le cas général, et en sections axiales, bien des irrégularités de détail se présentent et de nombreux

exemples remarquables semblent de nature à discréditer cette conception, comme en témoignent les Fig. 2.16-24. Ainsi, des genres aussi divers que *Sellialveolina* COLALONGO, 1963 (Fig. 2.16), *Chubbina* ROBINSON, 1968 (Fig. 2.17-18), *Murciella* (Fig. 6.6, 8) et *Cyclopseudedomia* (Figs. 11.15, 13.15, 14.20) montrent-ils, soit dans les dernières loges de la partie involute, soit dans celles des parties évoluées, une organisation anarchique des logettes qui ne peut être décrite en termes de planchers. Il en est de même chez le genre *Rhapydionina* STACHE, 1913, dont la partie terminale unisériée présente des configurations très diverses, permettant d'en distinguer plusieurs types :

- les logettes secondaires sont peu nombreuses, irrégulièrement dispersées et totalement indépendantes des primaires, en fonction de la coalescence des cloisonnettes à des distances variables de la muraille (Fig. 2.19-21, .24) ;
- les logettes secondaires sont disposées en quinconce par rapport aux primaires, leur limite formant une ligne régulièrement indentée (Fig. 2.22) ;
- les logettes secondaires, noyées dans la masse centrale, se trouvent à des distances très variables de la muraille, apparaissant parfois comme de simples subdivisions distales des primaires (Fig. 2.23).

Ces observations donnent entièrement raison à HAMAOUÏ & FOURCADE (1973), qui niaient l'existence de planchers chez les Rhapydioninidae. Elles semblent permettre de soutenir l'hypothèse d'une élaboration de l'endosquelette central des Rhapydioninidae à partir de la coalescence des cloisonnettes, à l'endroit où, géométriquement, elles se rencontrent.

La *couche basale* correspond à une notion introduite également par REICHEL (1936, "dépôt plus ou moins épais qui s'étend sur la surface du tour précédent et constitue le revêtement interne des loges"). Il existe effectivement toujours chez les Alveolinacea un dépôt qui répond à cette définition mais il n'est généralement pas évoqué, tant il est banal et peu épais ; il peut être qualifié de "couche basale au sens large". On lui a attribué une signification particulière dans les cas où ce dépôt est épais et donc très remarquable, dans deux types de configurations bien différents.

◀ **Légende** : Cl : cloisonnettes ; Ec : Endosquelette central ; Ep : Espace préseptal ; F : Flexostyle ; L1 : Logettes primaires ; L2 : Logettes secondaires ; M : Muraille ; O1 : Ouvertures primaires ; O2 : Ouvertures secondaires ; P : Proloculus ; Pp : Piliers préseptaux ; S : Septe ; noter en 14 l'axe O1 oblique sur l'axe des logettes primaires (voir en particulier section 11 ci-dessus et Fig. 11.18).



- Le plus souvent (parfois sous le nom de "floculinisation") ce terme caractérise l'épaississement apparaissant chez certaines *Alveolina* et autres genres cénozoïques : il est parfois également réparti dans toute la loge, structuré de stries qui témoigneraient de son accroissement progressif (voir HOTTINGER, 1960) et parfois parcouru de canaux irréguliers ("logettes supplémentaires") ; ces canaux ne débouchent pas dans l'espace préseptal (limité à une partie du septe), où n'accèdent que les logettes primaires.
- Par extension, le même terme a été utilisé pour décrire un épaississement qui se développe exclusivement vers les pôles des tests B du genre *Subalveolina* REICHEL, 1936, parcouru de canaux plus ou moins bien organisés débouchant dans l'espace préseptal, lequel a le même développement que le septe. Ces canaux sont plutôt irréguliers et dispersés chez *S. dordonica* REICHEL, 1936 (Pl. IV.2 de cet auteur; voir aussi VICEDO *et al.*, 2009, Fig. 5.3), mais "plus densément répartis (...) comme chez *Praealveolina*" chez *S. perebaskini* REICHEL, 1953.

Les épaississements observés chez *Alveolina* et chez *Subalveolina* présentent donc entre eux une analogie de position mais ne sont pas homologues. La notion de couche basale au sens restreint qui s'applique à *Alveolina* ne semble donc pas plus adaptée à caractériser l'épaississement de *Subalveolina* que l'endosquelette central des Rhapydioninidae.

Par ailleurs, REICHEL (1953) ne voit qu'une différence de détail entre l'irrégularité des logettes secondaires de *S. dordonica* à la régularité de celles de *S. perebaskini* ou de *Praealveolina*, qui ne lui semblent donc pas de nature différente. Ces deux aspects ont leurs équivalents chez les Rhapydioninidae. D'une part, le dispositif SSC (Scattered secondary chamberlets in FLEURY, 2016), dans lequel la distance entre logettes est plus grande que leur diamètre, connu chez *Pseudochubbina*, *Cuvillierinella perisalentina* FLEURY, 2016 et que l'on retrouve chez *Rhapydionina* (Fig. 2.19-23) et *Cyclopseudedomia* (Figs. 2.8, 11.8, .11, .15, 12.11, .16, 13.15) correspond à celui de *S. dordonica*. D'autre part, le dispositif plus ordinaire, dans lequel les logettes sont séparées par une paroi mince, comme chez *Sellialveolina* (Fig. 2.16), *Chubbina* (Fig. 2.17-18), *Murciella* (Figs. 5.4, 6.8, 7.7) et *Sigalveolina* (Figs. 8.3, .19, 10.13-14) correspond à celui de *S. perebaskini*. Il n'y a donc pas lieu de distinguer fondamentalement ces deux dispositifs, dont on ne vient d'évoquer que les cas les plus évidents, entre lesquels on peut trouver des exemples moins tranchés. Mais il reste que le dispositif SSC peut servir à caractériser certains taxons, dont les plus notables sont *Pseudochubbina* et *Cyclopseudedomia*.

En conclusion, ni la théorie des planchers, ni celle d'une équivalence de l'endosquelette central des Rhapydioninidae avec la couche basale prise dans la signification qu'elle présente chez *Alveolina* ne semblent devoir s'appliquer à cette famille. L'endosquelette central des Rhapydioninidae serait issu du développement des cloisonnettes et serait l'homologue de ce qui a été nommé par extension (et à défaut d'autres exemples connus à l'époque) "couche basale" chez *Subalveolina*.

Structure confluyente (Fig. 3). Une importante variation de la structure endosquelettique coaxiale décrite ci-dessus a été mise en évidence il y a presque quatre décennies (FLEURY, 1979a) sous le nom de "structure hélicoïdale". Il s'agissait d'un trait jamais observé auparavant chez les Alveolinacea, consistant en une apparente désorganisation des logettes secondaires, perdant le parallélisme habituel de leur axe avec celui des logettes primaires. C'est une espèce en particulier, ("*Murciella*" *renzi*, ici attribuée à *Sigalveolina* n. gen.) qui devait fournir la clé de compréhension de ce caractère : les logettes de fin diamètre comprises dans un test très aplati créaient des conditions favorables à l'observation en section plane de leur organisation en deux jeux sensiblement orthogonaux orientés à 45° de l'axe des logettes primaires (Fig. 3.5). Le plus remarquable de ce dispositif était l'interpénétration de ces logettes à leurs croisements (Fig. 3.3-14), créant ainsi de nouvelles communications protoplasmiques au sein de la loge, concurrentes de celles qui sont ordinairement limitées à l'espace préseptal. Comme certaines sections semblaient montrer que ces logettes s'organisaient en couches adjacentes bien délimitées (Fig. 3.6), il était possible d'envisager qu'au sein d'une loge de type cylindrique, les logettes secondaires décrivent deux hélices contrariées de même axe que la loge, ce qui semblait propre à supporter le nom choisi alors. Mais il est vrai que les loges cylindriques sont rares chez *Sigalveolina* et il apparaît probable que l'organisation ne soit pas aussi régulière que supposée, si bien que fonder un nom sur une image presque virtuelle pouvait sembler peu avisé. C'est ainsi que certains auteurs, bien que n'ayant rien apporté à sa connaissance, ont cru devoir abandonner le terme de "structure hélicoïdale", jugé probablement trop théorique. On conviendra qu'il vaut mieux se fonder sur le fait fondamental, qui réside dans la communication établie entre les logettes secondaires d'une même loge, dont résulte une révolution dans la gestion du protoplasme de la loge. On songera dans ces conditions à l'avantage que constituent ces confluences pour les symbiotes, dont on sait qu'ils présentent des rendements optimaux dans d'étroits domaines de luminosité (LEE & ANDERSON, 1991, par exemple) et qui sont donc dans ce dispositif susceptibles d'adapter constamment

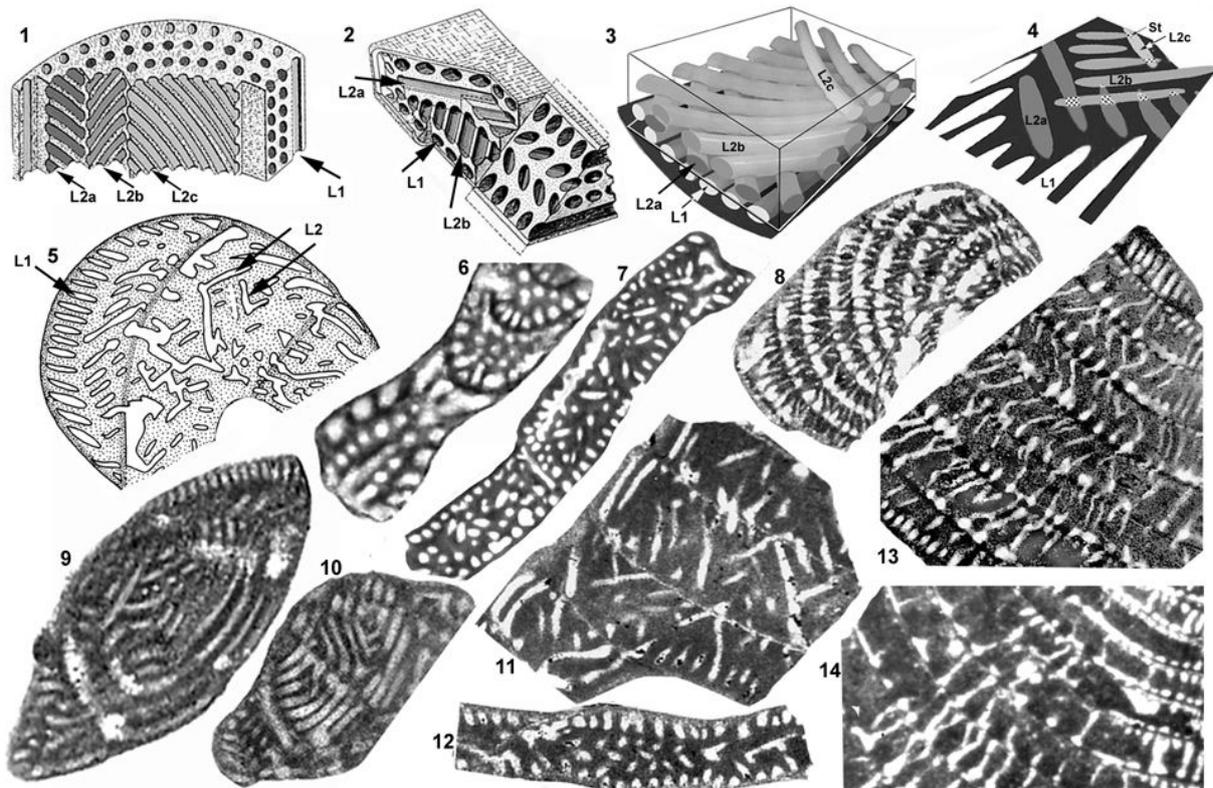


Figure 3 : La structure confluite. 1 : Figure schématique idéale représentant une portion de loge cylindrique dans laquelle les logettes primaires (L1) conservent un axe parallèle à celui de la loge, alors que les logettes secondaires (L2) décrivent deux hélices contrariées obliques sur l'axe de la loge, ce qui semblait justifier l'ancienne appellation "structure hélicoïdale" ; l'interpénétration des deux ensembles de logettes secondaires n'est pas représentée. 2 : Figure schématique représentative de la même structure dans une loge aplatie, dans laquelle les logettes secondaires sont organisées selon des plans ; elles peuvent sembler obliques sur les parois de la loge, en fonction de l'orientation du plan de section ; l'interpénétration des logettes secondaires des couches adjacentes n'est pas représentée (FLEURY & FOURCADE, 1987). 3-4 : Modèle matériel d'une partie de loge cylindrique (3) et section (4) de ce modèle par un plan dont la trace est figurée sur le côté de 3 ; l'interpénétration des logettes secondaires des différentes couches donne naissance à des nouvelles communications intraloculaires, dénommées "stolons" (St). 5-14 : Exemples concrets de la structure confluite. 5 : Dessin de section de 2 loges de *Sigalveolina renzi* (in FLEURY, 1979a). 6 : Partie de section de *S. aff. renzi*, montrant clairement la disposition des logettes secondaires en couches parallèles à la paroi de la loge (GKL414). 7 : section d'un grand test de *Cyclopseudedomia* ? n. sp. (voir Fig. 14.29-37). 8 : *Sellialveolina drorimensis* (REISS *et al.*, 1964), d'après DE CASTRO, 1988. 9 : *Pseudedomia aff. multistriata* (d'après MAVRIKAS *et al.*, 1994). 10 : *Sigalveolina ovoidea* (voir Fig. 9). 11-12 : *Neomurciella butterlini* (d'après FLEURY & FOURCADE, 1987). 13-14 : *Cyclopseudedomia klokovaensis* (13) et *C. smouti* (14), pour comparaison de ces deux structures confluentes frustes (voir aussi Figs. 11.14, 12.14). Grandissements variés, en fonction des détails à mettre en valeur.

leur position en fonction de leurs préférences. Il s'agirait d'un facteur décisif du développement du groupe, qui concerne à des degrés divers les trois genres examinés ci-dessous.

5 - Critères d'identification des genres et des espèces

L'expérience montre que, au sein d'un groupe particulier tel que celui qui est étudié ici, il est vain de chercher à classer les caractères morphologiques en catégories spécifiques ou génériques définies *a priori*, ou du moins à partir d'une expérience très limitée. Nous montrerons que les éléments morphologiques n'ont pas de signifi-

cation intrinsèque : tel caractère susceptible de distinguer des espèces pourra se retrouver dans divers genres et inversement tel caractère permettant de distinguer des genres se retrouvera dans diverses espèces. Une telle complexité est liée au fait que les divers caractères évoluent indépendamment les uns des autres. Il apparaît plutôt que ce sont les associations de caractères qui permettent d'entrevoir les tendances évolutives dans leur complexité et de les distinguer dans une perspective d'ensemble. Mais ce mode opératoire nécessite une bonne compréhension globale du groupe considéré et n'est pas à la portée d'une étude superficielle rassemblant des éléments divers hâtivement réunis.



Les critères qui peuvent servir à l'identification des espèces et des genres sont les suivants :

POUR LES TESTS A

Le diamètre du proloculus permet en principe de caractériser statistiquement chaque population et nécessite d'être toujours exprimé. Dans ce travail, comme dans les précédents de l'auteur, c'est toujours le diamètre interne qui est mesuré (sans qu'il soit tenu compte de l'épaisseur de la paroi). On ne peut cependant pas accorder à ce critère une importance primordiale chez des organismes répandus sur de vastes territoires et pendant une période de temps relativement importante, sauf lorsqu'il semble indiquer une tendance générale. Par exemple on notera le cas de *Murciella* gr. *cuvillieri* (Figs. 15-16) représentée par des populations de morphologie relativement homogènes dont les variations de taille du proloculus sont sans rapport avec les relations de proximité ou d'éloignement des diverses localités dont ils proviennent. On citera encore les variations autour du type signalées dans la description de *Sigalveolina renzi* (Fig. 8), relativement homogènes par l'ensemble de leurs caractères, dont les tailles de proloculus sont très diverses. A l'inverse, on rappellera que dans le cas de *Rhapydionina* gr. *liburnica*, il a paru utile (FLEURY, 2014) de distinguer les populations de Grèce de celle du type d'Istrie, tant la différence de taille du proloculus entre les deux régions apparaissait systématique. Un cas non élucidé se présente chez le genre *Sigalveolina* : l'examen des tests A de *S. ovoidea* et *S. reicheli* n. sp. semble montrer que les grands proloculus correspondent à de (relatifs) petits tests alors que, inversement, les plus petits proloculus correspondent aux plus grands tests (voir Fig. 16) ; le matériel réuni est trop peu abondant pour l'établissement de données statistiques, mais la question de l'existence de deux générations A se trouve posée. On rappellera à cette occasion que DE CASTRO (1990, p. 103) a révélé chez *Pseudochubbina globularis* (SMOUT, 1963) une relation de la taille du proloculus avec les variations de divers caractères, n'affectant cependant pas la taille des tests.

Le mode d'enroulement initial des tests A constitue un critère classique d'utilisation commune qui, comme tous les caractères évolutifs doit être considéré dans la perspective d'ensemble. Si certains taxons semblent liés à l'un ou l'autre des types streptospiralé ou planispiralé, il en est d'autres qui les empruntent concurremment ou successivement. Ainsi, la population du type de *Cuvillierinella*, espèce en principe tenue pour typiquement streptospiralée montre des spécimens planispiralés ; en outre les espèces *C. perisalentina* et *C. fluctuans* FLEURY, 2016 présentent des individus qui se partagent entre l'un ou l'autre des deux types d'enroulement initial. Il s'agit donc d'un critère qui doit être pris en consi-

dération mais doit être envisagé en dehors de tout esprit de système.

L'importance relative du stade involute chez les tests A est en principe d'usage limité. Il distingue cependant (avec la taille du proloculus) chez le genre *Rhapydionina* certaines espèces de la zone CsB6b de celles de la zone suivante (FLEURY, 2014, Fig. 20). Sa réduction extrême à moins de deux tours enveloppant le proloculus est une caractéristique, parmi d'autres, des genres *Cyclo-pseudedomia* et *Fanrhapydionina*, liée dans les deux cas à des proloculus de très grande taille. Au contraire, sa grande importance par rapport à un stade déroulé absent, très court ou très tardif constitue l'une des caractéristiques du nouveau genre *Sigalveolina*.

Le mode d'enroulement et de déroulement des tests adultes doit évidemment être toujours caractérisé. Dans les genres concernés par cette étude, il est ordinairement planispiralé dès le stade juvénile des tests A. On observe cependant, trop exceptionnel pour être pris en compte autrement que comme la récurrence d'un caractère ancestral, deux cas (*S. renzi*, Fig. 8.11, et une citation chez *S. methonensis*) où l'axe d'enroulement effectue une rotation régulière ("Slow axial rotation", in FLEURY, 2016) et c'est l'une des caractéristiques des genres *Pseudochubbina* et *Metacuvillierinella*. Le déroulement final existe chez presque toutes les espèces examinées ici ; il est parfois minoritaire et ne pas constituer la règle ; il peut comprendre des loges subsphériques ou aplaties, constituant une PRU cylindrique ou flabelliforme, évolutive ou pseudoévolutive, ces divers types étant susceptibles de coexister dans la même génération d'une même espèce d'une même localité (*S. reicheli* n. sp., *C. mavrikasi* n. sp., Figs. 15-16).

La forme générale des tests est rarement significative. Ils sont ordinairement de type nautiloïde, de presque sphérique à aplati, ceci même au sein d'une unique population (*M. cuvillieri*, Fig. 5.1-5 par exemple). Ce critère pourrait cependant être le seul, si l'on y tient, qui puisse être qualifié de constituer un "caractère spécifique", mais son usage resterait très limité si l'on prend en compte l'aspect très homogène de la plupart des tests A des espèces de petite taille. L'indice d'aplatissement des tests (Fig. 15) correspond au rapport du diamètre équatorial (les tests déroulés étant exclus) à "l'épaisseur du test", plus grande dimension mesurée parallèlement à l'axe d'enroulement. Cette donnée est peu précise puisque "l'épaisseur" dépend de l'exacte orientation du plan de section et que les sections axiales passent rarement par le plus grand diamètre équatorial ; elle donne cependant une idée de la morphologie du test et s'avère utile à caractériser les cas les plus extrêmes, c'est-à-dire les tests les plus plats (*S. renzi*) et les plus obèses (*S. ovoi-*



dea). Elle n'a pas de signification pour le genre *Cyclopseudedomia* où l'indice serait toujours très élevé, variant dans de très larges proportions en fonction de l'orientation de la section ; on notera cependant que les sections équatoriales pourraient être utilisées puisque "l'épaisseur" du test correspond *grosso-modo* au diamètre du proloculus.

L'endosquelette, commun aux tests des deux générations est indépendant des caractères précédents. Le moment de l'apparition de cet endosquelette chez les tests A n'est pas significatif, puisque s'il est très précoce chez les formes planispiralées étudiées ici, il peut l'être tout autant chez certaines formes streptospiralées telles que *Cuvillierinella perisalentina* ou *C. fluctuans* ou même certaines formes avancées de *C. salentina* (voir FLEURY, 2016, Figs. 5.25, 6.3 et 7). La particularité des genres ici présentés réside en grande partie dans l'expression de la structure confluyente dont le degré de perfection est pris en compte, parmi d'autres critères, pour distinguer les genres et les espèces. Cette structure est rare mais n'est pas inconnue chez *Cuvillierinella* (voir FLEURY, 2016, Fig. 6.11) qui serait à l'origine de tous les taxons concernés par cette étude, et l'on peut juger par les exemples de la Figure 3 qu'elle est répandue parmi des taxons très divers par leur localisation comme par leur âge.

La forme comme le diamètre absolu et relatif des logettes en section perpendiculaire à leur axe peut être utile à remarquer, mais on notera que leur aspect dépend de l'orientation du plan de coupe : une logette cylindrique peut donner une section d'aspect ovale allongé si elle est coupée obliquement par rapport à son axe. Par ailleurs, les variations au sein d'un groupe homogène selon d'autres critères incitent à la circonspection (par exemple, pour la taille des logettes secondaires Fig. 5.1-2, pour l'ensemble des logettes Fig. 7.1, .3), mais il a semblé que des variations systématiques de ces tailles, associées à d'autres critères, permettraient de distinguer certaines espèces, par exemple *S. methonensis* de *S. renzi*.

POUR LES TESTS B

La famille des Rhapydioninidae présente un dimorphisme de générations des plus importants. Celui-ci est marqué dans les stades initiaux, comme chez bien d'autres groupes, mais également dans les stades adultes où le déroulement, déjà parfois notable dans les tests A, prend des proportions inégalées chez certains taxons. Cette génération est donc à la fois "conservatrice" dans ses stades népioniques (elle rappelle un caractère ancestral) et "novatrice" dans ses stades adultes (elle exacerbe un caractère de la fin du développement de la génération A). Il s'agit donc d'un critère essentiel pour discerner les tendances évolutives, clé de la compréhension de la structure du groupe. Sans doute, les tests de cette gé-

nération sont rares et les sections significatives très difficiles à obtenir. Leur recherche constitue cependant une condition *sine qua non* pour tenter d'approcher la compréhension du groupe.

En somme, aucun de ces critères n'est absolu en lui-même. Ils sont indépendants les uns des autres comme le montre la variété des combinaisons observées (Fig. 16). Ce sont leurs associations diverses qui permettent de distinguer des lignes évolutives, avec en particulier l'appoint significatif des tests B. S'il est pratique et confortable de juger des éléments de classification à partir de critères préétablis sur des données très fragmentaires, l'expérience montre qu'on ne peut rien attendre de ces méthodes. Il est vrai que ces considérations ne simplifient pas la tâche de celui qui tente de rendre compte des possibles relations naturelles entre les taxons : les guides de conduite, les règles couramment admises s'effaçant, plus les données s'accroissent et plus la synthèse est complexe.

6 - Biostratigraphie (Fig. 4)

La Figure 4 propose une biozonation applicable aux faciès de plate-forme interne pour la période Campanien-Maastrichtien. Issue de l'étude des carbonates de la plate-forme de Gavrovo-Tripolitza en Grèce, elle souffre de la quasi-absence de coupes continues, à l'exception de celle du massif du Klokova (FLEURY, 1974, 1980, et en particulier 2016, Fig. 1), où cependant les organismes les plus typiques de la zone CsB6a ne sont pas observés.

Ainsi, les zones CsB6a et CsB6b bien représentées n'ont jamais été observées en superposition directe sur une même coupe et leur distinction ne résulte que d'une parfaite ségrégation en deux groupes des organismes qui y participent. Elle réunit donc des observations éparses et tient compte essentiellement des associations constatées par l'auteur dans de nombreuses localités et par MAVRIKAS (1993) dans le massif du Gavrovo. On notera comme une confirmation les données d'une coupe décrite par CHIOCCHINI & MANCINELLI (2001) dans le Latium italien où sont observées successivement, de bas en haut "*Raadshoovenia salentina* (CsB6a), *Murciella* sp. (CsB6 a ou b), puis *Rhapydionina liburnica* (CsB7) ; il en est de même des observations de REINA & LUPERTO-SINNI (1993) dans la péninsule Salento. Ces résultats sont appliqués par HEBA (2008), HEBA & PRICHONNET (2009) et LE GOFF *et al.* (2015) en Albanie et sont proches de ceux de CVETKO *et al.* (2001) et VELIĆ (2007) sur le littoral croate (Île de Brač, en particulier).

Les amendements apparus au cours de la dernière décennie ne sont pas négligeables, surtout liés à l'émergence des techniques fondées sur l'étude des isotopes du strontium (SIS : Strontium isotope stratigraphy), appliquées aux carbonates

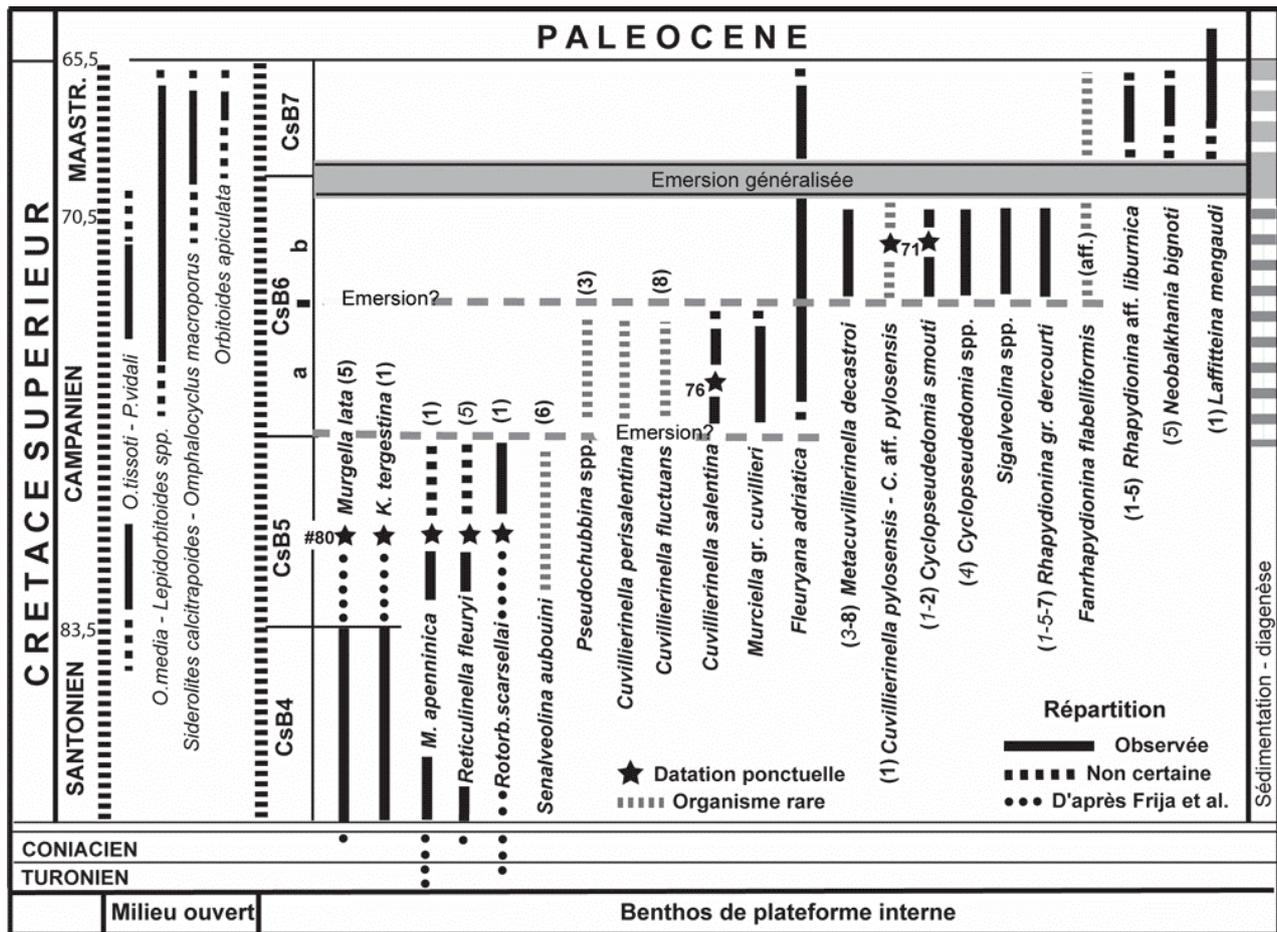


Figure 4 : Essai de zonation biostratigraphique des faciès de plate-forme interne pour la période campano-maastrichtienne. Les données éparées et discontinues sont issues des travaux de FLEURY (1980, 2014, 2016) et MAVRIKAS (1993) en Grèce. Ces données sont ici complétées par des datations ponctuelles relatives à la zone CsB5 (FRIJA *et al.*, 2015), la zone CsB6a (SCHLÜTER *et al.*, 2008) et la zone CsB6b (VICEDO *et al.*, 2011). Les incertitudes sont soulignées par la discontinuité de la ligne qui sépare les colonnes des zones et des étages. Vers la droite, une colonne (Sédimentation diagenèse) résume schématiquement l'évolution des milieux sur la plateforme de Gavrovo-Tripolitza en Grèce (faciès subtidaux en blanc, faciès d'émersion en gris) ; un trait marquant de cette évolution est constitué par l'émersion généralisée proche de la limite Campanien-Maastrichtien (LANDREIN, 2001). Des phénomènes de même nature, traduits par des lignes discontinues, sont supposés entre les zones CsB6b/CsB6a et CsB6/CsB5 en raison des discontinuités des peuplements et diverses indications rapportées dans le texte. Les publications de l'auteur dans lesquelles apparaissent des figurations de taxons provenant de la coupe du Klokova sont indiquées par un chiffre, entre parenthèses, selon le code suivant: 1= 1970; 2= 1974; 3= 1977; 4= 1979a; 5= 1980; 6= 1984; 7= 2014; 8= 2016; ce chiffre est en italique maigre lorsque l'organisme est présenté en légende de la publication citée sous un nom erroné.

de diverses plates-formes du domaine périadriatique. Les modifications qu'elles proposent à nos données s'appliquent à trois périodes.

- Les zones CsB4 et 5, supposées situées de part et d'autre de la limite Santonien - Campanien et distinguées par la présence puis l'absence de *Murgella lata* LUPERTO-SINNI, 1966, et *Keramosphaerina tergestina* (STACHE, 1889), sont mises en cause par les données synthétisées par FRIJA *et al.* (2015). Selon ces auteurs, *M. lata* est présente depuis le Coniacien moyen jusqu'à la limite Campanien inférieur-Campanien moyen (environ 80,5 MA) et *K. tergestina* (presque jamais contemporaine de la précédente) serait

limitée à une courte période située vers la fin du Campanien inférieur. Ce dernier organisme devrait ainsi se trouver dans les mêmes couches que celles qui renferment *Moncharmontia apenninica* (DE CASTRO, 1966), *Rotorbinella scarsellai* TORRE, 1967, *Reticulinella fleuryi* CVETKO *et al.*, 1997, *Calveziconus lecalvezae* CAUS & CORNELLA, 1981 (organismes figurés par FLEURY, 1970 et/ou 1980, sous des noms parfois erronés), ou encore *Senalveolina aubouini* FLEURY, 1984, en principe propres à la zone CsB5. C'est dire que, si ces données se confirment, la distinction des zones CsB4 et CsB5 est sans fondement et que, de manière plus générale, toute zonation de la période comprise entre le



Turonien et le Campanien supérieur est illustré : la plus grande partie des organismes identifiés dans cet intervalle apparaîtrait au cours du Turonien - Coniacien et persisteraient au moins jusqu'à l'extrême base du Campanien supérieur. C'est donc que les variantes observées dans les apparentes répartitions stratigraphiques des organismes connus seraient simplement liées aux hasards de l'échantillonnage (peu vraisemblables pour *M. lata* et *K. tergestina*, bien discernables sur le terrain) ou à de subtiles modifications du milieu. Il conviendra cependant d'assurer que ces mêmes modifications n'influent pas sur les données de la SIS.

- La zone CsB6a est caractérisée par des organismes qui sont manifestement influencés par les conditions du milieu ; ils apparaissent synchroniquement avec les "faciès d'émersion" qui vont se développer et s'intensifier jusqu'à la fin du Crétacé. L'âge proche de 76 MA donné par SCHLÜTER *et al.* (2008) pour la localité type de *Cuvillierinella salentina* situe la zone au cours du Campanien supérieur.
- La zone CsB6b est également située au cours du Campanien supérieur (et Maastrichtien inférieur ?), en raison de l'âge proche de 71 MA attribué par VICEDO *et al.* (2011) à la localité type de *Cyclopseudomia smouti*.

Les faciès d'émersion qui viennent d'être évoqués conduisent à rappeler la dépendance essentielle des Rhapydioninidae du Campanien-Maastrichtien à la nature des milieux de vie dans le domaine de la plate-forme interne à circulation restreinte auxquels ils sont clairement inféodés. Ils en constituent d'ailleurs ordinairement les seuls peuplements, avec quelques Miliolidés, *Cuneolina*, "*Discorbis*" et gastéropodes. S'il est possible de trouver dans les descriptions qui suivent des références à des tests dissous et/ou recristallisés, des silts vadoses ou même des amas de cristaux d'anhydrite et des restes de charophytes dans les échantillons fossilifères, on devra aussi considérer les alternances de carbonates dans lesquels ils sont inclus, qui témoignent fréquemment de dépôts inter- à supratidaux ayant subi parfois des diagenèses en milieux émergés. BERNIER et FLEURY (1980) en ont donné une image d'ensemble, précisée en divers affleurements par FLEURY (1980).

On discutera en conclusion de l'influence éventuelle des phénomènes tectoniques et eustatiques sur cette zonation, dont les organismes vivant dans de très faibles tranches d'eau sont les plus fragiles victimes.

7 - Systématique

Ordre Foraminifera EICHWALD, 1830

Sous-ordre Miliolina DELAGE & HÉROUARD, 1896

Super-famille Alveolinacea EHRENBERG, 1839

Famille Rhapydioninidae KEIJZER, 1945

Sous-famille Cuvillierinellinae FLEURY, 2016

Rappelons que, par différence avec celle des Rhapydionininae, cette sous-famille distingue des genres dotés d'une zone marginale étroite, dont la plupart comporte la structure confluyente ; une image schématique d'ensemble en est donnée *in* FLEURY, 2016, Fig. 13.

Le genre *Cuvillierinella* PAPETTI & TEDESCHI, 1965, est vraisemblablement à l'origine des taxons examinés ci-dessous. Il est maintenant bien connu par sa population type d'Italie comme par plusieurs populations de Grèce, d'Espagne et de Méditerranée orientale (FLEURY, 2016) et mérite qu'on en rappelle les caractères principaux. Les stades juvéniles des deux générations en sont de type miliolin à streptospiralé (exceptionnellement planispiralé chez de rares individus); les tests A nautiloïdes à proloculus sphérique et flexostyle se distinguent par un éventuel court stade terminal cylindrique des tests B de même morphologie mais susceptibles de développer une grande partie terminale évolutive à pseudoévolutive (jamais discoïde à ce qu'on en connaît). L'endosquelette est constitué par deux jeux de logettes d'apparition parfois tardive et de diamètre relativement grand, soit différenciées par leur taille, soit formant un réseau unidimensionnel dense, soit encore dispersées dans un endosquelette central massif (SSC); la structure confluyente y est exceptionnelle; l'espace préseptal relativement profond est meublé par des piliers préseptaux rares chez le jeune, disposés en une ou plusieurs rangées dans les dernières loges des tests B. Trois espèces lui sont rapportées de la même zone CsB6a, mais une quatrième, associée à *C. smouti* en un seul gisement, atteint la zone CsB6b. Le genre est donc typiquement ambivalent (voir FLEURY, 2016 et ici Fig. 16), mêlant les caractères hérités des Miliolacea à ceux qui sont développés par son plus proche compagnon (*Murciella*), son proche cousinage vraisemblable (*Pseudochubbina*) et ses successeurs (*Cyclopseudomia*, *Metacuvillierinella*, *Sigalveolina* n. gen.).

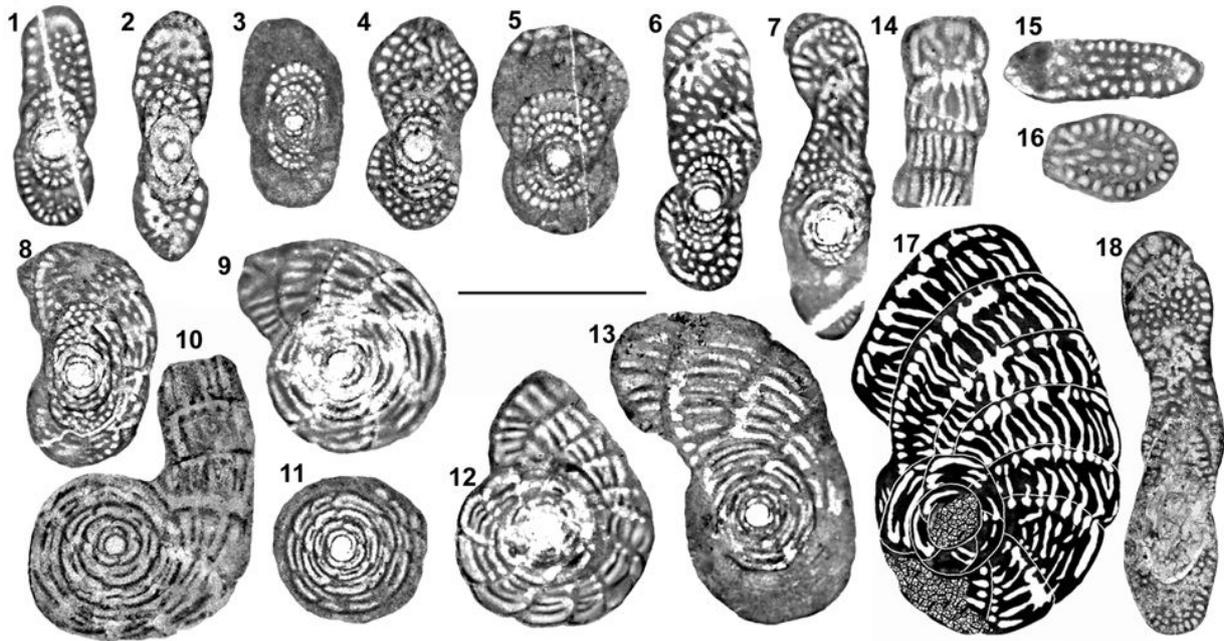


Figure 5 : *Murciella cuvillieri* (EF436), population type. 1-14 : Tests A. 1-7 : Sections axiales centrées décrivant les divers types morphologiques connus (voir aussi Fig. 2.5), depuis les tests presque plats marquant éventuellement une tendance au déroulement jusqu'aux tests presque sphériques franchement biombiliqués ; voir le flexostyle en 3, 5 et 11 et le cloisonnement précoce en 1, 3 et 5-6. 8 : Section oblique centrée. 9-13 : Sections sensiblement équatoriales centrées, 10 montre une PRU cylindrique caractéristique bien que rare, 13 une tendance au déroulement final de type flabelliforme, 11 et 12 montrent que les logettes primaires de loges successives ne communiquent jamais directement. 14 : Portion de PRU coupée selon son axe dont la dernière loge témoigne probablement de la structure confluyente. 15-16 : Sections transverses de PRU rectangulaire (type flabelliforme) et ovale (type cylindrique). 17-18 : Tests B. 17 : Dessin d'une section équatoriale subcentrée, holotype de l'espèce, jusqu'alors non interprétable ; sa ressemblance avec la section de la Fig. 6.24 permet de la considérer avec confiance comme un test B. La structure confluyente est discernable dans la plupart des loges (voir une photographie in FLEURY & FOURCADE, 1987, Pl. 3.11). 18 : Section axiale subcentrée d'un test B vraisemblable en raison de sa compatibilité avec 17. Échelle graphique : 1 mm.

Toutes les figurations sont nouvelles ; les photographies et le dessin ont été effectués avant le dépôt de l'ensemble. Les sections 2, 8, 11, 14 et 17-18 ont été préalablement figurées par FOURCADE (1966) ; 6, également partie de la population type, a été publiée par HAMAOUÏ et FOURCADE, 1973 (Pl. 4.10).

Genre *Murciella* FOURCADE, 1966

Espèce-type : *Murciella cuvillieri* FOURCADE, 1966.

Diagnose. Genre de la sous-famille Cuvillierinellinae, dimorphique : tests A entièrement planispiralés involutes, parfois terminés par une courte PRU évolutive cylindrique à rarement flabelliforme, tests B streptospiralés chez le jeune terminés par une PRU évolutive flabelliforme de taille relativement modérée. Endosquelette simple de type coaxial dominant, passant exceptionnellement au type confluyente. Diffère de *Cuvillierinella* son contemporain par le mode d'enroulement des parties juvéniles de ses tests A et son bâti plus frêle. On ne reconnaît qu'une seule espèce qui peuple la zone CsB6a depuis l'Espagne jusqu'à la Méditerranée orientale, représentée ici par six populations.

Murciella cuvillieri FOURCADE, 1966

Diagnose. Espèce type du genre *Murciella* caractérisée par ses tests A de taille modeste, polymorphes, présentant un déroulement terminal cylindrique à exceptionnellement flabelliforme. Tests B à partie terminale flabelliforme pseudo-évolutive à évolutive de taille médiocre. Bâti et endosquelette de taille moyenne, structure coaxiale, exceptionnellement hélicoïdale. Distincte des espèces du genre *Cuvillierinella* par ses tests A strictement planispiralés et son endosquelette à maille plus fine. Distincte des espèces du genre *Sigalveolina* n. gen. par la quasi absence de la structure confluyente.

Cette espèce, créée dans un contexte alors peu exploré, a connu une histoire complexe. Elle fut un temps rapportée au genre *Raadshoovenia*



VAN DEN BOLD, 1946, lorsque, en raison d'une quasi-similitude entre l'espèce type de ce genre et celle de *Cuvillierinella* (voir DE CASTRO, 1971), ce genre américain fut soupçonné d'avoir des représentants crétacés européens et que *M. cuvillieri*, de morphologie proche, puisse lui être assimilée. FLEURY & FOURCADE (1990), s'appuyant sur l'âge cénozoïque du taxon américain établi par PÊCHEUX (1984) et les caractéristiques propres à *Murciella*, proposaient d'infirmier cette double hypothèse. Par ailleurs, DE CASTRO (1988) devait révéler que certains tests de morphologie proche de *Murciella* se trouvaient parmi les populations de la localité type de *Cuvillierinella salentina*. Pour FLEURY (2016), réétudiant ce riche matériel aimablement confié par P. DE CASTRO, les formes de type *Murciella* de cette population, très minoritaires et jamais exactement comparables à *M. cuvillieri*, peuvent être considérées comme des variants intraspécifiques et ne justifient pas que les deux taxons soient confondus. En outre, l'existence exprimée dans les lignes qui suivent de plusieurs populations de *M. cuvillieri* (EF436, XGP163 et XGP330) dépourvues de tout représentant susceptible d'être rapporté à *Cuvillierinella*, ou encore témoignant de la coexistence des deux types, sans le moindre intermédiaire morphologique (EFG1, XGP110 et FPM249), constitue le signe d'une complète indépendance des deux taxons.

Les 6 populations décrites sont réparties sur un grand territoire qui va de l'Espagne à la méditerranée orientale, en passant par la Grèce ; elles sont choisies parmi les plus riches et les plus distinctes les unes des autres qui aient été rencontrées. Si elles constituent un ensemble homogène par rapport à *Cuvillierinella*, elles montrent cependant entre elles des différences de détail qui méritent d'être signalées par la terminologie. Si chacune d'elles peut être nommée *M. cuvillieri*, leur ensemble peut être caractérisé par la dénomination *M. gr. cuvillieri*.

Murciella cuvillieri **Population EF436 (Population type)** (Figs. 2.5, 5.1-18)

Comportant une abondante illustration, la publication d'origine est suffisante pour caractériser l'espèce. L'intérêt que l'on pourra trouver aux nouvelles figures proposées réside dans des grandissements homogènes, permettant une comparaison visuelle directe aux autres populations décrites ci-après et aux figurations de *C. salentina* (in FLEURY, 2016, Fig. 6). Une grande partie des sections du matériel type a été observée, dessinée et photographiée par l'auteur, avant son dépôt auprès du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, sous les numéros Lma2000/131 à 150, à l'origine. Selon Marie-Béatrice FOREL, Maître de Conférences au MNHN

qui a recherché le matériel, celui-ci est finalement conservé dans les collections de géologie sous les n° MNHN-GG-GG2000-131 à 150 et accessible en référence par le lien suivant : https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/gg/item/list?full_text=Murciella+cuvillieri. De même le matériel type des diverses espèces du genre *Praechubbina* décrites par FLEURY & FOURCADE (2001), déposé à la même occasion, sous les n° Lma2000/59 à 130, est conservé sous les n° MNHN-GG-GG2000-59 à 130 et accessible en référence par le lien suivant : https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/gg/item/list?full_text=Praechubbina+breviclaustra.

Localisation, conditions de gisement. Dans la localité type, (Sierra de los Agueros, Province de Murcie, Espagne) d'après FOURCADE (1966), *M. cuvillieri* est accompagnée de quelques organismes (oogones de charophytes, Ostracodes, "Discorbis", Nummuloculines et Miliolles), indiquant un milieu isolé du marin franc, en l'absence de tout représentant du genre *Cuvillierinella*. La population se trouve dans des calcaires compris entre des couches à *Lacazina elongata* MUNIER-CHALMAS, attribuables au Santonien et des couches à *Orbitoides media* ARCHIAC, *Omphalocyclus macroporus* LMK et *Siderolites* cf. *calcitrapoides* du Maastrichtien. Ces informations ne sont pas précisées par VICEDO *et al.* (2009) qui ont figuré quelques "topotypes".

Morphologie, enroulement.

Tests A. Les diverses sections permettent de déduire l'aspect nautiloïde des tests (Figs. 2.5, 5.1-5), plus ou moins ovoïdes ou aplatis, toujours franchement biombiliqués. Le déroulement final, qui n'est pas de règle, est parfois cylindrique (Fig. 5.10), exceptionnellement flabelliforme (Fig. 5.13). Les sections transverses de loges isolées, rectangulaires ou subcirculaires (Fig. 5.15-16), peuvent donc appartenir à l'une ou l'autre des générations. Le proloculus sphérique d'un diamètre moyen de 0,11 mm est suivi d'un flexostyle étroit et court, puis d'une spire serrée dont la hauteur s'accroît faiblement jusqu'à la fin du troisième ou quatrième tour ; le tour suivant montre un accroissement rapide de sa hauteur, témoignant d'une tendance au déroulement. Les tests déroulés ne sont pas fréquents (environ 10% des sections). Le diamètre équatorial des tests A certains, partie déroulée comprise, est située entre 0,55 et 1,72 mm ; ce diamètre ne dépasse pas 1,4 mm pour les tests non déroulés. Pour les 15 sections dépassant 1 mm (tests considérés comme adultes), la moyenne s'établit à 1,2 mm.

Tests B. L'holotype (Fig. 5.17) a jusqu'à présent constitué une énigme. La section non centrée est en effet différente de toutes les autres connues dans sa population par sa partie terminale flabelliforme et la sinuosité de l'arrangement



des logettes secondaires (structure confluyente) qui s'y observe. Une section centrée d'une autre population (Fig. 6.24) comportant un peloton miliolin initial, et par ailleurs très comparable par son aspect d'ensemble, son espace préseptal profond et ses logettes secondaires sinueuses permet maintenant de l'interpréter indubitablement. Une section axiale subcentrée compatible avec la précédente (Fig. 5.18) complète l'image de cette génération. Il convient de rappeler que FOURCADE (1966, Pl. 2, fig. 10) a figuré une section centrée non déroulée d'un type plus proche des tests A.

Endosquelette. Le cloisonnement apparaît très précocement, dès le premier tour dans les tests bien conservés (Figs. 2.5, 5.1, .3-6). Les logettes secondaires présentent ordinairement un diamètre un peu plus faible que celui des primaires. La multiplication des niveaux de logettes secondaires apparaît dès le deuxième ou troisième tour selon le caractère plus ou moins serré de la spire. Si des "planchers" peuvent sembler parfois séparer ces niveaux de logettes en section équatoriale, il n'en est plus de même dans les loges adultes où la disposition prend un aspect irrégulier bien discernable dans les sections axiales. Cette irrégularité est en partie liée à la structure confluyente, responsable de l'attribution erronée au genre *Murciella* de diverses espèces comportant la même structure ("*Murciella* gr. *renzi*" in FLEURY, 1979a), à un degré plus accentué : l'orientation à 45° des logettes de couches adjacentes chez *Sigalveolina* n'est jamais observable chez *Murciella*. C'est en considérant les tendances évolutives plutôt que des critères artificiellement préétablis que sera justifiée la création du nouveau genre *Sigalveolina* n. gen. pour caractériser l'originalité des espèces qui lui sont attribuées.

Au total, cette population, riche et variée pour les tests A et recélant un exemple très vraisemblable de test B est tout à fait propre à caractériser une espèce et un genre de statut irrévocable. Les autres populations d'origines variées qui s'y rattachent et seront décrites ci-dessous permettront de nuancer son individualité mais n'ajouteront rien de fondamental à sa signification.

Murciella cuvillieri
Population XGP110
(Fig. 6.1-14)

Localisation, conditions de gisement. Deux échantillons, très proches l'un de l'autre (XGP110-111) ont été étudiés dans un lot de 42 lames. Ils renferment une même association proviennent du massif connu des géologues sous le nom ancien de Massif du Gavrovo (Ori Valtou), représentatif de la plate-forme de Gavrovo-Tripolitza en Grèce. L'affleurement est décrit par MAVRIKAS (1993, p. 77, faciès de type III). Il s'agit de calcaires dont l'examen est rendu diffi-

le par une stratification peu nette et les nombreuses diaclases qui l'affectent ; ils sont principalement caractérisés par l'abondance des tests de petits Rhapydioninidés qui s'y trouvent. Dans le détail, la population de ces échantillons est comprise dans des biomicrites wackestone à débris de rudistes et de gastéropodes, "*Discorbis*", très rares *Orbitoides*, *Cuneolina* sp., et *Fleuryana adriatica* DE CASTRO *et al.*, 1994. Une riche population de *Cuvillierinella salentina* (environ 80 sections, dont 40 centrées), figurée par FLEURY (2016, Fig. 6.1-12) accompagne les *Murciella* décrites ici, sans qu'existent de formes de morphologie intermédiaire susceptibles de provoquer la confusion.

Morphologie, enroulement.

Tests A. Cette génération est représentée par une cinquantaine de sections centrées, montrant toutes un enroulement strictement planispiralé. Les sections axiales témoignent de tests nautiloïdes, plus ou moins aplatis, biombiliqués, dont les tours de spire présentent en section le même aspect ogival ou arrondi que la population type. Le déroulement final de type cylindrique (jusqu'à 4 loges) est observé à la faveur de plusieurs sections équatoriales et le déroulement de type flabelliforme ne peut être exclu bien que les sections décentrées qui en témoignent puissent appartenir à des tests B. Le proloculus de section circulaire, d'un diamètre moyen de 0,11 mm est suivi d'un flexostyle étroit et de loges participant à une spire serrée dont la hauteur s'accroît régulièrement jusque vers la fin du quatrième tour, où elle devient très forte, marquant la tendance au déroulement. Le diamètre équatorial, partie déroulée comprise est situé entre 0,62 et 1,74 mm ; les 22 plus grands mesures excèdent toutes 1,12 mm, pour une moyenne de 1,30 mm.

Tests B. Ces tests sont plus grands que les tests A (jusqu'à 2 et presque 3 mm de diamètre). Deux sections subcentrées sont connues (Fig. 6.12-13), qui témoignent d'un déroulement final de type indéterminé ; une section axiale décentrée (Fig. 6.14) indiquerait plutôt un type flabelliforme.

Endosquelette. Il apparaît dès le premier tour. Les logettes primaires sont ordinairement de section transversale ovale à presque rectangulaire et d'un diamètre plus fort que les secondaires, de section circulaire ; ces dernières sont plus fines et plus serrées que chez toutes les autres populations observées. En conséquence, la structure confluyente est discernable dans toutes les sections équatoriales des tests des deux générations.

Au total, comparable par ses dimensions, cette population ne se distingue de celle du type que par la finesse de son bâti et de sa maille endosquelettique, qui permettent d'observer la structure confluyente.

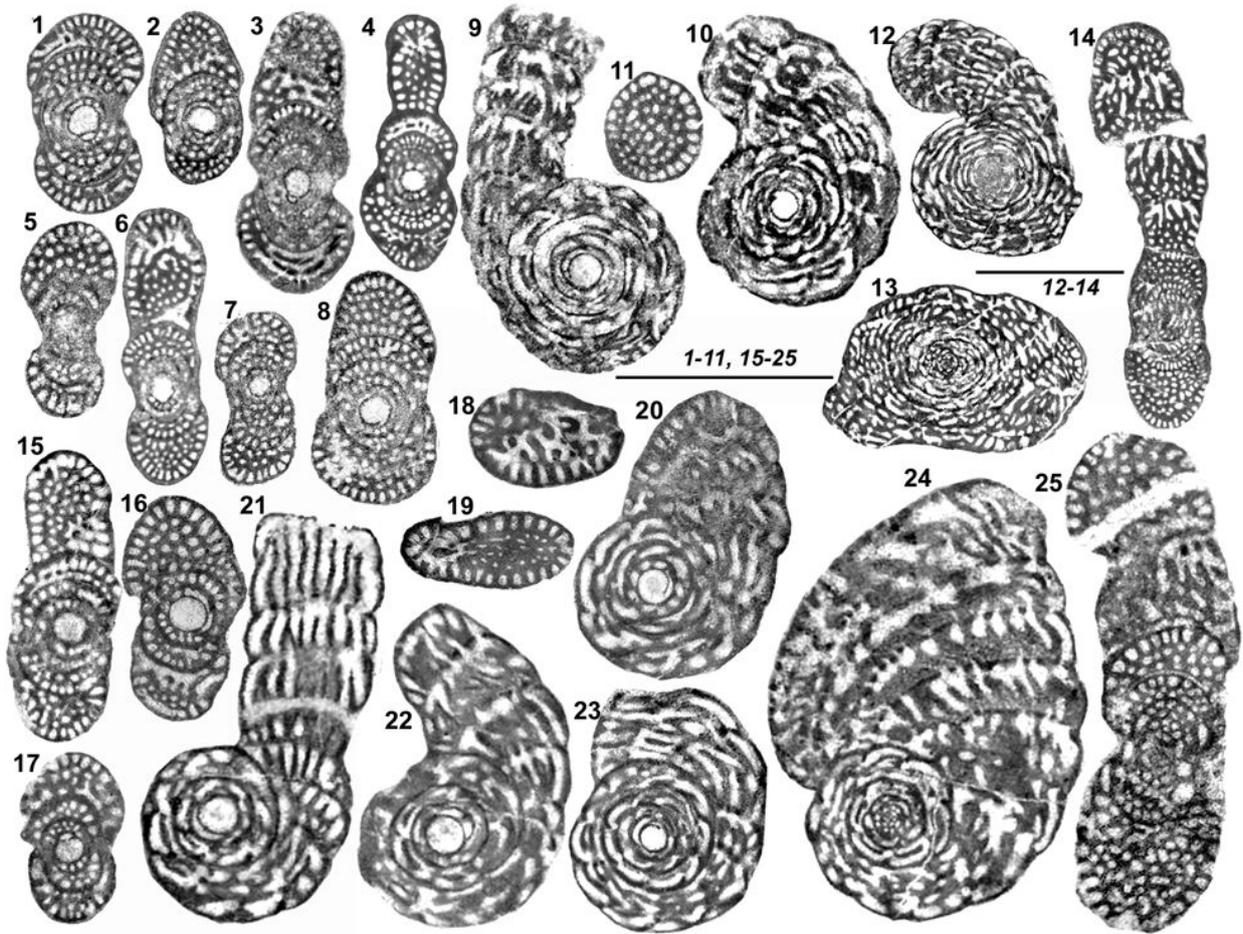


Figure 6 : *Murciella cuvillieri*. 1-14 : Population XGP110. 1-8 : Sections axiales centrées de tests A (voir une partie de 4, renseignée sur Fig. 2.3). Noter le flexostyle en 1 et 3 ainsi que le cloisonnement précoce clairement discernable en 1, 4 et 6. 9-10 : Sections équatoriales centrées de tests A (voir aussi Fig. 2.4, renseignée); noter la structure confluyente probable dans les loges des PRU. 11 : Section transverse de PRU cylindrique. 12-14 : Sections subcentrées de tests B (13 comporte l'amorce d'une partie finale flabelliforme non figurée ici ; voir Figure 16, en haut à gauche du groupe de sections XGP110). 15-25 : Population XGP330. 15-17 : Sections axiales centrées de tests A ; noter le flexostyle en 17 (voir aussi 20) et le cloisonnement précoce généralisé. 18-19 : Sections transverses de PRU ovales. 20-23 : Sections équatoriales centrées de tests A ; les dernières loges de 22 témoignent de la structure confluyente. 24 : Section équatoriale centrée de test B organisée autour d'un peloton de très petites loges ; l'holotype de l'espèce (Fig. 5.17), dont la section est très comparable, devient ainsi interprétable comme appartenant à cette génération. 25 : Section axiale centrée de test B. Échelles graphiques : 1 mm.

Murciella cuvillieri
Population XGP330
 (Fig. 6.15-25)

Localisation, conditions de gisement. L'échantillon provient du même gisement que XGP110. La population est représentée par plus de 100 sections, dont 32 centrées, réparties en 10 lames minces. Le calcaire est de type packstone à débris de rudistes, *Cuneolina* sp. et *Miliolites*. On n'y observe pas de *Cuvillierinella*.

Morphologie, enroulement.

Les tests A constituent la majorité du peuplement. Ils sont nautiloïdes, très proches d'aspect de ceux du type de l'espèce. Le proloculus de section circulaire est d'un diamètre moyen de

0,12 mm, le flexostyle étroit est d'une longueur égale à la moitié de sa circonférence. Le pas de la spire ne s'accroît fortement qu'après 3 à 4 tours, donnant naissance à une éventuelle PRU, flabelliforme pseudoévolutive ou cylindrique de quelques loges (jusqu'à 5) de section ovale ou circulaire d'un diamètre atteignant 0,56 mm. Le diamètre équatorial des tests A certains est compris entre 0,40 et 2 mm ; il est de 1,36 mm pour les 16 plus grands tests.

Les tests B sont connus par 2 sections centrées. L'une, équatoriale (Fig. 6.24), d'un diamètre de 2 mm, montre des loges initiales organisées selon le mode quinquéloculin et un stade final flabelliforme pseudoévolutive. Sa ressemblance avec l'holotype de l'espèce permet d'interpréter



ter surement celui-ci comme représentant cette génération. Une section axiale (Fig. 6.25) est compatible avec la section équatoriale.

Endosquelette. Il apparaît dès le premier tour de spire. Le bâti est comparable à celui de la population type ; les logettes secondaires de section circulaire sont selon les cas de même diamètre ou plus petites que les primaires, de section ovale à rectangulaire. L'espace préseptal est étroit et les piliers préseptaux bien formés. Les sinuosités liées à la structure confluyente sont discernables dans toutes les sections équatoriales, au moins dans les dernières loges des tests des deux générations.

Au total, cette population présente de bonnes ressemblances avec la population type, avec des tests à peine plus grands et une structure confluyente mieux exprimée.

Murciella cuvillieri
Population EFG1
(Fig. 7.1-11)

Localisation, conditions de gisement. Cette population provient d'Espagne (Pantano de Camarillos, Province de Murcie). Un lot de 18 sections centrées comprises dans 14 lames a été examiné, provenant d'un don à l'auteur d'Éric FOURCADE, qui le considérait comme un "quasi-topotype". Des *Cuvillierinella salentina* participent à l'association ; HAMAOUÏ et FOURCADE (1973) en ont donné quelques illustrations (*op. cit.*, Pl. 2, figs. 1, 3 et 9 ; Pl. 5, figs. 9-10) et elles sont décrites et figurées par FLEURY (2016, Fig. 6.19-31).

Morphologie, enroulement.

Les tests A sont nautiloïdes globuleux, jamais aplatis. Le diamètre du proloculus de section circulaire s'établit en moyenne à 0,14 mm. La spire de 2,5 à 3 tours (exceptionnellement 4) est d'un diamètre compris entre 0,58 et 1,45 mm (moyenne 0,99) ; la moyenne pour les 8 plus grandes mesures est de 1,23 mm. Des sections circulaires de PRU sont observées, mais les indices de déroulement des dernières loges sont rares.

Les tests B sont représentés par deux sections axiales subcentrées (Fig. 7.9-10) de tests involutes biombiliqués, dépourvus d'indices de déroulement. Une section équatoriale, peu distincte dans sa partie centrale montre cependant un déroulement flabelliforme.

Endosquelette. Il apparaît dès le premier tour. Le bâti semble un peu plus massif que celui du type ; les logettes présentent de faibles différenciations au sein d'un même test mais des diamètres différents d'un test à l'autre (Fig. 7.1, .3). La structure confluyente ne peut être soupçonnée que dans la section de la Figure 7.11.

Au total, cette population reste comparable à celle du type mais se distingue par un proloculus A de taille un peu plus grande et probablement une moindre tendance au déroulement final.

Murciella cuvillieri
Population FPM249
(Fig. 7.12-23)

Localisation, conditions de gisement. Cette population provient de l'Île grecque d'Astypalia (Dodécanèse). Récoltée par Phédon MARNELIS, elle fut transmise par Michel BONNEAU, sans indications précises sur le gisement. Il s'agit de deux très riches échantillons (FPM 249 et 250) constitués par un calcaire packstone à débris de rudistes et de gastéropodes, *Cuneolina* sp. et Miliolles. Des *Cuvillierinella salentina* (décrites par FLEURY, 2016, p. 212) accompagnent les *Murciella*, fréquemment recristallisée en leur centre, déjà illustrées par FLEURY (1979a, Pl. 5, figs. 16, 19, 25-26) sous le nom de *Murciella* aff. *cuvillieri*.

Morphologie, enroulement.

Les tests A, connus par environ 200 sections, également en partie recristallisés, appartiennent à une gamme comprise entre des formes globuleuses profondément creusées par l'ombilic et des formes plates présentant une tendance évolutive marquée, le proloculus affleurant sur les deux faces. Le proloculus de section circulaire est d'un diamètre de 0,15 en moyenne ; le flexostyle est indiscernable. Le pas de la spire s'accroît régulièrement jusqu'à l'amorce du déroulement final. Le déroulement des dernières loges est fréquent, formant une PRU cylindrique ou flabelliforme. Le diamètre équatorial est en moyenne de 1,24 mm pour les plus grands tests.

Les tests B sont rares, de plus grande taille que les autres. Deux bonnes sections (Fig. 7.22-23), presque centrées sont typiques de cette génération et confirment l'interprétation donnée de l'holotype de l'espèce.

Endosquelette. Il apparaît dès le premier tour, au moins dans les rares sections peu recristallisées en leur centre (Fig. 7.16). Le bâti est comparable à celui de la population type, bien que logettes primaires et secondaires soient plus ordinairement de même diamètre et que la forme rectangulaire des primaires ne soit pas toujours discernable. La structure confluyente peut-être subodorée dans beaucoup de sections mais n'est clairement exprimée que dans les dernières loges de quelques tests (Fig. 7.17-20, 22-23).

Au total, cette population se distingue essentiellement de celle du type par son proloculus de plus grande taille et une tendance un peu plus forte au déroulement final.

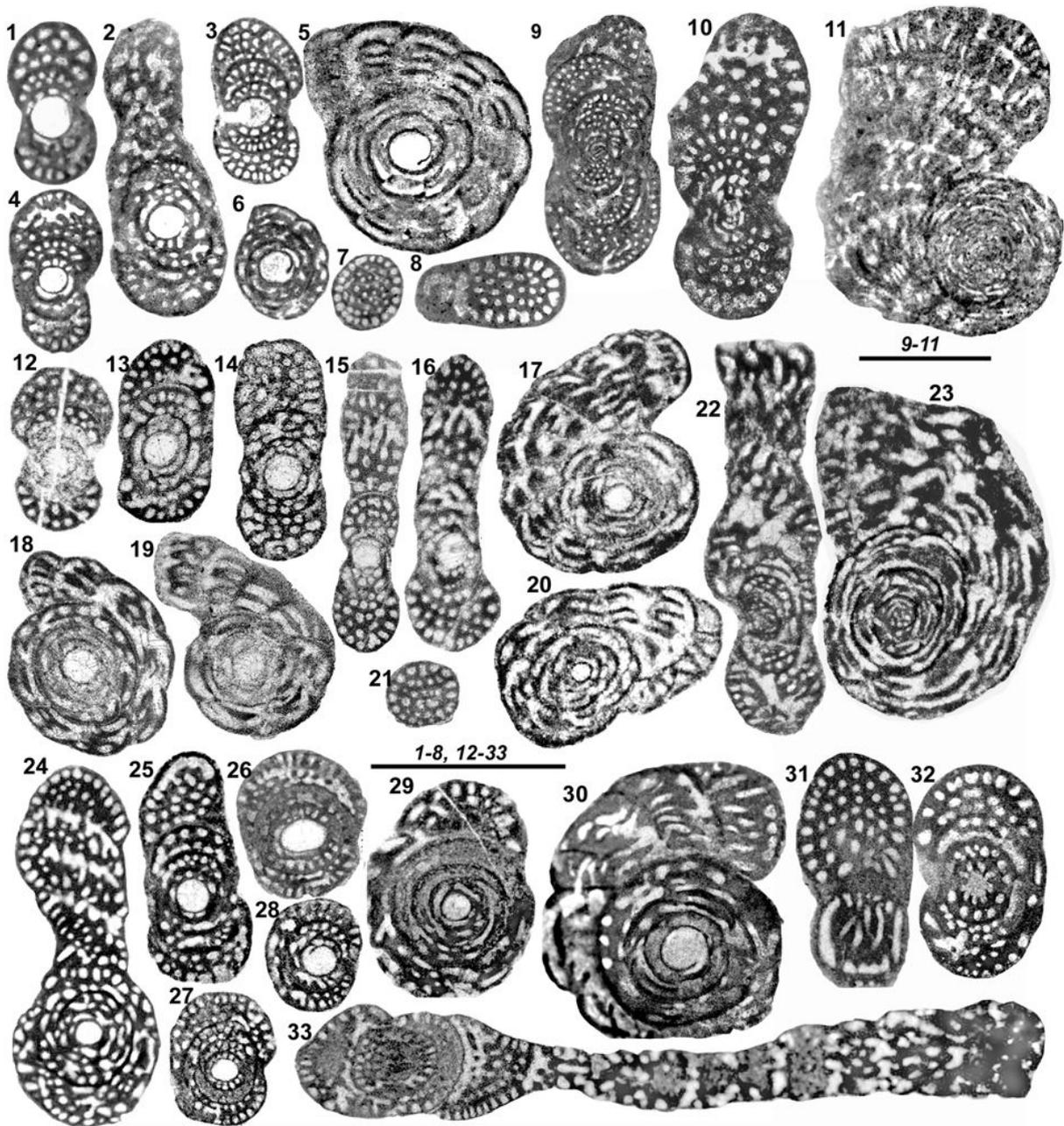


Figure 7 : *Murciella cuvillieri*. 1-11 : **Population EFG1.** 1-4 : Sections axiales centrées de tests A. Noter la différence de taille des logettes entre les sections 1 et 3, ainsi que la précocité de l'apparition du cloisonnement dans l'ensemble des tests. 5-6 : Sections équatoriales montrant le flexostyle (noter en 5 l'absence de communication directe entre logettes primaires de loges successives). 7-8 : Sections transverses de PRU cylindriques. 9-11 : Sections axiales et équatoriale subcentrées de tests B vraisemblables (10, non observée, est reproduite d'après HAMAOUI et FOURCADE, 1973, Pl. 5.2, indication de grandissement respectée). 12-23 : **Population FPM246.** 12-16 : Sections axiales centrées de tests A. Noter le cloisonnement précoce et l'homogénéité de la taille de l'ensemble des logettes. 17-20 : Sections équatoriales centrées de tests A montrant une tendance au déroulement final. 21 : Section transverse de PRU cylindrique. 22-23 : Sections axiale presque centrée et équatoriale centrée de tests B témoignant d'une tendance modérée au déroulement final. 24-33 : **Population XGP163.** 24. Section oblique centrée de test A montrant une PRU probablement flabelliforme. 25-28 : Sections axiales de tests A ; noter le flexostyle en 28 et le cloisonnement précoce généralisé. 29-30 : Sections équatoriales centrées de tests A ; les dernières loges de 30 témoignent de la structure confluyente. 31-32 : Sections décentrées de tests A probables montrant l'arrangement des logettes, toutes sensiblement de même diamètre. 33 : section fortement décentrée d'un test comportant une grande PRU flabelliforme, interprétable comme de génération B. Échelles graphiques : 1 mm.



Murciella cuvillieri
Population XGP163
(Fig. 7.24-33)

Localisation, conditions de gisement. La population provient du même gisement que celui des échantillons XGP110 et 330. Elle se trouve dans un lot de 9 lames ; il s'agit d'un calcaire packstone à débris de rudistes et rares Miliolites. Les *Murciella* n'y sont accompagnées par aucun représentant du genre *Cuvillierinella*.

Morphologie, enroulement.

Les tests A sont connus par une cinquantaine de sections, dont une trentaine centrées. Ils sont globuleux, creusés d'un ombilic peu profond. Le proloculus de section circulaire à ovale est d'un diamètre moyen de 0,16 mm. Le flexostyle étroit et apparemment court est suivi d'une spire de 3 à 4 tours dont le pas croît régulièrement jusqu'à l'amorce de la courte partie finale déroulée dont témoigne une dizaine de sections. Les plus grands tests ont un diamètre moyen de 1,29 mm. Un seul grand test présentant 4 loges déroulées atteint un diamètre proche de 2 mm (Fig. 7.24).

Les tests B ne sont vraisemblablement représentés que par une seule section décentrée constitué d'un petit stade involute contrastant avec un grand stade final flabelliforme (Fig. 7.33).

Endosquelette. Le bâti est d'épaisseur moyenne. Les logettes, toutes de section subcirculaire, sont sensiblement équidimensionnelles. La structure confluyente n'est jamais bien caractérisée, bien que quelques indices en existent (Fig. 7.30).

Au total, cette population dont les diamètres de tests entrent dans la norme des précédentes ne semble se distinguer que par la relative grande taille de son proloculus. De telles tailles se trouvent chez des espèces du genre *Sigalveolina* n. gen, qui marquent leur différence par des tests un peu plus grands bien qu'à peine déroulés et surtout l'acquisition d'une structure confluyente beaucoup mieux réalisée. La génération B, très imparfaitement connue, constituerait le seul indice d'une certaine individualité de cette population.

En résumé, les populations rapportées à *M. cuvillieri* participent à un ensemble cohérent, bien que chacune d'entre elles présente une ou plusieurs particularités. La taille du proloculus A se révèle variable, mais dans une gamme homogène sans discontinuité ; les tests A peuvent apparaître plus ou moins globuleux ou aplatis dans une population que dans les autres mais il existe également des variations dans chacune des populations ; le bâti de l'une des populations est plus fin que celui des autres, mais des variations existent au sein même de plusieurs populations. Les tests B sont apparemment homogènes, ca-

ractérisés par un faible déroulement flabelliforme, à une exception près. Finalement, c'est "l'air de famille" qui l'emporte : ces populations, malgré leurs différences de détail, forment un ensemble bien différencié de tous les autres, comme il apparaît sur les Figures 15- 16.

Par rapport à *C. salentina*, en ce qui concerne la génération A, l'abandon de l'enroulement streptospiralé juvénile, l'apparition toujours précoce du cloisonnement et la maille endosquelettique plus fine constituent les seules différences notables. Le déroulement plus modeste des tests B est sensible mais n'est pas nécessairement distinctif. En somme, *Murciella* constitue un avatar de *Cuvillierinella*, plus "avancé" dans ses stades juvéniles, mais peut-être plus "conservateur" dans ses stades adultes de génération B.

Toutes ces populations sont en principe du même âge, c'est-à-dire participent à la zone CsB6a. Cette attribution est peu douteuse lorsqu'elles sont associées à des *C. salentina*, mais cet âge n'est admissible pour les populations constituées d'une seule de ces deux espèces qu'en raison de l'absence des taxons propres à la zone CsB6b. Inversement, on doit prendre en considération qu'aucune des nombreuses localités où l'association des taxons de la zone CsB6b a été observée n'a livré des *M. gr. cuvillieri*.

Sur quelques mentions de *Murciella gr. cuvillieri* dans la région méditerranéenne.

Une brève revue des mentions de la littérature permettra de compléter le tableau précédent, bien que les comparaisons précises ne soient généralement pas possibles, en l'absence d'étude exhaustive et de données statistiques.

- CHRISTODOULOU (1967) a figuré une population provenant de l'île d'Astypalia. Les tests déroulés y sont nombreux, mais le grandissement trop faible (x8,5) des photographies ne permet pas d'identification. Il s'agit d'une population clairement différente de celle de même provenance décrite ci-dessus (FPM249) ; il ne peut être exclu qu'elle soit à rapprocher de *Sigalveolina reicheli* n. gen., n. sp.
- DECROUEZ & RADOIČIĆ (1977) ont figuré 3 sections attribuées à "*Raadshoovenia*" *cuvillieri*, comprises dans des couches témoignant de tendances émerives du Sénonien de Serbie occidentale. Leur morphologie comme la claire indication de la structure confluyente permettent d'attribuer ces sections à *Sigalveolina ovoidea*. Il s'agirait de la seule mention de cette espèce en dehors des plates-formes périadiatiques.
- LUPERTO SINNI & RICCHETTI (1978) décrivent une succession connue par forage en Italie du sud, où "*Raadshoovenia*" *salentina* et *Murciella cuvillieri* apparaissent ensemble, au-dessus d'une passée à *Orbitoides tissoti* et *O. media*. Les tests de ces 2 espèces, en partie



écrasées, sont figurés dans un état de conservation très médiocre mais paraissent correctement identifiées.

- FLEURY (1979a) a publié les photos de 2 groupes de sections rapportées à *M. gr. cuvillieri*, appartenant à des populations peu fournies et jamais retrouvées en d'autres gisements. L'une ("*Murciella* n. sp. 1", Pl. 2.21-24) provenant du Péloponnèse central (GDD, Fig. 1) présente un bâti épais, un enroulement juvénile mixte et un déroulement marqué constituant un cas particulier du type *Cuvillierinella*. L'autre ("*Murciella* n. sp. 2", Pl. 2.16-19) a été figurée de nouveau sous le nom de *Cuvillierinella* sp. 2 in FLEURY, 2016 (Fig. 8.10-13) ; son intérêt particulier consiste en ce qu'elle accompagne *Pseudochubbina philippsoni* (FLEURY, 1977) sur la coupe du Klokoča et se trouve être le plus ancien Rhapydioninidae qui s'y présente.
- GUŠIĆ & JELASKA (1990) ont publié (*op. cit.*, Pl. 19, fig. 1), une bonne section déroulée de *Murciella cuvillieri* typique provenant de l'île Dalmate de Brač (Croatie).
- PARENTE (1994, Pl. 1.4) a figuré, en provenance de la pointe méridionale de la péninsule Salento (Italie du sud), une section décentrée à importante PRU attribuée à *M. cuvillieri* dont la maille endosquelettique large pourrait appartenir à une *Cuvillierinella* ; une section typique de *C. salentina* est par ailleurs figurée dans le même travail (Pl. 1.3).
- VELIĆ (2007) a figuré quelques bonnes sections de *M. cuvillieri* (*op. cit.*, Fig. 25.5-10), non douteuses bien qu'en partie écrasées, provenant de Makarska, sur le littoral croate, proche de Brač.
- VICEDO *et al.* (2009) ont donné des figurations d'une population présentée comme topotypique, uniquement constituée de tests A très compatibles avec la population type. Son originalité est de révéler des espaces préseptaux équipés de très nombreux piliers ; la structure confluyente y est très discrète. Les tests B ne sont pas observés et les dimensions de proloculus ne sont pas données.

En conclusion, le genre *Murciella* constitue une entité relativement homogène, bien représentée dans l'ensemble du domaine méditerranéen. Son association à *C. salentina* en quelques localités confirme que ces deux taxons caractérisent une même zone (CsB6a), à laquelle les espèces propres à la zone suivante (CsB6b) ne participent pas.

Genre *Sigalveolina* n. gen.

Espèce-type : "*Murciella*" *renzi* FLEURY, 1979a.

Diagnose. Genre de la sous-famille Cuvillierinellinae, dimorphique (ou éventuellement trimorphique) : tests A entièrement planispiralés involutes suivi d'une PRU flabelliforme à cylindrique exceptionnelle ou éventuellement tardive ; tests B presque entièrement involutes de grande taille. Endosquelette de type confluent précoce et clairement exprimé. Diffère de *Murciella*, son prédécesseur dans le temps, par des tests A plus grands à taille de proloculus égal, ses tests des 2 générations non déroulés ou très tardivement déroulés et sa structure confluyente achevée. Diffère de tous les autres genres par la perfection de sa structure confluyente, et particulièrement de son contemporain *Cyclopseudedomia* par sa faible capacité de déroulement. Quatre espèces sont distinguées, apparemment toutes de même âge (zone CsB6b), limitées aux alentours de la mer Adriatique.

Origine du nom. Préfixe en hommage à Jacques SIGAL, auteur, parmi bien d'autres travaux portant principalement sur les foraminifères planctoniques, d'un ouvrage longtemps compulsé de synthèse sur les foraminifères (1952), d'une proposition hétérodoxe de règles de nomenclature propres aux foraminifères (1966) et d'un travail de mémoire sur les micropaléontologues français de la première moitié du vingtième siècle (1989). Le suffixe rappelle l'appartenance du nouveau genre à la super-famille des Alveolinacea.

Sigalveolina renzi (FLEURY, 1979a) (Figs. 3.5, 8.1-14)

Diagnose. Espèce type du genre *Sigalveolina* caractérisée essentiellement par ses tests A dotés d'un indice d'aplatissement élevé, non ombiliqués et d'un enroulement lâche associé à une très faible tendance au déroulement terminal. Tests B totalement involutes en forme de double massue en section axiale. Bâti frêle et endosquelette à maille équidimensionnelle fine dont les logettes secondaires participent à une structure confluyente parfaite ; espace préseptal très étroit meublé de nombreux piliers. Distincte de *M. gr. cuvillieri* par son endosquelette, le grand diamètre et la faible capacité de déroulement de ses tests A ainsi que par ses tests B involutes ; distincte des autres espèces rapportées au même genre par ses tests A plats (Indice d'aplatissement de 3 à 5) et par la finesse de sa maille endosquelettique.

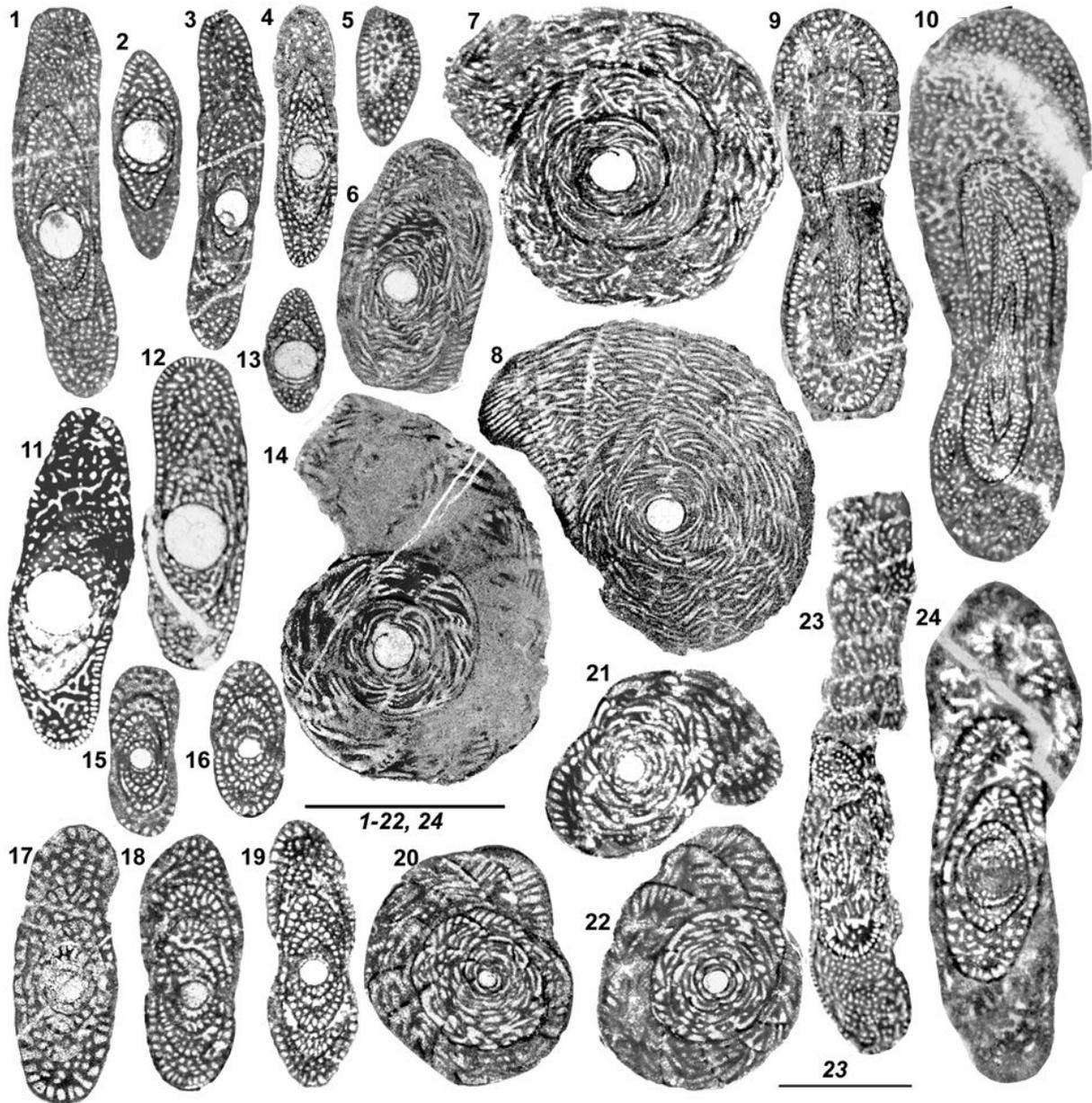


Figure 8 : *Sigalveolina renzi* et *S. methonensis*. 1-14 : *Sigalveolina renzi* et populations affines. 1-4, 11-13 : Sections axiales centrées de tests A ; noter la périphérie aigüe des tours internes et la précocité du cloisonnement ; la section 11 montre une rotation régulière de l'axe d'enroulement. 5 : Section transverse d'une dernière loge (ou d'une PRU) montrant de nombreux piliers préseptaux. 6 : Section oblique centrée. 7-8 et 14 : Sections équatoriales centrées de tests A ; noter l'étrécissement de l'espace préseptal, occupé par de nombreux piliers et la finesse du bâti, mettant en évidence la structure confluyente dès les tours internes (7 : holotype). 9-10 : Sections axiales subcentrées de tests attribués à la génération B ; noter la périphérie aigüe des tours internes. (1-10 : GGB184, population type ; 11-12 : I250 ; 13-14 : XGP304). 15-23 : *Sigalveolina methonensis*. 15-19 : Sections axiales centrées de tests A ; noter la petite taille des proloculus, le bâti plus épais et les logettes de diamètre plus grand que chez *S. renzi*. 20-22 : Sections équatoriales centrées de tests A (22 : holotype). 23-24 : Sections axiales de tests B vraisemblables ; noter la périphérie arrondie des tours internes. Toutes : GGB184, population type. Échelles graphiques : 1 mm.

NB. Les sections 7 et 22 sont données à plus fort grandissement par FLEURY & FOURCADE, 1987, Figs. 12-13.

Localisation, conditions de gisement. La population type est située par FLEURY (1979a) et plus précisément 1980 (Fig. 36, gisement FB), dans l'île de Skhiza, à la pointe sud-ouest du Péloponnèse. Sur une centaine au total, les lames

minces de l'échantillon GGB184 ayant fourni le matériel type sont déposées auprès de l'Université de Lyon, sous les n° FSL147 801 à 831. Il s'agit d'un calcaire biomicrite wackestone-packstone, renfermant également de rares Miliolites, *Cu-*



neolina sp., *Rhapydionina fourcadei* FLEURY, 2014, *Metacuvillierinella decastrói* FLEURY, 2016 (il s'agit de la localité type de ces deux espèces) et *Fleuryana adriatica*. L'espèce est connue en une dizaine d'autres localités de Grèce ; elle est signalée en Croatie, très douteuse dans la figuration de GUŠIĆ et JELASKA (1990, Pl. XIX : il s'agirait plutôt de *M. cuvillieri*) et non figurée, par VELIĆ (2007).

Morphologie des tests, enroulement.

Tests A. Ces tests sont toujours largement majoritaires. Il s'agit de tests plats, involutes, pratiquement dépourvus d'ombilic, à périphérie aigüe dans les premiers tours, plus arrondie, presque carrée dans les derniers. Le proloculus de section circulaire est d'un diamètre moyen de 0,16 mm chez la riche population type; le flexostyle est étroit et court. L'enroulement strictement planispiralé est lâche, le pas de la spire s'accroît régulièrement sans que rien ne laisse supposer une tendance au déroulement final. La taille moyenne des tests avoisine 1,70 mm (50% des tests, les plus grands).

Tests B. Aucune section exactement centrée n'est connue. Les seules sections interprétables comme appartenant à cette génération montrent des tests plus grands que les tests A (jusqu'à 3 mm de diamètre) dont la périphérie des premiers tours est aigüe et celle des derniers, très enveloppants, arrondie.

Endosquelette. La principale caractéristique de cette espèce est constituée par la finesse de sa maille endosquelettique, jamais approchée au sein des Rhapydioninidae, sinon par quelques représentants du genre *Pseudedomia*. Logettes primaires et secondaires sont d'une même finesse et ne se distinguent que par leur orientation. Les primaires restent parallèles à l'enroulement de la spire, alors que les secondaires, adoptent très précocement les obliquités et les interpénétrations caractéristiques de la structure confluyente. La confusion est extrême dans les dernières loges des 2 générations, avec l'agrandissement du diamètre des logettes secondaires. L'espace préseptal est très étroit, encombré de nombreux piliers, devenant presque indiscernable dans les sections axiales.

Au total, cette espèce est très originale, tant pour sa morphologie d'ensemble que pour la finesse de sa maille endosquelettique et l'absence de déroulement dans les 2 générations.

Variations autour du type : plusieurs populations plus ou moins proches du type par leur endosquelette ont été observées.

- La population XGP304 (Fig. 8.13-14), provenant du massif du Gavrovo fut récoltée dans un ensemble bréchrhique d'âge vraisemblablement paléocène (MAVRIKAS, 1993, coupe Pirgi 1, p. 83) ; l'échantillon correspond à un cal-

caire packstone-grainstone à fenestrae, cimentation diagénétique et sédiments internes, à débris de rudistes, *Cuneolina* sp., Miliolae, *Rhapydionina dercourti* FLEURY, 2014, *R. fleuryi* VICEDO & CAUS, 2011 (voir *R. "bulbiformis"* in FLEURY, 2014, Fig. 10 pour l'ensemble des caractéristiques de cette espèce) et *Cyclopseudedomia smouti* A et B (voir Fig. 11.2-3). Un lot de 30 lames minces ne montre que 7 sections centrées, dont le proloculus mesure en moyenne 0,21 ($\pm 0,03$ mm) pour un diamètre équatorial de 1,90 mm, marquant des différences avec le type, soulignées par un début de déroulement (Fig. 8.14).

- La population I250 (Fig. 8.11-12) provient de la région italienne située au sud-ouest de Gioia del Colle, aux abords d'un puits proche du bord de la route conduisant de Laterza à Santeramo, à mi-distance des lieux dits Mass. Di Santo et Sabbettoli (Fig. 1, localité A). Il s'agit de calcaires packstone-grainstone renfermant des débris de rudistes et gastéropodes, *Cuneolina* sp., des Miliolae, *Fanrhapydionina* aff. *flabelliformis* in FLEURY, 2014 et *Metacuvillierinella decastrói*. Un lot de 33 lames minces fournit 19 sections centrées ; le diamètre du proloculus est nettement plus grand que celui du type ($0,23 \pm 0,03$ mm), alors que le diamètre équatorial des tests en reste peu différent ($1,80 \pm 0,20$ mm). C'est la seule population de cette espèce dans laquelle une rotation de l'axe d'enroulement ("Slow axial rotation" in FLEURY, 2016, p. 201) ait été observée (Fig. 8.11).
- La population GKL414 (FLEURY, 1979a, Pl. 1, figs. 6, 9, 13-14, 16 ; ici Fig. 3.6), connue par seulement 8 sections centrées dans un lot de 80 lames a été attribuée par erreur à l'espèce lors de sa création. Son endosquelette présente les mêmes caractéristiques, son proloculus est du même ordre de grandeur ($0,14 \pm 0,03$ mm) mais une nette tendance au déroulement relativement précoce ne semble pas compatible avec le type.
- Une unique grande section plate, dotée d'un endosquelette à maille fine, de tours internes très aigus évoquant *M. renzi* et un enroulement de type pseudoévolutive ou advolute très original été figurée sous le nom de "*Murciella* n. sp. aff. *renzi*" (in FLEURY, 1979a, Pl. 3, fig. 12 ; section reproduite ici sur la Fig. 16, flanquée d'un point d'interrogation, à droite du groupe de dessins représentant *S. renzi*) ; cette section provient d'une population (GGB155) dans laquelle l'espèce, très mal représentée, accompagne *C. smouti*, *Rhapydionina dercourti* et *Metacuvillierinella decastrói*. Cette section, avec celles qui sont évoquées dans les remarques précédentes, ouvre d'intéressantes perspectives sur les variations



susceptibles d'affecter cette espèce et ses proches.

Les quatre cas particuliers décrits ci-dessus ne sont pas assez bien documentés pour donner lieu à de longues considérations mais montrent que la connaissance de formes diverses apparemment proches de *S. renzi* est loin d'être achevée et se trouve hors de portée du présent travail. De telles variations évoquent un complexe dont on doute qu'il puisse être démêlé aisément dans les affleurements de Grèce.

Sigalveolina methonensis
(FLEURY, 1979a)
(Fig. 8.15-23)

Diagnose. Espèce du genre *Sigalveolina* à proloculus A de petite taille, enroulement très serré et capacité de déroulement nulle. Tests B vraisemblables de grande taille, involutes avec partie terminale déroulée. Bâti et endosquelette relativement épais n'entravant pas le développement d'une structure confluyente précoce et parfaite. Distincte de *M. gr. cuvillieri* par son diamètre équatorial un peu plus grand, l'absence de déroulement chez les tests A et par sa structure confluyente bien développée ; se distingue des autres espèces du genre *Sigalveolina* n. gen. par le proloculus de faible taille et la spire serrée de ses tests A mais ressemble aux tests de même génération non déroulés de *S. reicheli*.

Cette espèce n'a pas été retrouvée depuis sa création ce qui, joint au fait qu'elle accompagne *S. renzi* dans son gisement type, pourrait la rendre suspecte de n'être qu'un variant extrême de sa compagne ; on note cependant que rien n'indique sa présence dans les autres populations de *S. renzi*. Son matériel type est déposé auprès de l'Université de Lyon sous les n° FSL147803 à 806, 810 à 817, 819-820 et 823.

Localisation, conditions de gisement. Son gisement type (et unique) est le même que celui du type de *S. renzi*.

Morphologie des tests, enroulement.

Tests A. Le proloculus de section circulaire (0,13 mm de diamètre) est plus petit que chez *S. renzi* et dans la moyenne des *M. gr. cuvillieri* ; le flexostyle est à peine discernable. Les tests sont relativement plats, faiblement biombiliqués dans les sections parfaitement axiales. Ils sont planispiralés à l'ordinaire, mais une section montre (FLEURY, 1979a, Pl. 2.10) un aspect déjà observé chez *S. renzi* (Fig. 8.2) évoquant un type d'enroulement propre à d'autres taxons de la sous-famille ("Slow axial rotation", FLEURY, 2016, p. 201). Le diamètre équatorial est sensiblement plus petit que celui de *S. renzi* et se situe au niveau des plus grandes *Murciella gr. cuvillieri* (1,35 mm en moyenne). Aucune section ne témoigne d'un déroulement.

Tests B. Comme chez *S. renzi*, on ne connaît pas de sections centrées. Une grande section, sub-centrée (Fig. 8.24) est distincte de celles qui sont attribuées à *S. renzi* par les tours internes de contour arrondi. Une autre (Fig. 8.23) montre une partie terminale de type évolutive ou pseudo-évolutive très tardive ; elle est fortement décentrée, mais ce qu'on y distingue, des tours à contour arrondi et des logettes de diamètre important, la rend compatible avec la précédente.

Endosquelette. La maille endosquelettique est plus large que celle de *M. renzi*, en particulier en raison du diamètre plus important des logettes primaires. La structure confluyente apparaît très précocement dans toutes les sections équatoriales. Comme chez *S. renzi*, la structure devient plus lâche et plus confuse dans les dernières loges des tests B.

Au total, malgré les doutes issus de sa coexistence avec *S. renzi*, l'espèce en paraît indépendante en raison de la taille du proloculus A et sa spire serrée. Si ses mensurations semblent la rapprocher de *M. gr. cuvillieri*, sa structure confluyente bien exprimée et son refus du déroulement l'en éloignent clairement. Des petits tests de *S. reicheli* n. sp. pourraient ressembler à cette espèce mais, dans l'ensemble, ils sont de plus grande taille, présentent une spire plus lâche et surtout sont plus sensibles au déroulement.

***Sigalveolina ovoidea* (FLEURY, 1979a)**
(Figs. 3.10, 9.1-20)

Diagnose. Espèce du genre *Sigalveolina* caractérisée par son faible indice d'aplatissement et sa faible capacité de déroulement chez les tests A (dont certains, à petit proloculus, restent totalement involutes malgré leur grande taille). Bâti et endosquelette relativement épais, structure confluyente parfaitement réalisée. Tests B présentant un déroulement tardif de type flabelliforme. Distincte de *M. gr. cuvillieri* par son endosquelette et des autres espèces du genre *Sigalveolina* par le volume ovoïde de ses tests A.

Cette espèce, alors rapportée au genre *Murciella*, fut décrite à partir d'une seule population provenant du Péloponnèse central (FLEURY, 1979a, Pl. 5, figs. 1-15). Son matériel type est déposé auprès de l'Université de Lyon sous les n° FSL 147846 à 853. L'espèce était principalement caractérisée par son enroulement strictement involute et son volume ovoïde. On y distinguait 2 types de tests :

- des tests à gros embryon, d'un diamètre équatorial de moins de 1 mm pour 2 à 4 tours de spire, pour un proloculus de 0,18 mm en moyenne ;
- des tests à petits embryon de diamètre équatorial compris entre 1 et 2 mm pour un nombre double de tours de spire et un proloculus de 0,11 mm en moyenne.



Localisation, conditions de gisement.

Outre le matériel type, on dispose de nouvelles populations (XGP301, 302 et 471), en provenance du massif du Gavrovo, découvertes par MAVRIKAS (1993, p. 81) dans un ensemble bréchique ayant par ailleurs livré plusieurs populations de *S. renzi* et *C. klokovaensis*. L'espèce se trouve dans 2 types de faciès. Ses représentants sont peu nombreux et dispersés dans une biomicrite wackestone (XGP301 et 471) à oogones de charophytes, gastéropodes (dissouts et emplis de silts vadoses), ostracodes, "*Discorbis*", *Cuneolina* sp., quinquéloculines banales rares, *Rhapydionina* gr. *dercourtii* et *Pseudonummoloculina* aff. *Kalantarii* SCHLAGINTWEIT & RASHIDI 2016 (Fig. 9.22-25), espèce observée exclusivement en compagnie de *S. ovoidea*. On les trouve par ailleurs très abondants dans une biomicrite packstone (XGP302) à rares oogones de charophytes, débris de gastéropodes et rudistes, rares *Cuneolina* sp., quinquéloculines banales et *F. adriatica*.

Morphologie des tests, enroulement.

Tests A. Les tests sont de volume général ovoïde, à périphérie plus ou moins arrondie ou anguleuse, apparaissant profondément biombiliqués en section strictement axiale. La plupart d'entre eux sont involutes, mais au moins deux grands types doivent être distingués :

- Les tests correspondant aux plus grands proloculus sont dans l'ensemble strictement involutes, mais quelques rares spécimens montrent une tendance au déroulement final (Fig. 9.7, .14-15). Aucune section circulaire n'est connue dans les riches populations examinées, ce qui conduit à supposer que les PRU (observées uniquement dans des tests coupés axialement), sont toujours de type flabelliforme, probablement pseudoévolutive. Le proloculus de ces tests est d'un diamètre moyen de 0,16 mm pour des diamètres équatoriaux de l'ordre de 1,50 mm pour 50% de l'effectif choisi parmi les plus grands, ce qui correspond sensiblement aux données de la population type.
- Les tests correspondant aux plus petits proloculus, plus rares, se rangent en deux groupes. Les uns, très rares, restent totalement involutes et atteignent de grandes tailles en multipliant les tours de spire (Fig. 9.6, .10). Les autres, plus abondants, mais rarement coupés en leur centre, présentent de grands tests apparemment entièrement planispiralés, développant de grands PRU flabelliformes de type pseudoévolutive (Fig. 9.17-19) ; ils pourraient représenter une éventuelle seconde génération A. Ils ne sont pas pris en compte dans les statistiques.

Tests B. Une seule section faiblement décentrée (Fig. 9.20) est susceptible de représenter cette génération. Elle ressemble à celles qui ont été attribuées à *S. renzi*, en ce qu'elle est strictement involute, de grande taille, mais les tours internes présentent une périphérie arrondie rapplant les tests A.

Endosquelette. Le bâti est relativement épais, comparable à celui de *S. methonensis* ou de certaines *M. gr. cuvillieri*. Ordinairement, le diamètre des primaires est supérieur à celui des secondaires, mais il existe des exemples dans lesquels les deux ensembles partagent le même diamètre (Fig. 9.1). Ce diamètre augmente dans les dernières loges des grands tests. La structure confluyente est souvent masquée dans les premiers tours de spire en raison de l'enroulement très serré, en particulier dans les sections équatoriales. Cette structure est cependant très clairement exprimée dans les dernières loges de tous les grands tests.

Au total, cette espèce est bien distincte des précédentes par sa morphologie d'ensemble et en particulier son indice d'aplatissement, bien que la plupart des données statistiques ne soient pas très éloignées de celles de *S. methonensis* (Fig. 15). Sa plus grande particularité est constituée par la coexistence de 2 sortes de tests de type A qui pourraient être interprétée comme la conséquence d'un trimorphisme, pour autant que la génération B soit correctement identifiée.

Nota : Sur la présence de *Pseudonummoloculina* aff. *kalantarii* SCHLAGINTWEIT & RASHIDI, 2016 (Fig. 9.21-24), dans deux échantillons renfermant *S. ovoidea* du massif du Gavrovo. On observe 16 sections sur un lot de 30 lames de l'échantillon XGP301 et une quinzaine sur un lot de 18 lames de l'échantillon XGP471 (récolté en éboulis). Il s'agit de tests massifs de type miliolin à paroi épaisse, ovoïdes, biombiliqués, à tours de spire serrés, comme chez la plupart des Alveolinidae. Les ouvertures semblent disposées en deux rangées (Fig. 9.24, au sud-ouest du centre de la section). Des protubérances visibles dans les sections axiales de plusieurs loges, triangulaires en section, indiquent l'existence d'un cloisonnement rudimentaire ; celui-ci est fréquent dans la partie des loges proche du tour précédent ; la section Figure 9.24 (dernier tour, à l'ouest du centre) montre cependant que ce cloisonnement peut exister au "toit" de la loge (partie proche du tour suivant). Un dimorphisme de génération est clairement exprimé par des tests A à proloculus sphérique suivi de loges streptospiralées et des tests B à partie juvénile de type quinquéloculin passant à un stade final planispiralé. L'intérêt de cet organisme est souligné dans la conclusion.

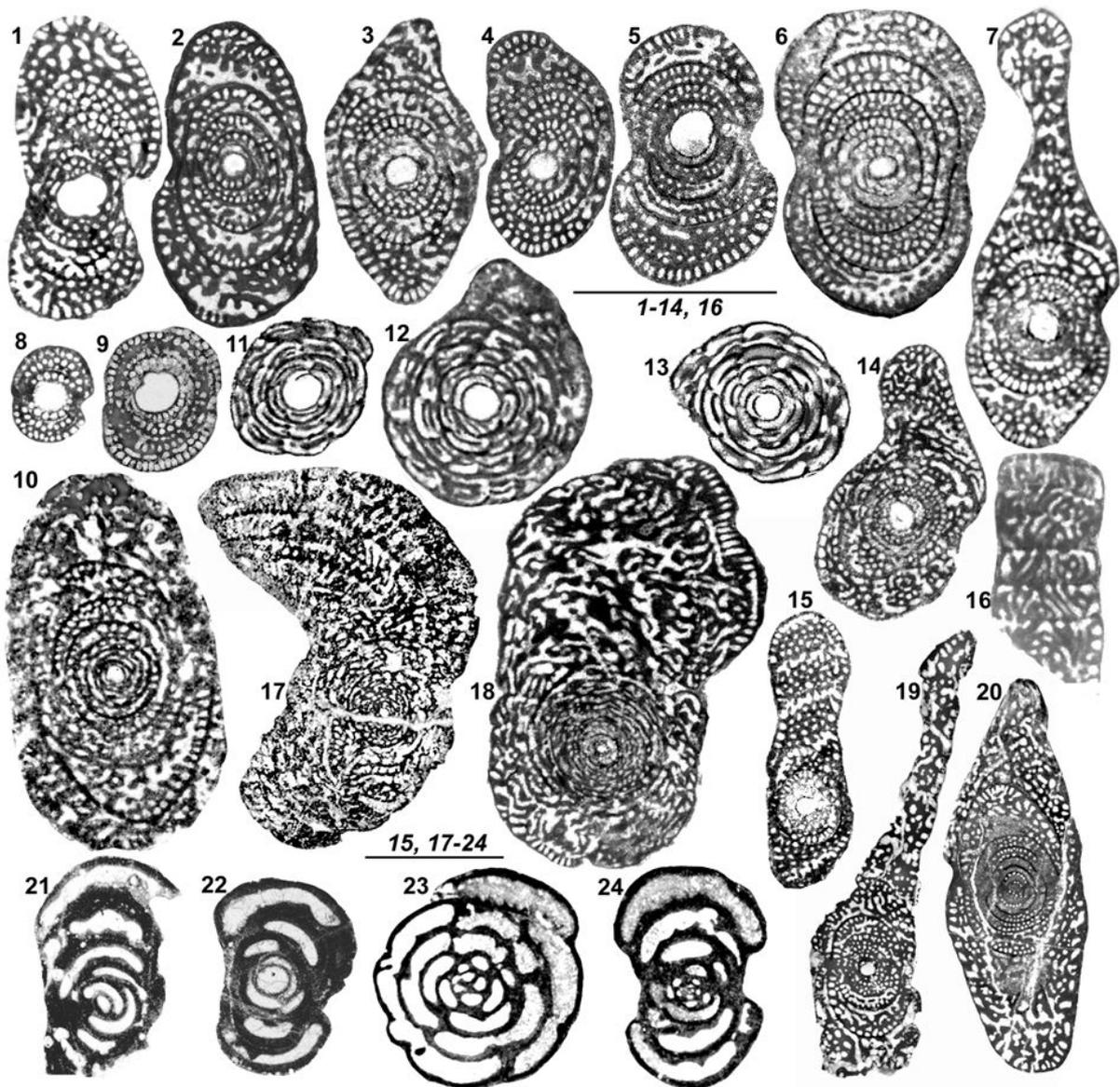


Figure 9 : 1-20 : *Sigalveolina ovoidea*. 1-10, 14-15 : Sections axiales centrées de tests A illustrant la variété des morphologies ; noter le cloisonnement précoce dans tous les cas ; le flexostyle est discernable en 1, 3 et 9 (voir aussi 11) ; la structure confluyente n'est discernable que par la confusion apparente de l'arrangement des logettes (voir une section des tours internes, Fig. 3.10) ; 6 et 10 se distinguent par leurs petits proloculus et leurs tests de grande taille, entièrement involutes ; 7 et 14 présentent une partie finale déroulée. 11-13 : Sections équatoriales centrées ; noter que les logettes primaires de loges successives ne communiquent jamais directement (11 : holotype). 16 : Partie de PRU trahissant la structure confluyente. 17-19 : Sections centrées de grands tests à petit proloculus et grande PRU flabelliforme, éventuellement représentatifs d'une seconde génération A. 20 : Section équatoriale subcentrée d'un grand test entièrement involute attribuable à la génération B ; ressemblant à la même génération de *M. renzi*, la section s'en distingue par l'aspect des tours internes, parfaitement arrondis ici. 21-24 : *Pseudonummoloculina* aff. *kalantarii* ; tests A (21-22) et B (23-24). Échelles graphiques : 1 mm. Sections 1-10, 12-15 et 17-20, 23-24 : XGP301-302 ; 11 et 16 : GDD8 (FLEURY, 1979a). Sections 21-22 : XGP471.

***Sigalveolina reicheli* n. sp.**
(Fig. 10.1-20)

Diagnose. Espèce du genre *Sigalveolina* à proloculus de taille médiocre associé à une tardive capacité à développer une grande PRU cylindrique ou flabelliforme chez les tests A. Structure confluyente bien réalisée pour un bâti et un endo-

squelette relativement épais. Tests B mal connus, apparemment non déroulés, comme ceux des autres espèces du même genre. Distincte de *M. gr. cuvillieri* par sa structure confluyente bien caractérisée pour des proloculus de même taille et des autres espèces du même genre par la grande différence de taille entre la partie involute et celle des tests déroulés ; ses plus petits tests miment



ceux de *S. methonensis*, indiquant ainsi une vraisemblable étroite parenté de ces deux espèces.

Origine du nom. En hommage à Manfred REICHEL, "père spirituel" des artisans de l'étude des Alveolinacea, dont l'ouvrage de 1964 demeure un modèle inégalé de précise concision. On lui doit quelques mots sur les "*Cosinella*" de Ch. SCHLUMBERGER dont il observa une partie du matériel et chez lequel il reconnut un "dernier tour de *Penetroplis*" (REICHEL, 1937, p. 136).

Matériel type. Plus d'une centaine de sections observées dans 75 lames minces numérotées YUA1. L'holotype (Fig. 10.19) est compris dans une lame portant le numéro de fabrication 9545, déposé auprès de l'Université des Sciences et Techniques de Lille sous le numéro 3150. Il correspond à la section équatoriale d'un test de génération A à proloculus de taille moyenne (0,16 mm de diamètre) de section circulaire et grande PRU flabelliforme. Le diamètre maximum du test est de 2,65 mm. Il est accompagné des sections provenant du même échantillon apparaissant sur la Figure 10.1-4, . 6-8, . 10-11, . 13-19, comprises dans les lames portant les numéros USTL3130 à 53 (comprenant également des sections de *Cyclopseudodomia mavrikasi* n. sp.). Le reste du matériel sera déposé avec l'ensemble de la collection de l'auteur, dans les mêmes lieux.

BIGNOT (1972) a figuré sous le nom de "*Raadshoovenia cuvillieri*" plusieurs sections (*op. cit.*, Pl. 15, figs. 1-7) de son matériel GB994, qui participent clairement à l'espèce qui est décrite ici. En outre, HAMAOUÏ & FOURCADE (1973, Pl. 3, figs. 2-4 ; Pl. 5, fig. 3 ; Pl. 11, fig. 1) ont figuré sous le nom de "*Murciella cuvillieri*" le mythique matériel istriote de Ch. SCHLUMBERGER souvent cité, bien que ni décrit ni figuré, dont le Museum National d'Histoire Naturelle de Paris conserve une partie du matériel sous le nom de "*Cosinella*". Par ailleurs, VICEDO *et al.* (2009, Figs. 9.1-10 et 19) ont figuré des sections d'un organisme de même provenance et de même apparence que le matériel décrit ici, sous le nom de "*Murciella renzi*"; il ne peut s'agir de cette espèce qui présente un endosquelette de maille beaucoup plus fine et ne possède de stade déroulé qu'exceptionnel et très bref.

Localisation, conditions de gisement. L'échantillon présentant la plus riche population (YUA4) provient d'un gisement situé en Slovénie, à environ 10 km au nord/nord-est de Trieste (Fig. 1), précisément au bord de la route joignant Duvtovlje à Krepilje, au lieu où BIGNOT (1972, p. 62) situe son échantillon GB994. Les calcaires surmontent des affleurements à *K. tergestina* et les couches environnant l'échantillon renferment des traces de charbon, ainsi que des charophytes. Les listes de fossiles données sous forme synthétique par BIGNOT ne permettent pas de déduire la position de l'échantillon par rapport à *Rhapydionina*

liburnica (STACHE, 1889) citée aux environs. On observe, dans une riche biomicrite wakestone-packstone, des *Cuneolina* sp., de très nombreuses "*Bigenerina* et/ou *Bolivinopsis*" (figurées in BIGNOT, 1972, Pl. 15, figs. 8-9 ; Pl. 16, fig. 9), des Miliolles, de rares *F. adriatica* et *Cyclopseudodomia mavrikasi* n. sp., décrite plus loin. Les sections de la nouvelle espèce n'y sont pas rares (plusieurs par lame) mais souvent difficiles à interpréter en raison de leur conservation déficiente.

Morphologie des tests, enroulement.

Tests A. Sur l'ensemble de la population, le diamètre moyen du proloculus, de section souvent ovale, est de 0,145 mm ; les diamètres équatoriaux des plus grands tests (50% des mesures) s'établissent à 1,90 mm, alors que les parties involutes des tests sont limitées à 1,14 mm, ce qui traduit la forte tendance au déroulement tardif. Rappelons que ce même diamètre est celui de la moyenne des autres espèces du genre, qui n'est pas atteint par les moyennes des tailles des populations de *M. gr. cuvillieri*.

Bien qu'une limite tranchée ne puisse être définie, on peut tenter de distinguer 2 types de tests :

- Les uns, à proloculus de grande taille, ont un aspect nautiloïde évoquant la diversité des morphologies de *Murciella* gr. *cuvillieri* ; certains marquent cependant une certaine tendance au déroulement, probablement pseudoévolute.
- Les autres, peu nombreux, à proloculus petit (Fig. 10.15, .17, .20) ou moyen (Fig. 10.16, .18-19) produisent une PRU, soit de type flabelliforme pseudoévolute en général, soit cylindrique ; ce dernier cas est peu fréquent si l'on en juge par l'extrême rareté des sections circulaires ou ovales observées dans les lames (3 au total).

Tests B. Une seule section est connue (voir Fig. 16, en haut à gauche du groupe de dessins, indication du grandissement d'origine respectée), figurée par HAMAOUÏ & FOURCADE (1973, Pl. 2, figs. 2-3) en provenance du matériel de SCHLUMBERGER ; il s'agit d'un test non déroulé. On ne sait pas à quel type de test adulte appartiendrait la section de partie juvénile publiée par VICEDO *et al.* (2009, Fig. 9).

Bâti, endosquelette. Le bâti est comparable à celui des *M. gr. cuvillieri* les plus massives, comme des *S. methonensis* ou *ovoidea*, moins frêle que chez *S. renzi*. Les logettes secondaires apparaissent d'un diamètre inférieur à celui des primaires et donnent souvent l'impression d'une organisation désordonnée dans les tests coupés axialement ou dans les sections transverses de PRU. Leur organisation selon le mode de la structure confluyente est déjà discernable dans les

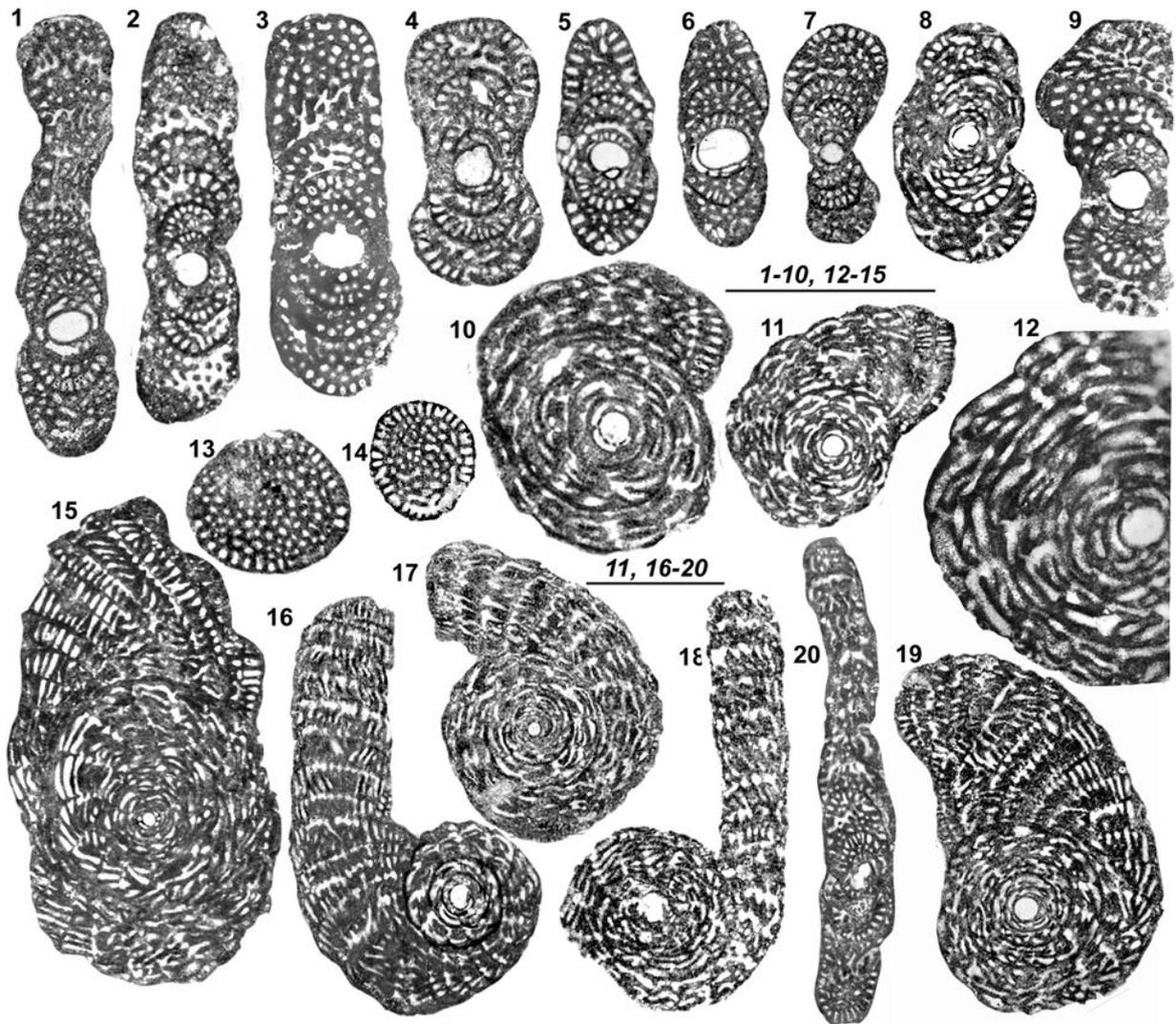


Figure 10 : *Sigalveolina reicheli* n. sp. 1-9 : Sections axiales centrées de tests A à grand proloculus ; le flexostyle est visible en 3, 4, 5 et 8 ; le cloisonnement est précoce dans tous les cas, les piliers préseptaux sont particulièrement visibles en 2 ; 1 témoigne d'une tendance au déroulement final. 10-12 : Sections équatoriales centrées de tests à grand proloculus ; la structure confluyente est à peine discernable sur 10 en raison de l'état médiocre de la conservation du test mais plus certaine sur 11 et 12. 13-14 : Sections de PRU cylindriques de tests A vraisemblables. 15-19 : Sections équatoriales de tests à proloculus petit (15 et 17) à moyen (16, 18-19) et PRU cylindriques (16-18) ou flabelliformes (15 et 19) ; la structure confluyente est clairement exprimée dans tous les cas, dès les premiers tours de spire (19 : holotype). 20 : Section axiale centrée d'un test à petit proloculus (probablement double) et PRU flabelliforme. Échelles graphiques : 1 mm.

Toutes sections : YUA4, sauf 5 (BIGNOT, 1972, Pl. 15.5) et 9 et 12 (HAMAOU & FOURCADE, 1973, Pl. 5.3 et Pl. 3.4, d'après le matériel déposé au Museum National d'Histoire Naturelle de Paris par Ch. SCHLUMBERGER et parfois évoqué sous le nom de "*Cosinella*", bien que non décrit ni figuré.

tours internes et devient évidente dans les sections équatoriales des dernières loges des grands tests. L'espace préseptal est étroit et occupé par de nombreux piliers.

Au total, l'espèce ne se démarque pas clairement de *M. gr. cuvillieri* par la morphologie de ses petits tests, ni par la taille de son proloculus mais se distingue clairement par sa structure confluyente bien exprimée. De même, un rapprochement peut-être fait avec *S. methonensis* dont elle partage la taille du proloculus, l'enroule-

ment serré des premiers tours et le profil en section axiale. Sa forte et tardive tendance au déroulement l'en distingue cependant. L'existence de deux types de tests A supposés rappelle le cas de *S. ovoidea*.

En conclusion, le genre *Sigalveolina* n. gen., s'il a été longtemps confondu avec le précédent, trouve son unité dans la structure confluyente bien réalisée, partagée par quatre espèces distinctes par leur variété morphologique; celles-ci ne sont par ailleurs qu'exceptionnelle-



ment déroulées dans leurs générations A, sauf *S. reicheli* n. sp. qui ne cède à cette tendance qu'à un stade de développement très tardif. Les tests B marquent également une tendance à rester longuement involute qui contraste avec le déroulement précoce du genre précédent. Ces espèces caractérisent, en conjonction avec *Cyclopseudedomia*, la zone CsB6b.

Genre *Cyclopseudedomia* FLEURY, 1974

Espèce-type : *Cyclopseudedomia smouti* FLEURY, 1974.

Diagnose. Genre de la sous-famille Cuvillierinellinae, dimorphique : tests A à grand proloculus, très précocement déroulés à loges évolutives constituant une PRU flabelliforme ou cylindrique; tests B essentiellement évolutives à loges formant de grands tests plats en forme d'éventails ou même discoïdes. Endosquelette de type coaxial passant à une structure confluyente éventuelle, toujours fruste. Diffère de tous les autres genres par le déroulement de ses deux générations. Quatre espèces sont distinguées, vraisemblablement toutes de même âge (zone CsB6b), limitées à la région périadriatique.

Ce genre a été créé à partir d'une seule espèce différente de tous les taxons connus à l'époque, mais qui semblait partager avec certains représentants alors admis du genre *Pseudedomia* une grande capacité de déroulement ; sa génération B, représentée par des tests discoïdes imposait un préfixe caractérisant cette particularité. On sait maintenant que ses tests à loges annulaires sont uniques dans la famille comme dans la sous-famille. Il s'agissait du type extrême d'une tendance évolutive maintenant reconnue chez 3 autres espèces.

Cyclopseudedomia smouti FLEURY, 1974 (Figs. 2.6-11, 3.14, 11.1-18)

L'espèce type du genre est sans doute le plus remarquable taxon de la famille. Aucun autre ne l'approche par l'originalité de ses deux générations : ses tests B, en particulier, sont seuls à produire des loges annulaires et les tests A n'en sont pas éloignés. En outre, c'est à peine si deux autres espèces européennes (*Fanrhapydionina flabelliformis* et *Cyclopseudedomia klokovaensis*) partagent les grandes dimensions de son proloculus A. Le matériel type décrit par FLEURY (1974) était constitué par les tests des deux générations clairement identifiées et largement illustrées. On notera que VICEDO *et al.* (2011), revisitant la localité type de ce taxon, ont jugé utile d'en donner de nombreuses photos et une nouvelle description très fidèles au travail de 1974 ; ces auteurs n'ont cependant pas observé les détails qui permettent de construire un modèle structural tel que celui de la Figure 11.18.

Diagnose. Espèce type du genre *Cyclopseudedomia*, dimorphique et costulée : tests A comportant un petit nombre de loges involutes enveloppant un proloculus de grande taille, suivies de loges pseudoévolutives à évolutives formant une PRU flabelliforme semi-circulaire ; tests B constitués essentiellement de loges annulaires formant un test discoïde sensiblement plat, de grand diamètre. Endosquelette central comprenant des loges secondaires irrégulières par leur disposition et leurs orientations passant à un type confluent fruste. Distincte des autres espèces du genre par le mode de déroulement propre à ses tests des deux générations.

Localisation, conditions de gisement. Lors de sa création, l'espèce était connue de trois gisements, deux de la région de Pylos (GGB) et un du massif du Klokova (GKL). Son matériel type est déposé auprès de l'Université de Lyon sous les n° FSL115656 à 666. De nouvelles localités ont été découvertes depuis, près de Pylos (GGB520-521) et dans le massif du Gavrovo (XGP166 et 304). Dans tous ces échantillons, les tests des deux générations sont associés, accompagnés de Miliolles, *Sigalveolina renzi* (et/ou formes affines) et *Rhapydionina* gr. *dercourtii*. Les sédiments sont des biomicrites wackestone renfermant des tests de mollusques (rudistes et gastéropodes) souvent dissous par les eaux météoriques et remplis de silts vadoses. La présence de rares oogones de charophytes signale la proximité de domaines émergés, annoncés par les conditions de la diagenèse.

Les diverses populations connues présentent des mensurations très homogènes, qui ne nécessitent pas de descriptions individuelles. On ne s'étonnera pas que la plupart des figurations de ce travail soient issues de la population du type, qui avait fait l'objet de nombreuses préparations pour régler le mystère des sections insolites des grands tests B du nouveau taxon associés à ceux de la même génération de *Cuvillierinella* aff. *Pylosensis*, (attribuée à *C. salentina* en 1974) alors tout à fait inconnus chez ce genre ; c'est le seul exemple connu de cette association.

Morphologie, enroulement.

Les tests A (Figs. 2.7-11, 11.1-9, 16) comportent un proloculus de grand diamètre (0,32 mm en moyenne), ouvrant sur un flexostyle volumineux (Figs. 2.9, 11.1) mais court, suivi d'un seul tour planispiralé involute nautiloïde presque sphérique de 6 ou 7 loges, puis d'une partie flabelliforme plate (jamais cylindrique) comprenant jusqu'à plus de 10 loges pseudoévolutives puis évolutives (Fig. 2.9)) dont les dernières peuvent être semi-circulaires.

Les tests B (Figs. 3.14, 11.10-17, 16) comprennent, autour d'une partie initiale peu précisément décryptée (voir FLEURY, 1974, Fig. 3), des loges embrassantes disposées à la ressemblance



des "palmiers" des pâtisseries, devenant rapidement annulaires (FLEURY, 1974, Pl. 52, fig. 1); l'épaisseur du test, très faible au centre, croît régulièrement et faiblement vers la périphérie (Fig. 11.17), au contraire des tests de même génération des *Cuvillierinella* associées (FLEURY, 1974, Pl. 52, fig. 6 ; 2016, Fig. 14), d'épaisseur constante et organisés autour d'une forte nodosité centrale.

Endosquelette. Il apparaît dès le premier demi-tour de spire, c'est-à-dire dès les toutes premières loges (Figs. 2.10, 11.3-4). Les logettes primaires présentent un diamètre ordinairement supérieur à celui des secondaires (Figs. 2.8, 11.1, .8, .15), les unes et les autres étant de section circulaire lorsqu'elles sont coupées perpendiculairement à leur axe ; mais les primaires peuvent apparaître oblongues (Fig. 11.8) ou presque rectangulaires lorsqu'elles sont coupées obliquement. Les primaires restent perpendiculaires aux septes ("parallèles au sens de l'enroulement" selon l'expression de REICHEL, 1936) et sont disposées selon le mode "continu", alignées d'une loge à la suivante et régulièrement espacées, en général. Les secondaires apparaissent dans la plupart des sections comme noyées sans ordre dans la masse de l'endosquelette central, c'est le type de disposition nommé "SSC" en l'absence de toute structure assimilable à des "planchers"; les sections équatoriales des loges adultes montrent qu'elles ont tendance à prendre des orientations obliques sur celle des primaires et qu'elles peuvent devenir coalescentes (Figs. 2.14, 11.6 en particulier). Il s'agit donc d'une structure confluyente, qui peut être qualifiée de fruste puisqu'elle semble irrégulière et surtout que les 2 familles de logettes qui y participent ne sont pas orthogonales. L'espace préseptal est relativement étroit, occupant environ un cinquième de la distance entre 2 septes consécutifs. Les cloisonnettes qui limitent les logettes primaires s'y terminent en pointe de section triangulaire (Fig. 11.12, .15). Les piliers préseptaux forment une masse confuse à leur enracinement dans l'endosquelette central puis s'individualisent à proximité du septa (Fig. 11.12). Les ouvertures primaires sont toujours disposées en dehors de l'axe des logettes correspondantes et présentent un axe oblique sur celui des logettes qui leur correspondent (Figs. 2.11, 11.13 en particulier) : il en résulte que les logettes primaires de loges

successives ne communiquent jamais directement entre elles (Fig. 11.13-14), mais toujours par l'intermédiaire de l'espace préseptal.

Au total, cette espèce est la plus remarquable de toutes celles qui constituent la famille des Alveolinidae. Elle constitue, par son déroulement, un cas extrême auquel ses trois congénères semblent se mesurer, ce qui impose le mode de présentation de leurs diagnoses.

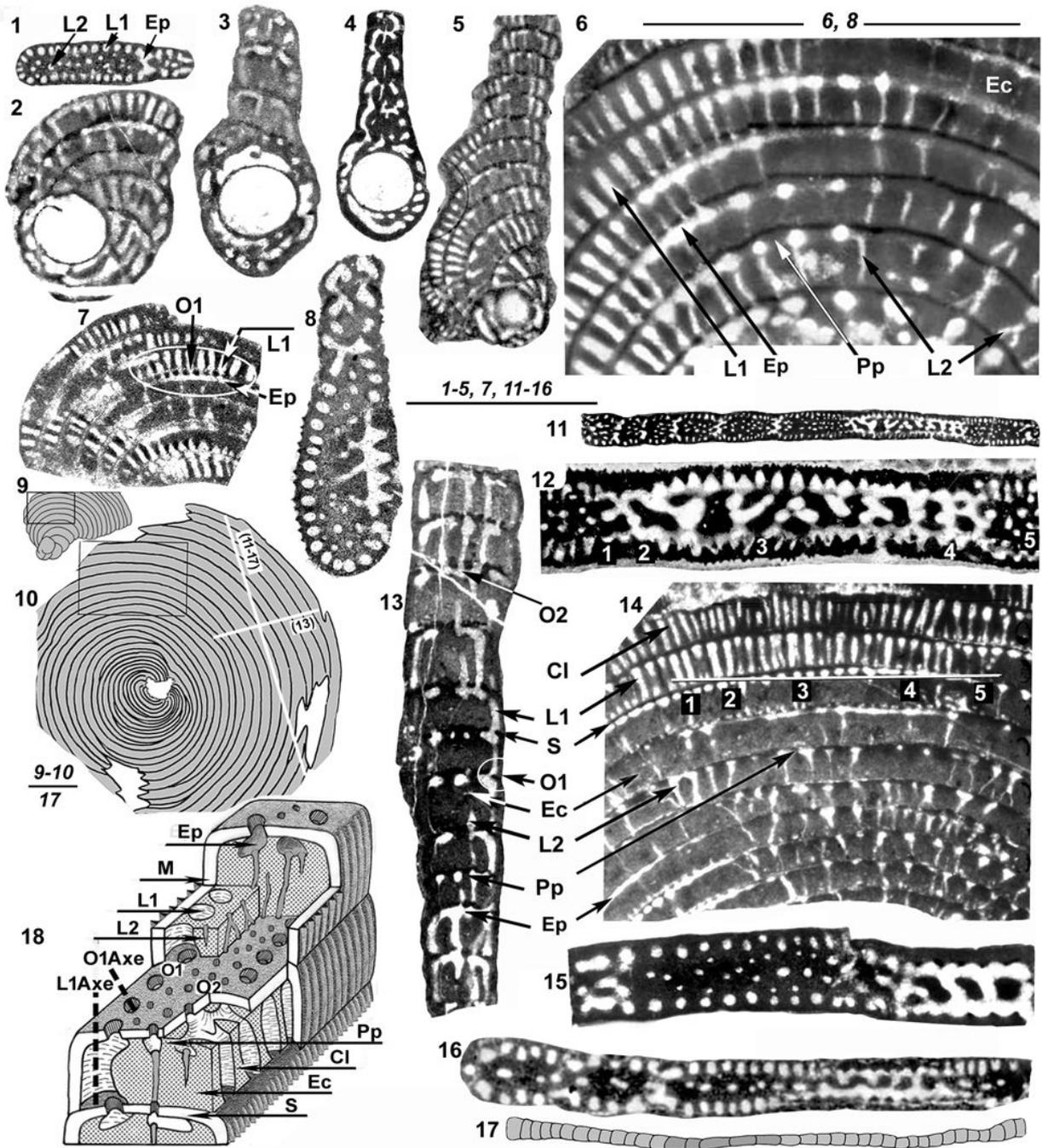
Cyclopseudedomia klokovaensis
(FLEURY, 1979a)
(Figs. 3.13, 12.1-17)

C'est au genre *Murciella* que cette espèce fut attribuée lors de sa création puisque la structure confluyente n'était alors connue que chez le type de ce genre et quelques nouvelles espèces vraisemblablement apparentées (alors dénommées "*Murciella*" gr. *renzi*). Par la suite, ce caractère étant reconnu dans divers contextes, il devint évident qu'il n'avait aucune signification générique, mais qu'il s'agissait d'un stade évolutif partagé par plusieurs groupes (FLEURY & FOURCADE, 1987). Dans ces conditions, pour les mêmes auteurs (1990), sa forte tendance au déroulement rangeait clairement cette espèce aux côtés de *C. smouti*.

Diagnose. Espèce du genre *Cyclopseudedomia*, dimorphique, apparemment non costulée, proche du type par la taille de son proloculus A, le nombre de loges qui l'entourent et les tests B plats de grande taille; elle en diffère par des tests A comportant une PRU flabelliforme ou cylindrique et des tests B dépourvus de loges annulaires. Structure confluyente évidente bien qu'imparfaite.

Localisation, conditions de gisement. L'espèce était connue à l'origine d'un seul échantillon du massif du Klokova (GKL76) ; son matériel type est déposé auprès de l'Université de Lyon, sous les n° FSL147832 à 845. Elle a été retrouvée en abondance par G. MAVRIKAS dans le massif du Gavrovo en 4 populations très homogènes et comparables à celle du type, bien que l'holotype apparaisse finalement assez marginal. Les deux plus riches populations nouvelles proviennent de calcaires bréchiques décrits par MAVRIKAS, (1993, p. 81, coupe de Pirgi). Des calcaires de type packstone à débris de rudistes et Miliolites

► **Figure 11 :** *Cyclopseudedomia smouti*, type du genre (voir aussi Fig. 2.6-11). **1-9 :** Tests A. **1 :** Section transverse d'une PRU flabelliforme (type Tx, voir Fig. 2.6). **2 :** Section équatoriale centrée (noter que ce type de section ne se distingue de *Fanrhapydionina flabelliformis* que par l'étroitesse de l'espace préseptal). **3-4 :** Sections axiales centrées de type Ty (noter en 4 la position des ouvertures primaires des dernières loges). **5 :** Section équatoriale sub-centrée (paroi du proloculus épaisse) d'un grand test. **6 :** Détail de l'endosquelette de l'holotype (situation sur 9). **7 :** Détail de l'endosquelette d'une section peu oblique sur le plan équatorial. **8 :** Section de type Ty passant près du proloculus ; noter la fine costulation (moitié inférieure, vers la gauche) ; vers la droite, noter la terminaison triangulaire des cloisonnettes dans l'espace préseptal. **9 :** Croquis de la section holotype (voir FLEURY, 1974, Pl. 51.1 et Fig. 16) comportant la situation de 6. **10-17 :** Tests B. **10 :** Croquis d'une section équatoriale presque centrée (voir FLEURY, 1974, Pl. 52.1-2) avec situation de 14 et position de 11 et 13. **11 :** Section perpendiculaire à un rayon de 10



(située sur 10). **12** : Partie de 11 agrandie, montrant une loge coupée au niveau de l'espace préseptal (les n° 1-5 correspondent aux mêmes n° sur 14) ; les portions 1 et 5 montrent les deux types de logettes, les portions 2 et 4 montrent l'espace préseptal bordé par les cloisonnettes de section triangulaire et les piliers préseptaux isolés (en 4) ou anastomosés (en 2) ; la portion 3 montre l'enracinement des piliers dans l'endosquelette central, affecté par deux orientations croisées à 45° de la paroi. Noter la fine costulation sur les deux faces du test. **13** : Partie de section radiale perpendiculaire au plan équatorial (situation sur 10). **14** : Section équatoriale située sur 10 ; les logettes primaires ne communiquent jamais directement d'une loge à la suivante ; les logettes secondaires apparaissent sinueuses, parfois coalescentes (voir aussi Fig. 3.14). **15** : Section comparable à 12 (autre localité). **16** : Section comparable à 12, proche du centre du test (faible épaisseur et unique rangée de piliers). **17** : Section de type axial, décentrée, située sur 10 (voir FLEURY, 1974, Pl. 52.4 ; les loges grisées sont agrandies sur 11). **18** : Diagramme de l'endosquelette de loges adultes (test A ou B). Échelles graphiques : 1 mm.

Légende : Cl : Cloisonnettes. Ec : Endosquelette central. Ep : Espace préseptal. L1 : Logettes primaires (et leur axe : L1Axe). L2 : Logettes secondaires. M : Muraille. O1 : Ouvertures primaires (et leur axe : O1Axe). O2 : Ouvertures secondaires. Pp : Piliers préseptaux. S : Septe. 1, 4-6, 8-14, 16-17 : GGB13 (population type). 2-3 : XGP304. 7 et 15 : GGB155.



(XGP112-113) renferment les tests A en abondance; des biomicrites wackestone à petits débris (XGP115) ont livré de nombreux tests B. Le peuplement est dans les deux cas presque monospécifique mais de rares débris d'*Orbitoides*, quelques sections de *Cuneolina* sp., *Accordiella* sp., et *Sigalveolina* aff. *renzi* ont été observées. L'espèce a été citée dans le massif du Mainalon en Péloponnèse (GDD, Fig. 1), par ZAMBETAKIS-LEKKAS (1988).

Morphologie, enroulement.

Tests A. Le proloculus, de section ordinairement subcirculaire mais parfois d'allure bosselée, est d'un diamètre moyen de 0,32 mm, avec un maximum de 0,52 mm (ce qui constitue un record absolu pour ce groupe). Le flexostyle, bien observé en plusieurs sections est court et volumineux (Fig. 12.1-2) ; il est suivi de 1 ou 2 loges dépourvues de logettes secondaires, lesquelles apparaissent avant la fin du premier tour de spire (Fig. 12.3), accompagnées des piliers préseptaux (Fig. 12.4). La partie spiralée involute correspondant à environ 1 à 1,5 tour de spire est suivie d'une PRU cylindrique ou flabelliforme (Fig. 12.1-2), de section circulaire à oblongue ou rectangulaire ou en haltère (épaissie aux 2 extrémités, Fig. 12.12) ; on y compte jusqu'à 12 loges.

Tests B. Les grands tests se trouvent à l'état de débris dans les échantillons riches en tests A, mais abondent et sont entiers dans ceux où les A sont rares. La partie juvénile n'a pas été observée en raison de sa faible épaisseur. Une section (Fig. 12.13) montre pour les stades suivants une spire comparable à celle des tests A puis des loges très embrassantes qui ne semblent pas susceptibles d'atteindre l'état annulaire. L'épaisseur de ces tests avoisine 0,2 mm au centre et 0,7 mm à la périphérie ; le plus grand diamètre observé dépasse 5 mm.

Endosquelette. Les premières logettes secondaires apparaissent dès le premier demi-tour de spire ; elles constituent alors une seule rangée et peuvent sembler limitées par un "plancher", auquel correspond une rangée de piliers préseptaux régulièrement espacés (Fig. 12.3-4). Le diamètre des 2 ensembles de logettes n'est pas alors très différent et il ne l'est pas non plus dans certaines loges du stade déroulé (Fig. 12.8, vers la droite et Fig. 12.9 vers le haut), si bien que l'on peut supposer que l'aspect oblong à rectangulaire des logettes primaires dans de nombreuses sections soit lié à une obliquité du plan de section sur leur axe ; le plus clair exemple est donné par la section de la Figure 12.9 qui montre des sections de logettes circulaires vers le haut, alors qu'elles sont très allongées dans la partie inférieure de la figure. Quoi qu'il en soit, il est

peu de sections qui ne témoignent pas de la structure confluyente. Elle n'est pas réellement discernable dans le premiers tour de spire, d'aspect souvent confus en section équatoriale, mais elle est clairement exprimée dans les parties évolutives de toutes les sections par les obliquités des 2 ensembles de logettes secondaires par rapport aux primaires (Fig. 12.1-7). Elle est également discernable dans les sections transverses de PRU de tests A par certaines orientations affectant les alignements des logettes secondaires et des piliers, rectilignes et obliques sur la muraille (Fig. 12.8-9, .11). Les sections de tests B sont également sans ambiguïté, les sections équatoriales en particulier montrant les 2 ensembles de logettes se partageant deux directions franchement obliques (bien que non exactement orthogonales) sur l'axe des logettes primaires (discernables à la marge gauche de la section Fig. 12.14). Les diverses sections de type axial "Ty" (Fig. 12.4, .15) montrent bien la position des ouvertures primaires en dehors de l'axe des logettes correspondantes : comme chez *C. smouti*, ces logettes de 2 loges successives ne communiquent jamais directement d'une loge à la suivante. L'espace préseptal est ordinairement étroit, mais l'exemple de la Figure 12.2 montre qu'il peut occuper exceptionnellement jusqu'à 2/5 de la distance entre les septes consécutifs ; la Figure 12.16 montre un espace préseptal coupé selon l'orientation "Tx", tout à fait comparable à celui de *C. smouti* (Fig. 11.12).

Au total, cette espèce est proche de *C. smouti* par sa forte et précoce tendance au déroulement évolutive dans les deux générations. Elle s'en distingue par un déroulement plus modeste et une structure confluyente mieux réalisée. Elle apparaît globalement plus "avancée" que *C. hellenica* et *C. mavrikasi* n. sp.

Cyclopseudedomia hellenica

FLEURY, 1979b

(Fig. 13.1-21)

Cette espèce constitue un intéressant intermédiaire entre l'ancêtre de type *Cuvillierinella* et les espèces plus accomplies du genre *Cyclopseudonomia*.

Diagnose. Espèce du genre *Cyclopseudonomia*, dimorphique, partageant la costulation et la tendance évolutive du type, mais différente par plusieurs caractères: taille du proloculus plus petite, nombre de loges déroulées plus faible, PRU flabelliforme ou cylindrique chez les tests A; loges peu embrassantes, n'atteignant vraisemblablement pas le stade semi-circulaire chez les tests B. Structure confluyente apparemment absente.

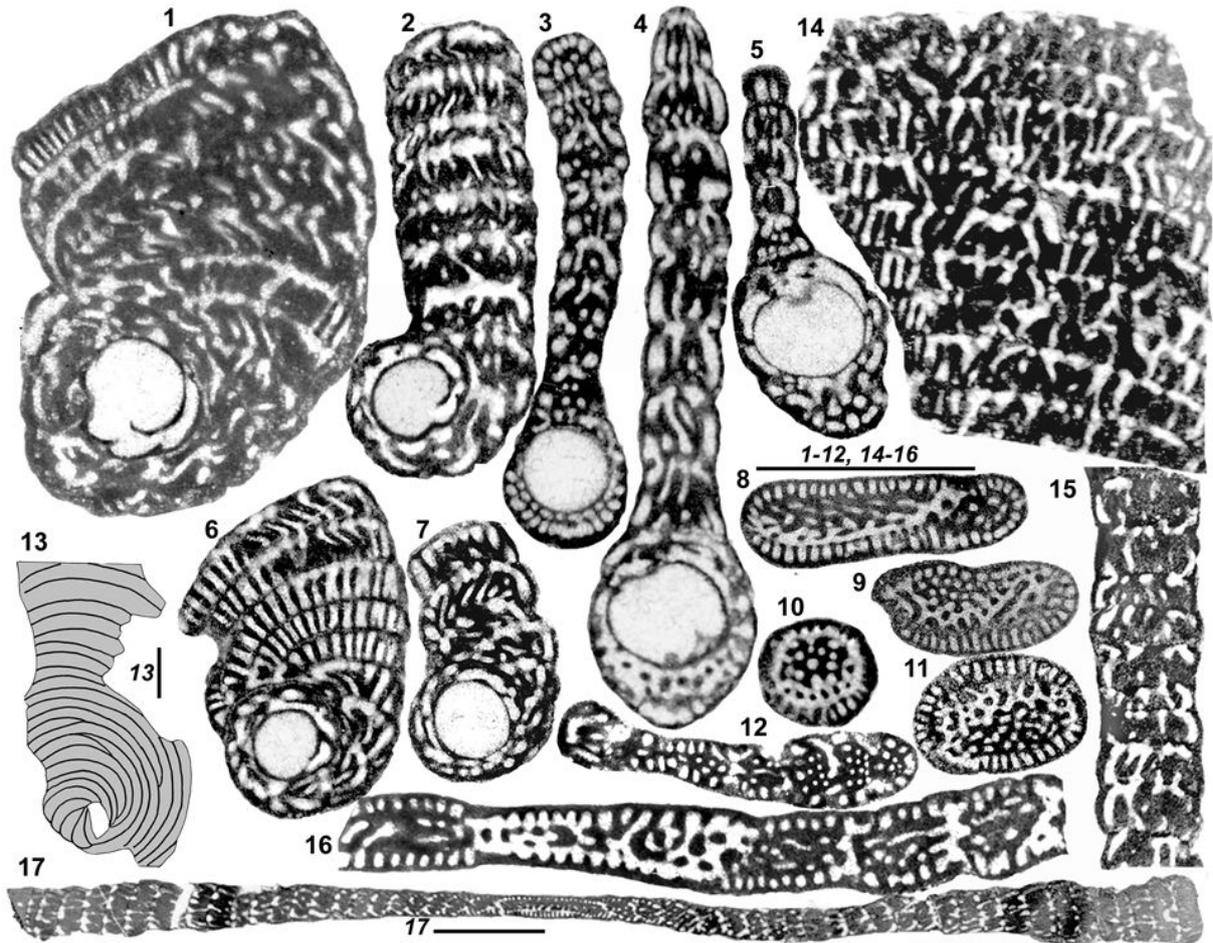


Figure 12 : *Cyclopseudedomia klokovaensis*. 1-2, 6-7 : Sections équatoriales centrées de tests A représentatives des divers types de PRU ; toutes témoignent clairement de la structure confluyente ; noter en 6 les logettes primaires ne communiquant jamais directement d'une loge à la suivante. 3-5 : Sections axiales centrées (tests A) ; noter la précocité du cloisonnement (en 3) et des piliers préseptaux (en 4). 8-12 : Sections transverses de PRU de type circulaire, ovale et rectangulaire (tests A probables). 13 : Dessin schématisé d'une section de grand test flabelliforme (B probable). 14 : Portion de section peu oblique sur le plan d'étalement d'un grand test B (voir aussi Fig. 3.13) ; la structure confluyente, bien lisible ici (comme sur 2), est à comparer avec celle de *C. smouti* (Fig. 11.6, .14), moins achevée ; voir aussi Fig. 3.13-14 . 15 : Portion de section sensiblement radiale dans un grand test B ; noter encore la position des ouvertures primaires et comparer avec la Figure 11.13. 16 : Portion de section perpendiculaire au plan d'étalement d'un grand test B, comparable aux sections de la Figure 11.12, .15-16. 17 : Section perpendiculaire au plan d'étalement d'un grand test B. Échelles graphiques : 1 mm. Toutes sections : XGP112-113.

Localisation, gisements. L'espèce n'a pas été retrouvée depuis sa création. Elle était fondée sur l'étude de quatre populations du Péloponnèse et du massif du Klokova ; son matériel d'origine est déposé auprès de l'Université de Lyon, sous les n° FSL 147828 et 147854 à 873. Les 2 plus riches de ces populations (GGB183 et GKL225) sont revisités ici à la lumière des connaissances acquises sur les autres espèces du genre. Le calcaire wackestone renfermant la population type (GGB183) renferme de rares algues dasycladales, des *Cuneolina* sp., des Miliolles et *Rhapydionina* aff. *dercourtii* (in FLEURY, 2014, Fig. 13). Le calcaire wackestone GKL225 réunit *Cuneolina* sp., *Fleuryana adriatica*, *Sigalveolina renzi* et *Rhapydionina* sp. ; des amas de pseudomorphoses d'anhydrite soulignent la proximité de milieux émergés.

Morphologie, enroulement (voir FLEURY, 1979b, Figs. 1 et 3).

Tests A. Le proloculus sphérique de 0,25 mm de diamètre en moyenne est suivi d'un flexostyle long d'un tiers de tour (Fig. 13.9) et de section semi-circulaire (Fig. 13.4). Les toutes premières loges formant le premier demi-tour ne sont pas divisées (Fig. 13.1-5, .9) mais les loges directement superposées au flexostyle le sont. Les loges suivantes participent à une spire dont le pas s'accroît régulièrement sur environ 2 tours, avant que ne se constitue un court stade déroulé comprenant 2 à 3 loges. Ce stade est ordinairement aplati (Fig. 13.6, .8, .13-14), mais une section équatoriale dotée d'un petit proloculus (0,18 mm) et d'un stade juvénile streptospiralé est dotée d'une partie terminale constituée de 3 loges cylindriques (Fig. 13.10). L'ensemble du test est



d'un diamètre moyen de 1,07 mm avec un maximum observé de 1,88. De rares sections témoignent d'une fine costulation externe (Fig. 13.8).

Tests B. Les plus grands tests observables sont connus par des débris, dont aucun ne montre le stade initial. Une très médiocre section, décentrée (Fig. 13.20), présentant une partie spiralee d'au moins 2 tours et plusieurs loges déroulées est supposée représenter la partie jeune de cette génération. Les plus grandes sections observées correspondent à des tests flabellés mesurant jusqu'à 9,5 mm, le rayon d'un test atteignant 7,5 mm ; rien n'indique cependant l'existence de loges annulaires. Admettant que les échecs à trouver un test complet soient dus à une grande fragilité de la limite entre les parties involute et évolutive, une reconstruction d'ensemble a été tentée sur la Figure 13.21.

Endosquelette. A la suite du flexostyle des tests A, 1 ou 2 loges très plates, étalées largement sur le proloculus, ne sont pas subdivisées (Fig. 13.1-4, .9). L'endosquelette apparaît dès le premier tour de spire et la loge superposée au flexostyle présente déjà parfois des logettes secondaires (Fig. 13.4) qui continuent d'exister, en petit nombre dans les 2 tours involutes mais deviennent exceptionnelles dans la partie déroulée aplatie des tests A, où l'endosquelette central est réduit à une simple lame sagittale (Fig. 13.13-14) ; les piliers préseptaux sont rarement observés de manière certaine (Fig. 13.10, .13). L'endosquelette des tests B est également réduit à sa plus simple expression dans les loges les moins épaisses, proches de la partie initiale (Fig. 13.17). Les logettes secondaires, apparemment désordonnées, réapparaissent dans les loges plus épaisses, vers la périphérie des tests ; elles peuvent devenir nombreuses et accompagnées de piliers préseptaux formant une ou plusieurs rangées (Fig. 13.15-18). Rien ne semble indiquer une organisation confluyente des logettes secondaires, mais il est vrai que de bonnes sections équatoriales dans des parties épaisses du test, où les logettes secondaires trouvent la place pour s'organiser, nous manquent. L'une des particularités de l'espèce réside dans la profondeur importante de l'espace préseptal où, comme chez les autres espèces du genre, les cloisonnettes se terminent en pointe triangulaire (Fig. 13.14).

Au total, cette espèce dont un test A évoque encore *Cuvillierinella* (Fig. 13.10), se rattache indubitablement au genre *Cyclopseudedomia*. L'interprétation de l'absence de structure confluyente est liée aux états divers dans lesquels on trouve cette structure chez les autres espèces partageant les mêmes caractéristiques : on la voit apparaître et se perfectionner chez les autres espèces, passant de rudimentaire chez *C. mavrikasi* n. sp. (Fig. 14.22), à fruste chez *C. smouti* (Fig.

11.14), et plus aboutie chez *C. klokovaensis* (Fig. 12.14), ce qui permet d'admettre qu'elle existe à l'état latent chez *C. hellenica*, comme elle existe exceptionnellement chez *Cuvillierinella*. On notera d'ailleurs que le développement de ce caractère est *grosso-modo* corrélé à la taille du proloculus et celle des tests A et B (voir Figs. 15-16).

***Cyclopseudedomia mavrikasi* n. sp.**
(Fig. 14.1-28).

Cette nouvelle espèce s'impose par ses particularités et ses gisements éloignés les uns des autres, depuis l'Istrie jusqu'au sud de l'Italie. Ce sont probablement des représentants de cette espèce qui ont été attribués par VICEDO *et al.* (2009) à *Cyclopseudedomia hellenica*, à partir d'un matériel incomplet.

Diagnose. Espèce du genre *Cyclopseudedomia*, dimorphique, non costulée, partageant la tendance évolutive du type mais différente par plusieurs caractères: proloculus plus petit, nombre de loges involutes plus grand, déroulement flabelliforme ou cylindrique pour les tests A; loges n'atteignant pas le stade annulaire chez les tests B. Structure confluyente très fruste.

Origine du nom. L'espèce est dédiée à Georges MAVRIKAS, dont le travail de thèse sur le massif du Gavrovo constitue un modèle d'utilisation de la micropaléontologie aux reconstructions paléogéographiques et structurales. L'auteur lui doit maintes découvertes dont ce travail est émaillé.

Matériel type. Le matériel type est constitué par un lot d'environ 30 sections comprises dans 10 lames minces portant le numéro YUC1. Les sections figurées de l'échantillon YUC1 et I285 sont déposées auprès de l'USTL sous les n° 3154 à 58 et 3159 à 61, respectivement. Des sections de cette espèce accompagnant *Sigalveolina reicheli* n. sp. dans l'échantillon YUA4 sont comprises dans le lot 3130 à 53. L'holotype est une section équatoriale centrée (Fig. 14.6) comprenant un proloculus de section ovale (0,18x 0,24 mm) suivi d'un court flexostyle, d'une loge apparemment non subdivisée, puis de 2 tours de spire comprenant environ 18 loges formant une PRU flabelliforme, dont seules les 2 dernières sont détachées du tour précédent. Les loges du premier tour spiralé montrent les ouvertures primaires situées hors de l'axe des logettes correspondantes ; les dernières loges de la partie flabellée montrent des logettes secondaires obliques sur l'orientation des primaires et des piliers préseptaux. Cette section est comprise dans une lame portant le numéro d'échantillon (YUC1) un numéro de fabrication (556) et le numéro de collection (Coll.1075), déposée sous le n° 3158 auprès de l'Université des Sciences et techniques de Lille.

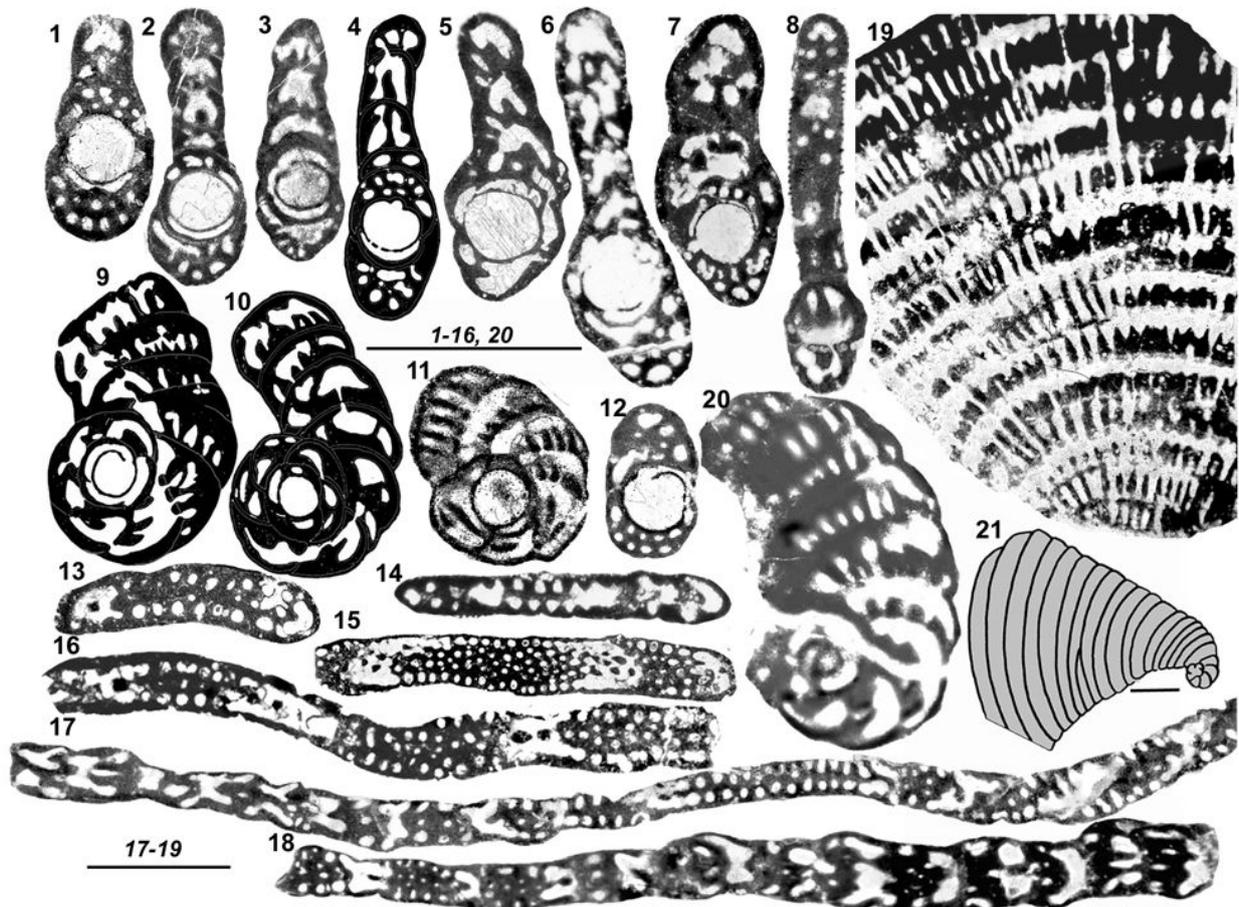


Figure 13 : *Cyclopseudedomia hellenica*. 1-7 : Sections axiales centrées de tests A ; noter le flexostyle en 4 et le cloisonnement toujours très précoce. 8 : Section décentrée de type Ty (voir Fig. 2.6) montrant la fine costulation (sur les 2 faces de la partie flabellée). 9-12 : Sections équatoriales centrées (9 : holotype) ; 10 comporte un proloculus de petite taille, un espace préseptal profond et un enroulement probablement streptospiralé évoquant *Cuvillierinella*. 13-14 Section transverses de parties flabelliformes (tests A probables) ; l'endosquelette central est réduit à une simple lame sagittale et les logettes secondaires sont quasiment absentes, les cloisonnettes se terminent en pointe dans l'espace préseptal (14), il n'existe qu'une rangée de piliers (13, vers la gauche). 15-18 : Sections transverses de parties flabelliformes (tests B probables) ; 15, probablement coupée à la périphérie d'un grand test montre de très nombreuses logettes secondaires et des piliers répartis en plusieurs rangées ; 16 montre un petit nombre de logettes secondaires et une seule rangée de piliers ; 17, comme les tests A, est dépourvue de logettes secondaires dans sa partie moyenne ; 18 est sensiblement parallèle à l'axe d'accroissement de la partie flabellée. 19 : Partie de section équatoriale d'un test B, dont l'appartenance à l'espèce est attestée par la grande profondeur de l'espace préseptal. 20 : Section décentrée appartenant vraisemblablement à un test B. 21 : Tentative de reconstruction d'un test B, à partir des sections 19 et 20 et quelques autres ; la fragilité de la jonction des parties spiralée et flabelliforme rendrait compte de la difficulté d'obtenir une section de test complet. Échelles graphiques : 1 mm. 1-2, 4, 8-12, 14-20 : GGB183, population type. 3 : FTC66. 5-7, 13 : GKL225. 4, 9 et 10 : dessins d'après FLEURY, 1979b.

Localisation, gisements. L'espèce est reconnue en 3 gisements (Fig. 1). La population type de l'espèce (YUC1) provient d'Italie, région de Trieste, près d'Opicina, où BIGNOT (1972, p. 68) situe son échantillon GB558. Il s'agit d'un calcaire packstone à très abondants "*Bolivinopsis* sp. et/ou *Bigenerina* sp." (in BIGNOT, 1972) et *Cuneolina* sp. ; on observe plusieurs sections par lame dans un lot de 10 lames minces. Une autre riche population (YUA4) provient de Slovénie, au bord de la route joignant Dutovlje à Kreplje, où BIGNOT (1972, p. 62) situe son échantillon GB994. Il s'agit d'un calcaire wackestone où abondent les *Boli-*

vinopsis et/ou *Bigenerina* ; de rares Miliolites accompagnent les *Sigalveolina reicheli* n. sp. Décrites précédemment ; chaque lame d'un lot de 76 unités renferme plusieurs sections des 2 espèces. Le troisième gisement est situé en Italie méridionale, dans la péninsule Salentina, non loin de Bari, près de Gioia del Colle. Il s'agit d'un ensemble de dalles calcaires situé au bord de la route conduisant de Gioia à Matera, à environ 5km du passage de l'autoroute A14 ; l'échantillon I285 correspond à un grainstone renfermant *Cuneolina* sp. et de rares Miliolites. Les tests médiocrement conservés sont au nombre de plusieurs par lame



mince dans un lot de 6. Ces divers échantillons témoignent de milieux marins subtidaux, apparemment non soumis à l'émersion.

Morphologie, enroulement.

Tests A. La moyenne des diamètres de proloculus s'établit à 0,21 mm pour des tests d'un diamètre de 1,75 mm dans l'ensemble des 3 populations. L'holotype comprend la plupart des caractères déductible de l'ensemble des sections équatoriales des 3 populations étudiées. Outre les PRU flabelliformes ordinaires, bien que rares dans la population type, les trois populations en renferment de cylindriques (Fig. 14.4-5, .12-14, .17) ; l'existence de ces deux types est confirmée par les sections transverses de PRU (Fig. 14.18-21).

Tests B. Ces tests sont bien représentés dans la population type, en sections équatoriales plus ou moins centrées. L'un d'eux montre le peloton initial caractéristique (Fig. 14.22). Dans leur ensemble, ils comportent une partie juvénile constituée d'un petit nombre de tours, suivie de nombreuses loges très embrassantes, qui ne semblent pas atteindre le stade annulaire. Les tests apparaissent d'épaisseur très constante, sans épaissement à la périphérie ; ils semblent entièrement évolutive, y compris dans leur partie initiale, comme *C. smouti*. Il est vraisemblable que le test plat figuré par BIGNOT (1971, Pl. 4, fig. 3), dont "la partie enroulée est visible" (et ne peut donc pas être une *Rhapydionina* B, voir FLEURY, 2014) soit attribuable à cette espèce : l'échantillon dont il provient (GB1813) est en effet signalé par BIGNOT (1972, p. 216) comme caractérisé par la présence de "*Raadshoovenia cuvillieri*", nom donné alors à *Sigalveolina reicheli* n. sp.

Endosquelette. Le plus grand nombre des tests comporte un endosquelette de type coaxial, constitué de logettes toutes parallèles entre elles. Les piliers préseptaux sont parfois difficiles à distinguer dans les sections de PRU flabelliformes, où on peut les confondre avec les cloisonnettes ; ils sont aisément lisibles dans les sections de PRU cylindriques (Fig. 14.13-14, .17) ; ils apparaissent clairement dans les sections transverses de type "Tx", en particulier Figure 14.26, comme dans les sections du même type de *C. smouti* (Fig. 11.12, .15) et *C. klokovaensis* (Fig. 12.16). Les logettes secondaires visibles dans les sections transverses de PRU, ordinairement d'un diamètre inférieur à celui des primaires, apparaissent disposées sans ordre au sein de

l'endosquelette central. En outre, certaines sections de tests A (Fig. 14.4, .6, .14) montrent des obliquités dans l'orientation des logettes secondaires, parfois concourantes, confirmées par des sections équatoriales de tests B (Fig. 14.23) : une structure confluyente très imparfaite se trouve ici réalisée.

Au total, la nouvelle espèce partage les tendances évolutives communes à celles du genre *Cyclopseudedomia*. Elle est relativement proche de *C. hellenica* mais s'en distingue principalement par le déroulement plus important de ses tests des 2 générations et l'amorce de la structure confluyente, moins bien réalisée que chez *C. smouti* et *C. klokovaensis*.

En conclusion, le genre *Cyclopseudedomia* est caractérisé par de très grands proloculus A et une extrême réduction de la partie involute au profit de la PRU, tendance évolutive fondamentale modulée par les deux générations de quatre espèces ; une structure confluyente fruste s'y développe chez trois espèces et une fine costulation est reconnue chez deux d'entre elles. Ces espèces, associées ordinairement à celles du genre *Sigalveolina* n. gen., caractérisent la zone CsB6b.

Il reste cependant à examiner brièvement un organisme qui s'intègre mal dans le cadre qui vient d'être mis en place.

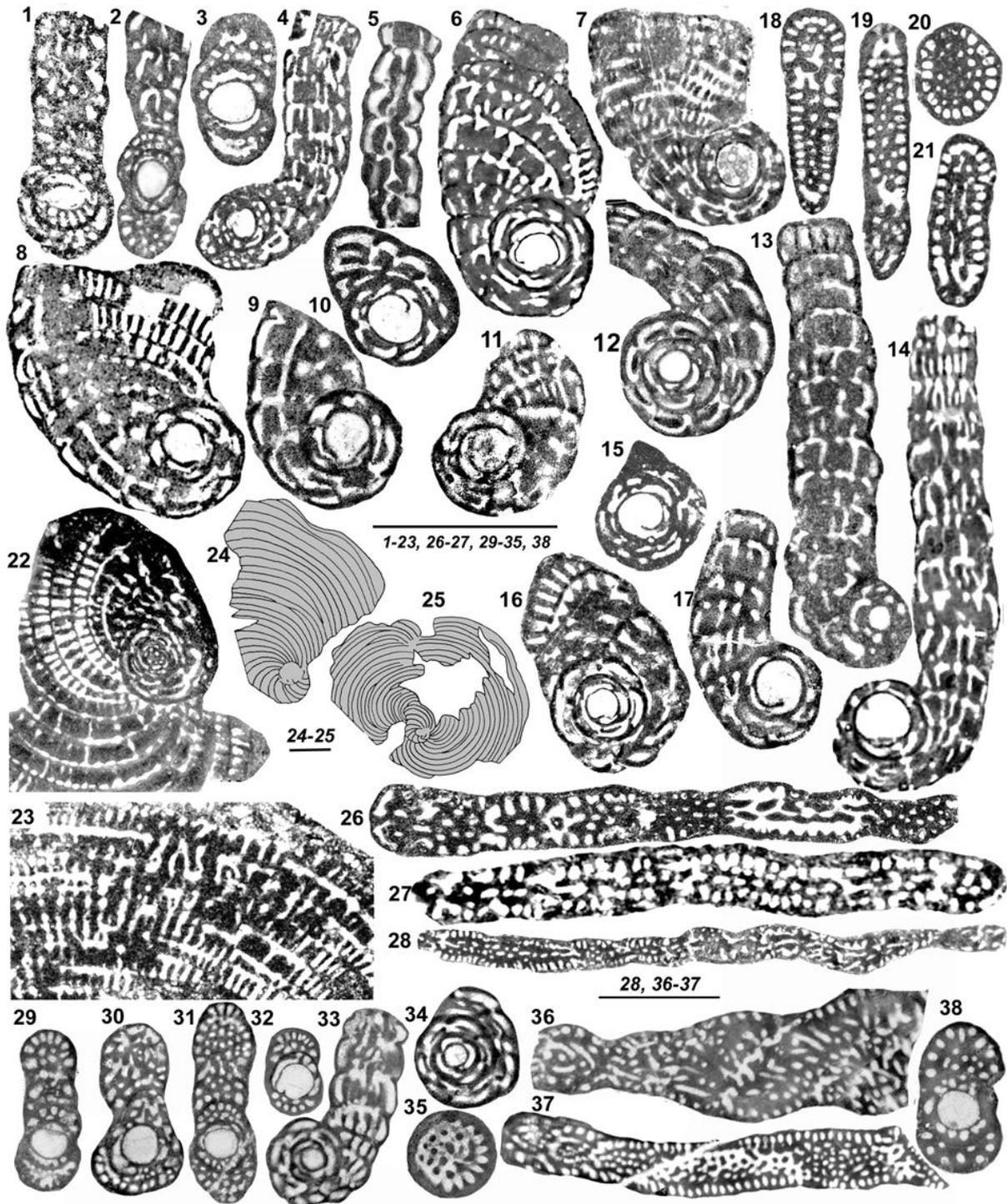
***Cyclopseudedomia* ? n. sp.** (Figs. 3.7, 14.29-37).

Localisation, gisement. Cet organisme provient d'un échantillon (XGP288) récolté par G. MAVRIKAS aux environs de Miléa, dans la partie méridionale du massif du Gavrovo. Il s'agit d'un calcaire biomicritique wackestone à débris de gastéropodes, "*Discorbis*" et Miliolites, en l'absence de tout marqueur permettant de le dater.

Morphologie, enroulement. On observe deux types de tests, si différents l'un de l'autre que leur appartenance à un même taxon (espèce ou genre) est purement hypothétique.

- Les petits tests (environ 1 mm), de génération A, sont de petite taille caractérisés par un proloculus de grande taille (0,20 ± 0,05 mm pour 35 mesures), relativement aux espèces des genres *Murciella* et *Sigalveolina* n. gen. examinées précédemment, pour des diamètres de tests non déroulés de 0,75

► **Figure 14 : 1-28: *Cyclopseudedomia mavrikasi* n. sp. 1-21 : Tests A. 1-4 :** Sections axiales centrées ; noter le cloisonnement précoce généralisé. **5 :** Section longitudinale d'une PRU ; noter la position des ouvertures primaires situées en dehors de l'axe des logettes correspondantes (voir aussi 8-10 et 12). **6-17 :** Sections équatoriales centrées montrant la variété des modes de déroulement (PRU cylindrique à flabelliforme) ; 6 (holotype) et 14 comportent des indices de structure confluyente (logettes secondaires obliques sur l'axe des loges) ; 13 est subcentrée. **18-21 :** Sections transverses de PRU circulaires à rectangulaires ; noter les logettes secondaires désordonnées. **22-28 : Tests B. 22-23 :** Sections équatoriales de grands tests flabelliformes. 22 comporte un peloton caractéristique ; 23



montre des logettes secondaires irrégulières, confluentes dans quelques cas, constituant un dispositif comparable à celui de *C. smouti*. **24-25** : Croquis schématiques de 2 sections de grands tests flabelliformes. **26** : Section perpendiculaire au rayon d'un grand test montrant la terminaison triangulaire des cloisonnettes dans l'espace préseptal et les piliers organisés en deux rangées. **27-28** : Portions de sections perpendiculaires au plan d'étalement de grands tests flabelliformes (B probables). 1-5, 8-10, 12-13, 15, 18-21, 23, 26-28: YUA4 ; 6, 16, 22, 24-25: YUC1 ; 7, 11, 14, 17: I285. **29-37** : *Cyclopseudedomia* ? n. sp. **29-32** : Sections axiales centrées de tests A. Noter le flexostyle en 29 et le cloisonnement précoce généralisé. **33-34** : Sections équatoriales de tests A ; les dernières loges de la partie déroulée de 33 témoignent d'une structure confluyente fruste. **35** : Section transverse de PRU montrant de nombreux piliers préseptaux. **36-37** : Sections très décentrées de grands tests plats, montrant les logettes secondaires d'orientations variées et les nombreux piliers (voir aussi Fig. 3.7). **38** : Genre indéterminé. Échelles graphiques : 1 mm. 29-38 : XGP288.



des diamètres de tests non déroulés de $0,75 \pm 0,10$ mm (50% des 34 mesures, les plus grandes) plus proches des valeurs notées chez les espèces de *Cyclopseudomia* que de celles des 2 autres genres. La maille endosquelettique fine se prête à l'expression de la structure confluyente dans la plupart des sections, en particulier dans les PRU, cylindriques dans leur ensemble (Fig. 14.33).

- Les grands tests (de génération B ?), indubitablement plats et évolués sont connus par trois sections incomplètes très décentrées de dimension proche de 5 mm. La structure confluyente y est très clairement observable (Figs. 3.7, 14.36-37). Il est possible que ces tests appartiennent à la même espèce que les tests A précédents, mais aucune certitude ne peut en être acquise, dans la mesure où d'autres rares petits tests de type A, dotés d'un proloculus de taille comparable et d'un endosquelette plus massif (Fig. 14.38) participent à l'association.

Au total, on trouve ici des caractères mêlant la tendance évolutive de *Sigalveolina* (développement d'une structure confluyente bien exprimée) à celle de *Cyclopseudomia* (grande taille du proloculus et tendance marquée au déroulement évolutive), qui souligne encore une fois l'indépendance des caractères évolutifs. La singularité de l'association de caractères habituellement disjoints ne permet pas de conclure mais ouvre d'évidentes perspectives à des recherches futures.

On ne saurait terminer cet examen sans faire allusion à *Twaraina seiglici* ROBINSON, 1993, que, comme le faisait remarquer son auteur, l'on aurait probablement classée parmi les espèces du genre *Cyclopseudomia* si elle n'était d'âge éocène moyen et connue de la région Caraïbe. On retient comme traits de ressemblance remarquable la grande taille du proloculus et la tendance au déroulement évolutive des tests A, comme une probable structure confluyente fruste (ROBINSON, 1993, Pl. 4.5), mais l'absence de tests B connus limite l'analyse d'une éventuelle parfaite convergence.

8 - Conclusions : Une nouvelle étape dans la connaissance des Rhapydioninidae crétacés du domaine méditerranéen

Un renouvellement significatif de la connaissance de la famille Rhapydioninidae résulte des trois parties de l'examen mené par l'auteur. Dans l'ensemble, la représentation schématique des relations entre les divers éléments qui la constituent, selon FLEURY & FOURCADE (1990, Figs. 2 et 4) n'est guère modifiée, si ce n'est par l'adjonction de la sous-famille Cuvillierinellinae FLEURY, 2016, détachée de celle des Rhapydionininae. On

rappellera que l'image d'un tronc commun cylindrique dont émergent des rameaux correspondant aux diverses familles et sous-famille, si elle est originale dans sa forme, représente ce qui pouvait être déduit des observations de REICHEL (1936, 1937, 1964) sur les Alveolinidae, confortées par celles de maints auteurs et en particulier chez les Rhapydioninidae. Chaque entité prend sa source chez quelque Miliolacea et suit sa propre voie indépendamment de toutes les autres, dans le carcan strict imposé par la norme familiale : l'organisation cellulaire fondamentale dirigée par la dualité logettes-espace préseptal n'entrave pas une liberté adaptative permettant toutes les fantaisies morphologiques, y compris une altération essentielle du fonctionnement cellulaire marquée par la structure confluyente. Six sous-familles illustrent les diverses modalités de cette diversification.

8.1 : Sur la structure de la famille Rhapydioninidae : Sous-familles et genres.

Les sous-familles ont été distingués par FLEURY & FOURCADE (1990) ; seule la sous-famille Cuvillierinellinae (FLEURY, 2016) a été créée depuis cette étude.

Les sous-familles américaines (Chubbiniinae et Neomurciellininae) sont peu concernées par ces études, bien qu'elles n'apparaissent pas fondamentalement différentes de celles du domaine euro-asiatique ; on rappellera que des vues simplifiées de ces deux entités sont illustrées par FLEURY & FOURCADE (1990, Figs. 8-9, dont la première est reprise par VICEDO, 2008, Fig. 89), puis remodelées par FLEURY (2016, Fig. 4).

La sous-famille Sellialveolininae, restreinte à la période médio-crétacée, apparaît indépendante des autres ; elle est envisagée dans son ensemble par FLEURY et FOURCADE (1990, Fig. 5), et reprise par VICEDO (2008, Fig. 87).

La sous-famille Pseudomiinae réunit des taxons encore mal connus, peuplant essentiellement des régions plus orientales que la Méditerranée, au Campanien-Maastrichtien (les mentions de périodes antérieures étant liées à des erreurs d'interprétation longuement récidivées). Elle souffre d'un défaut originel, celui d'une espèce type (*Pseudomia multistriata* HENSON, 1948) représentée par une unique section décentrée et incomplète d'un test B vraisemblable. SMOUT (1963) a éclairé autant que possible cette section et proposé d'attribuer à la même espèce des petits tests lenticulaires de génération A ; bien qu'atrayante, cette hypothèse impliquant un dimorphisme de générations exceptionnel demande confirmation. Un ensemble de figurations est proposé par FLEURY & FOURCADE, 1990, Fig. 7 ("*Pseudomia*" *globularis* et "*Chubbina* ?" *philipponi* ayant été depuis rapportées au genre *Pseudochubbina*) ; un état des connaissances a été établi par MAVRIKAS *et al.*, 1994, à l'occasion de la



découverte d'un représentant du genre en Grèce, comportant en particulier la structure confluyente (voir Fig. 3.9).

Les sous-familles Rhapydionininae et Cuvillierinellinae, alors confondues, ont fait l'objet d'une première synthèse, par FLEURY & FOURCADE (1990, Fig. 6), reprise par VICEDO (2008, Fig. 88). Les divers taxons de la première ont été étudiés par FLEURY (2014), ceux de la seconde envisagés dans leur ensemble et illustrés par FLEURY (2016, Fig. 13).

La sous-famille Rhapydionininae est caractérisée essentiellement par son endosquelette qui ménage une zone périphérique singulièrement large associée à une très précoce tendance au déroulement, soit cylindrique (*Rhapydionina*, à petit proloculus), soit flabelliforme (*Fanrhapydionina*, à grand proloculus). La structure confluyente y est inconnue. L'origine milioline de cet ensemble est indiquée par les espèces du groupe de *R. dercourti* FLEURY, 2014, discrètement streptospirales dans les stades initiaux.

La sous-famille Cuvillierinellinae a fait l'objet principal des études récentes de l'auteur. Les genres *Cuvillierinella*, *Murciella*, *Sigalveolina* n. gen. et *Cyclopseudedomia* sont représentés par les sections les plus significatives de leurs espèces, dessinées sur la Figure 16.

Le genre *Cuvillierinella* est maintenant bien connu, par son espèce type qui, dans sa localité type a fourni à DE CASTRO (1988) un matériel très riche, confié à FLEURY (2016) ; on y observe que les morphotypes streptospiraux habituels coexistent avec des exemplaires pratiquement dépourvus d'endosquelette et d'autres encore, pratiquement planispirales. L'ensemble témoigne en lui-même des stades qui ont pu conduire d'une forme milioline d'origine à des types planispirales à endosquelette typique de la famille, et dimorphisme de générations bien marqué. C'est clairement à partir de ces variants et de quelques formes proches (*C. fluctuans* et *C. perisalentina* in FLEURY, 2016) que se développent les divers rameaux représentés par les genres décrits ici.

Le genre *Metacuvillierinella* FLEURY, 2016, est probablement de même origine que *Cuvillierinella*, par son mode d'enroulement juvénile et par le détail de son organisation endosquelettique. Il emprunte cependant une voie évolutive originale, traduite par son enroulement adulte de type advolute et, paradoxalement, l'absence de toute tendance au déroulement final dans les deux générations, qui ne se distinguent que par leur stade juvénile.

Le genre *Pseudochubbina* DE CASTRO, 1990, reste en partie énigmatique, bien qu'il soit représenté par quatre espèces euro-asiatiques ; la principale difficulté de son interprétation résulte des doutes qui demeurent sur les caractéristiques des

tests de génération B. Pour le reste, son enroulement streptospiralé persistant et ses logettes secondaires dispersées dans une masse compacte (SSC) semblent attester d'une proche parenté avec *Cuvillierinella perisalentina* FLEURY, 2016. C'est en tout état de cause, à l'heure actuelle, la seule hypothèse qui soit susceptible de rendre compte de l'origine de ce genre.

Les trois genres qui font l'objet de cette étude sont confrontés sur les diverses figures résumant les analyses précédentes. La Figure 15 réunit les données morphologiques mesurables et comparables réunies précédemment et rappelle les associations auxquelles participent les diverses espèces. La Figure 16 regroupe un choix de sections jugées caractéristiques permettant une comparaison visuelle immédiate entre les diverses espèces ; celles du genre *Cuvillierinella* y sont adjointes. La Figure 17, plus schématique, permet une lecture immédiate des critères qui sont retenus pour la distinction des divers genres et comporte l'indication de cas particuliers.

Le genre *Murciella*, tel qu'il est compris ici, se rattache clairement à *Cuvillierinella*, comme indiqué par d'exceptionnels morphotypes se trouvant dans la population type de l'espèce type (DE CASTRO, 1988 ; FLEURY, 2016) et ne s'en distingue fondamentalement que par sa partie juvénile entièrement planispirale. La Figure 17 résume graphiquement les différences entre les deux genres ; la variante qui s'y trouve marquée correspond à la population XGP110 (Fig. 6) dont le bâti est particulièrement fin. Ces 2 genres partagent, au moins en partie, une même répartition stratigraphique (zone CsB6a) et se trouvent dans tout le domaine méditerranéen.

Le nouveau genre *Sigalveolina*, correspondant aux espèces précédemment dénommées "*Murciella* gr. *renzi*", se distingue principalement par sa structure confluyente, associée à un ensemble de caractères schématisés sur la Figure 17 ; les deux variantes notées sur cette figure sont constituées par le bâti relativement épais de *S. methonensis* (Fig. 8) et les loges (tardivement) déroulées de *S. reicheli* (Fig. 10). Les diverses espèces, en compagnie de celles du genre suivant caractérisent la zone CsB6b.

Le genre *Cyclopseudedomia* développe particulièrement une forte tendance au déroulement commun aux deux générations ; une structure confluyente imparfaite s'y associe, sauf dans un cas particulier (*C. hellenica*, Fig. 13), indiqué sur la Figure 17. On rappelle que même en l'absence de sections parfaitement centrées, les tests B ont une épaisseur très faible en leur centre, alors que les *Cuvillierinella* parfois associées présentent en leur centre un test subglobuleux de même morphologie que la génération A : ils ne devraient pas être confondus.

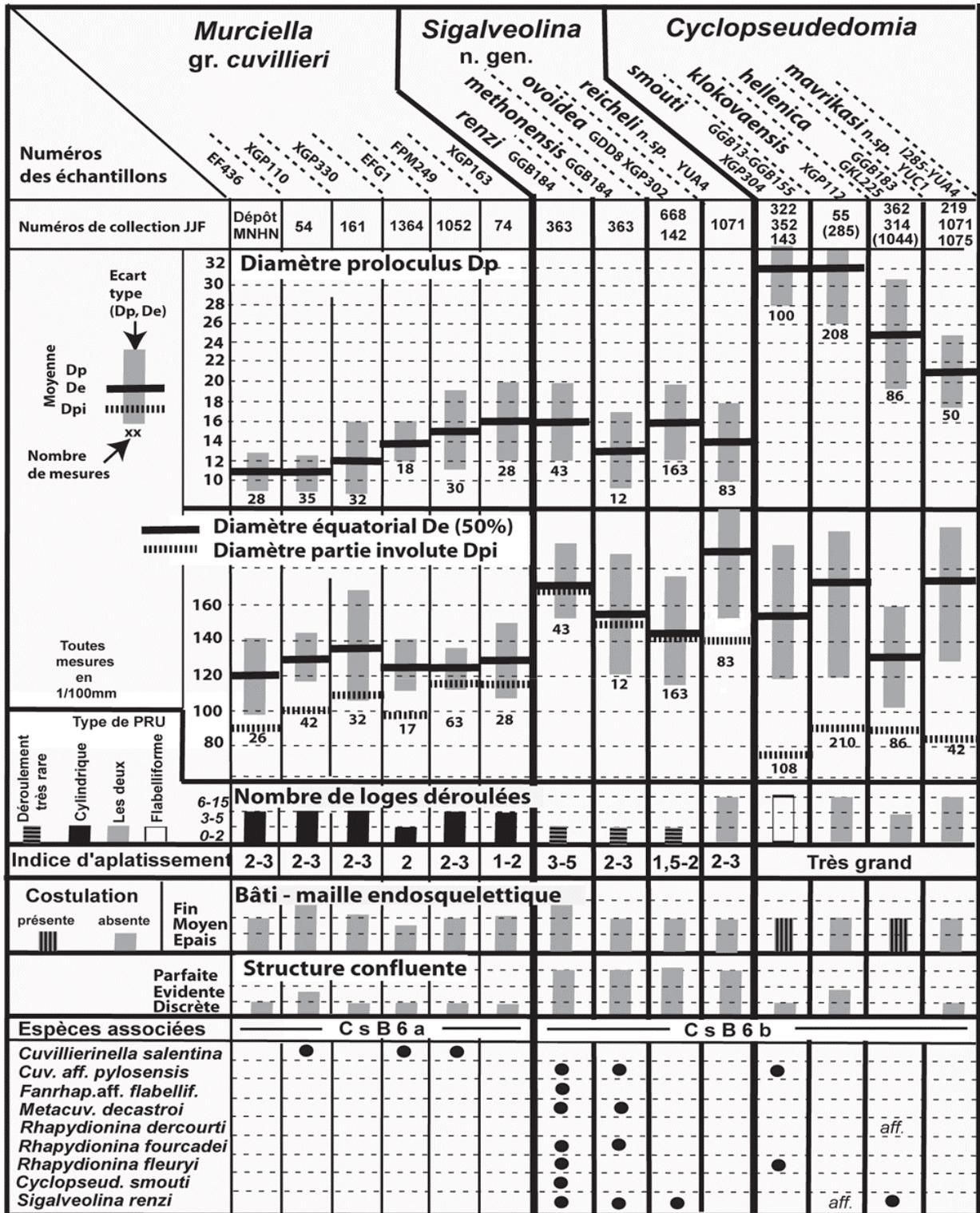


Figure 15 : Tableau récapitulatif des caractéristiques essentielles des taxons examinés (tests A). Chaque population est représentée par son numéro d'échantillon et par son numéro dans la collection de l'auteur (sauf pour EF436, déposé auprès du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris). Les moyennes et écarts-types sont accompagnés du nombre de sections observées. Le diamètre équatorial des tests (De) correspond à 50% des mesures (les plus grandes) afin de tenter d'éliminer les tests immatures ; on donne en outre le diamètre de la partie enroulée involute (Dpi), permettant de visualiser directement l'importance du déroulement. L'indice d'aplatissement correspond au rapport du diamètre équatorial à l'épaisseur maximale du test mesurée parallèlement à l'axe. Les données relatives au nombre de loges déroulées confirment les données précédentes et précisent le type de PRU (cylindrique ou flabelliforme). Les caractères du bâti et de la structure confluite, peu aisées à quantifier, font l'objet d'appréciations subjectives ; on signale les tests pourvus d'une costulation.

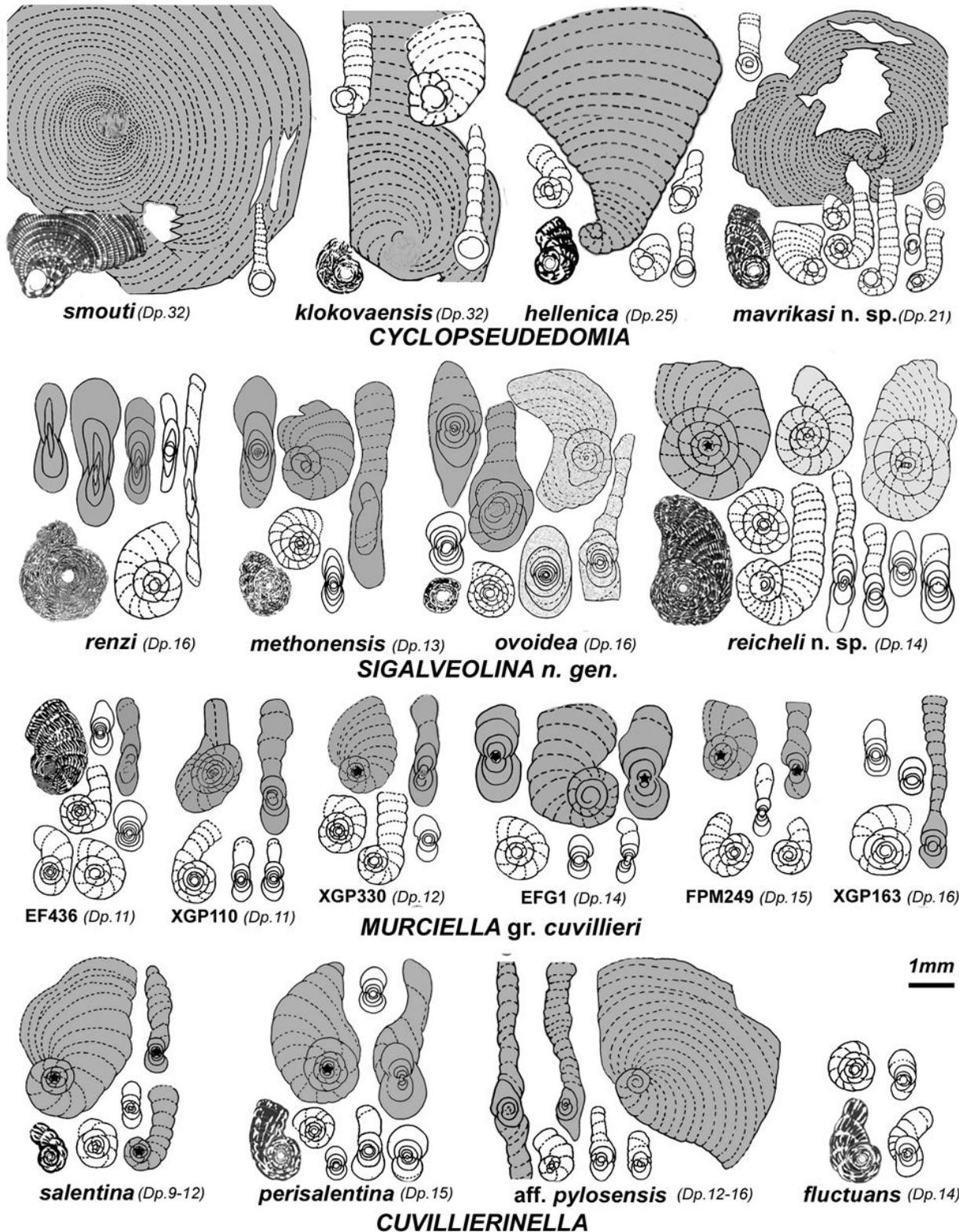


Figure 16 : Architecture comparée de divers taxons de la sous famille Cuvillierinellinae. Chaque espèce ou population est représentée par les sections jugées les plus caractéristiques parmi celles figurées précédemment. Les holotypes sont représentés par leurs photos. Les sections de tests A apparaissent en blanc et la moyenne du diamètre du proloculus (Dp., en centièmes de mm) est donnée à la suite du nom de l'espèce ou de la population ; les sections correspondant éventuellement à une deuxième génération A sont faiblement grisées. Les tests B sont représentés en grisé sombre et comportent une étoile lorsque la section est centrée.

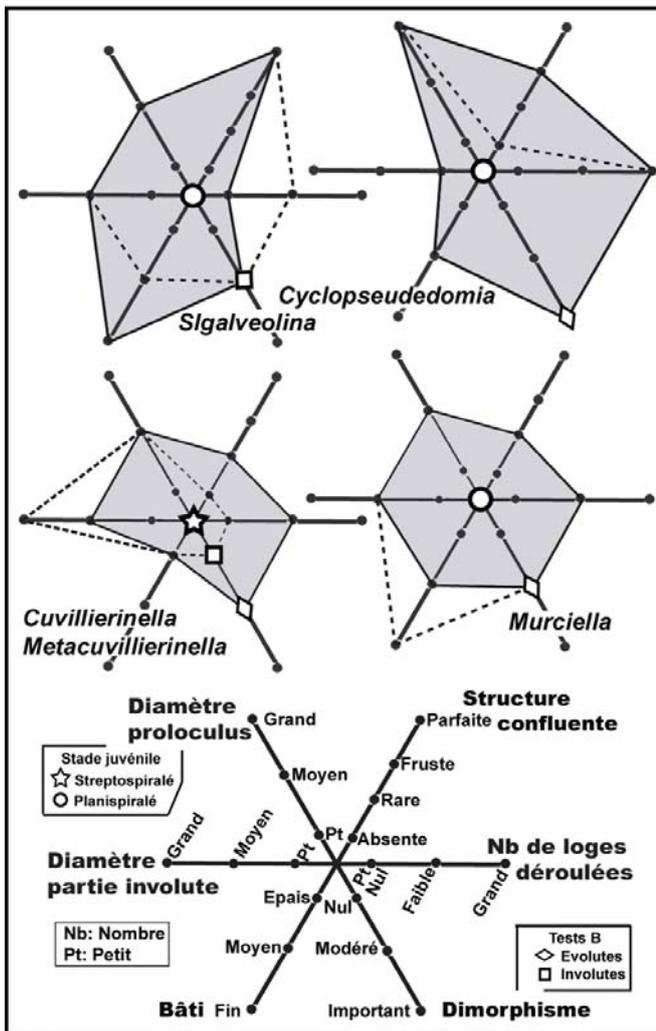


Figure 17 : Diagrammes comparatifs des principales caractéristiques des genres étudiés (tests A). Les genres *Cuvillierinella* et *Metacuvillierinella* (représentés par des figures emboîtées, le second en pointillés), sont résumés d'après FLEURY (2016). Les diagrammes des trois autres genres comportent des lignes pointillées rendant compte de données exceptionnelles, explicitées dans le texte.

8.2 Sur l'origine des Rhapydioninidae : À propos de *Pseudonummolucina* aff. *kalan-tarii* SCHLAGINTWEIT & RASHIDI, 2016 (voir Fig. 9.21-24)

On a signalé précédemment l'association exclusive de cet organisme à *S. ovoidea*, dans deux populations. L'aspect d'ensemble de ces tests est celui d'espèces crétacées rapportées dans le domaine euroasiatique au genre *Pseudonummolucina*, telles que *P. aurigera* CALVEZ, 1988 (espèce type du genre), de l'Albien de France méridionale, une forme indéterminée figurée par DE CASTRO (1987, Fig. 3), du Cénomaniens d'Italie, une autre espèce indéterminée illustrée par HOTTINGER *et al.* (1989, Pl. 22, figs. 1-5) et *P. kalan-tarii* SCHLAGINTWEIT & RASHIDI, 2016, du Maastrichtien d'Iran. Chez ces trois taxons, les auteurs dé-

crivent comme principal trait l'existence d'une ouverture unique allongée bordée de crénulations ("fente en croissant, à bord crénelé", "single aperture with wavy margins", "apertures with numerous short notches ... protruding from the chamber roof and floor"). Ce n'est pas le cas de l'espèce mexicaine *P. pecheuxi* FOURCADE & FLEURY, 2001 (à l'origine vraisemblable des diverses espèces du genre *Praechubbina* des mêmes auteurs), où l'on discerne plutôt 2 niveaux d'ouvertures, comme chez la forme grecque ici décrite. Par ailleurs, aucun des descripteurs des sections citées ne fait allusion à un système de cloisonnement, dont l'existence semble cependant indiquée par la section de la Fig. 15b de SCHLAGINTWEIT et RASHIDI (au sud-sud-ouest du proloculus). C'est ce qui justifie la référence au taxon iranien qui a été choisie pour évoquer l'organisme grec.

On évoquera finalement un cas particulier, unique mais bien connu et illustré (HOTTINGER *et al.*, 1989), celui de *Hellenalveolina tappanae*, d'un type pseudonummoluculinin affirmé par son enroulement streptospiralé, et une ouverture en fente crénelée, doté en outre d'un système de cloisonnement aussi bien développé que chez de typiques Alveolinidae, tels que *Ovalveolina*, par exemple. Il s'agirait d'un exemple remarquable d'aboutissement d'un des cas transitionnels qui viennent d'être évoqués.

Pour notre système de classification, dont la clé réside dans des définitions formelles et des critères distinctifs parfois choisis *a priori* (souvent en raison des informations incomplètes inhérentes à notre discipline), il n'existe en principe aucune analogie entre l'organisme grec et l'iranien. On considérera cependant que ce système fixiste est issu d'un temps où les organismes étaient réputés indépendants les uns des autres, ce qui n'est plus admissible alors que l'accumulation des connaissances nous montre qu'il n'en est rien et que l'on peut souvent entrevoir le détail de leurs relations. C'est-à-dire que, sauf pour les caractères structuraux fondamentaux (ceux qui permettent la distinction entre Alveolinacea et Soritacea, par exemple), tous les détails d'organisation (tels que ceux de l'ouverture), doivent être considérés comme évolutifs et susceptibles de passer d'un type à un autre en continuité sans qu'il soit nécessaire d'y voir plus qu'un ajustement progressif à des contraintes diverses, internes ou environnementales. C'est la raison pour laquelle on ne juge pas ici nécessaire de fonder des distinctions d'ordre générique sur d'éventuelles différences dans la morphologie des ouvertures. De la même manière, l'acquisition d'un cloisonnement se situe dans la logique de ce que, à la suite de REICHEL, on s'attend à trouver chez les entités susceptibles d'avoir conduit des Milolacea à l'organisation propre aux Alveolinacea. Tel qu'il

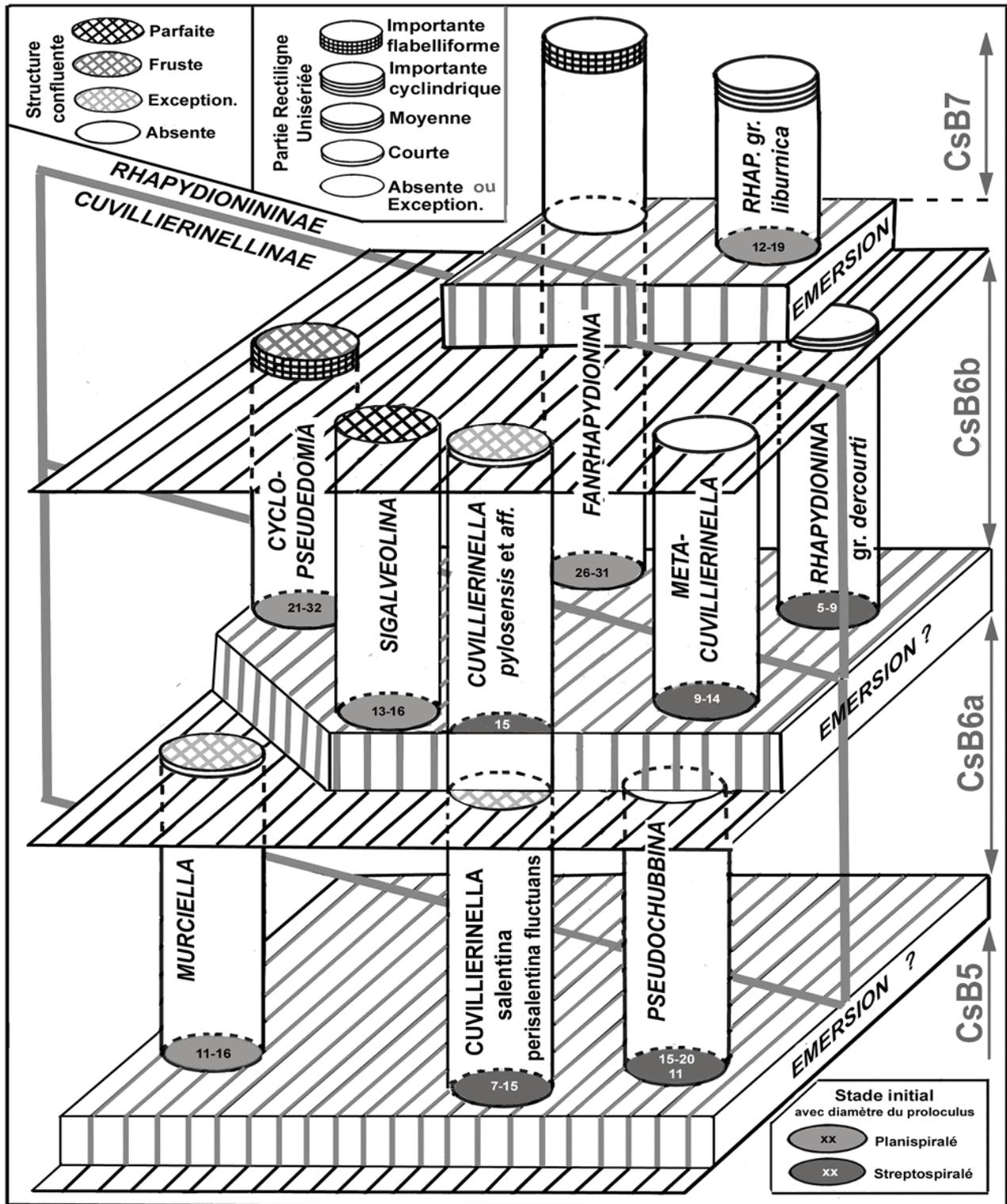


Figure 18 : Principales caractéristiques (tests A) des genres européens de la famille des Rhapydioninidae dans leur cadre stratigraphique. Chaque cylindre représente un espace évolutif défini par les caractères initiaux, l'importance relative des parties enroulées-déroulées et l'endosquelette. Les épisodes d'émersion sont commentés dans le texte.

est ainsi compris, le genre *Pseudonummoloculina* témoignerait des modifications diverses, indépendantes les uns des autres, produites à différentes époques, au sein d'un groupe de Miliolacea pour donner naissance aux divers rameaux qui, les uns

après les autres, depuis le milieu du Crétacé jusqu'à l'Actuel, adoptent le mode d'organisation des Alveolinacea. Il n'y aurait, dans ces conditions, aucune raison de subdiviser ce genre, dont "l'air de famille" est bien marqué, qui représente-



rait simplement un état transitoire, itératif, entre deux modes d'organisation plus stables. Dans ces conditions, ce serait le statut spécifique qui serait le mieux adapté à distinguer les différentes réalisations correspondant à ce stade évolutif. L'organisme qui nous occupe ici serait l'un des témoins de ce type éphémère, lui-même apparemment sans avenir en raison de son âge, mais participant à l'image plus ou moins fidèle de ce que furent ses prédécesseurs, plus heureux dans leur descendance. Ils auraient été trop fugaces pour que nous ayons pu accéder encore à leur connaissance, mais nous pouvons au moins imaginer à quoi ils pourraient ressembler.

8.3 Sur la répartition des Rhapydioninidae : L'influence des variations du milieu.

Les Rhapydioninidae, organismes qui peuplent presque seuls les régions les plus isolées des plates-formes carbonatées du domaine méditerranéen, vivent dans une tranche d'eau toujours peu épaisse et sont donc soumis à toutes les vicissitudes de la vie de la plate-forme, aussi bien d'origine tectonique qu'eustatique.

Les premières, tectoniques, ont été bien documentées par MAVRIKAS (1993) dans le massif du Gavrovo, vers la fin du Crétacé. Cet auteur distingue en particulier deux phases d'âge "santonien supérieur à campanien basal" et "campanien inférieur sommital à campanien supérieur" et une troisième, plus hypothétique, "fini crétacée" ; ces phénomènes ne sont pas précisément calibrés par rapport aux zones CsB et ne peuvent donc pas être pris en compte pour juger de leur influence sur les limites de ces zones. Ils soulignent cependant une grande instabilité, qui semble être assez générale dans l'ensemble des plates-formes adriatico-égéennes, d'après l'examen des données bibliographiques.

Par ailleurs, des périodes d'émersion, interprétées comme d'origine eustatique apparaissent probables. L'une d'elles est documentée sur le terrain en Grèce (LANDREIN, 2001 ; LANDREIN *et al.*, 2001), entre les zones CsB6b et CsB7. Une autre, non encore observée sur le terrain, semble probable entre les zones CsB6a et CsB6b, en raison du changement drastique qui s'opère dans les peuplements de Rhapydioninidae. Il est possible même que la zone CsB6a corresponde à une lacune de sédimentation ou à une ablation dans certaines régions : c'est ainsi que l'on peut tenter de rendre compte de l'absence des témoins de cette zone dans le massif de Pylos-Méthoni, où pourtant les carbonates campano-maastrichtiens affleurent largement (FLEURY *et al.*, 1978). Une autre encore, envisagée par HEBA *et al.* (2009) en Albanie, est possible entre les zones CsB5 et CsB6 ; celle-ci serait la cause de la disparition (au moins locale) des organismes présents sur la plate-forme depuis le Turonien-Coniacien, au profit des Rhapydioninidae. On notera encore que STEU-

BER & SCHLÜTER (2012) dénombrent au cours du Campanien plusieurs discontinuités dans la distribution stratigraphique des rudistes, qui seraient corrélées à des périodes d'abaissement du niveau marin.

La Figure 18 donne un tableau d'ensemble de l'évolution régionale des Rhapydioninidae, tenant compte des éventualités précédemment exprimées et admettant que chaque zone soit strictement limitée par les conséquences de phénomènes d'origine eustatique. Les données qui y sont consignées, réduites aux tests A, restent fragiles dans la mesure où les genres réunissent en général les traits de plusieurs espèces distinguées par des nuances affectant ces caractères ; la représentation est d'autant plus approximative que les genres (et *a fortiori* les espèces qu'ils englobent) n'ont pas nécessairement une durée de vie correspondant à l'entière période de temps de la zone dans laquelle ils sont reconnus. De telles incertitudes rendent aléatoire les possibilités d'utilisation de la zonation proposée ici dans des régions qui pourraient n'avoir pas connu les mêmes vicissitudes avec la même acuité. On notera comme un indice de cette difficulté les sections de "*Cuvillierinella* ? sp." (ou éventuellement *Meticuvillierinella* ?) figurées par SCHLAGINTWEIT et RASHIDI (2016), en provenance de couches bien postérieures à l'apparition de *Omphalocyclus macroporus* et *Loftusia* sp. dans le Zagros Iranien. La Figure 18 exprime donc un état schématique des connaissances et des hypothèses, dont on peut attendre de substantielles améliorations, mais seulement au prix de précises études de terrain.

Remerciements

L'auteur doit beaucoup à de nombreux collègues et amis. D'une part ceux qui lui ont fait confiance et aidé à obtenir les moyens destinés à la poursuite d'un but lointain et apparemment utopique, qui consistait à tenter la synthèse d'un groupe peu répandu, dispersé et d'accès incommodé ; il s'agit de Jacques PAQUET, Jean DERCOURT et Hervé CHAMLEY, tour à tour directeurs de l'UFR des Sciences de la Terre de l'Université de Lille 1 et/ou de diverses équipes associées au CNRS. D'autre part, ceux qui, sur le terrain, ou plus centrés sur la micropaléontologie ou la sédimentologie, tels Paul BERNIER, Michel BONNEAU, Irfan CİBAJ, Piero DE CASTRO, Patrick DE WEVER, Danielle DECROUEZ, Éric FOURCADE, Claude GUERNET, Grigor HEBA, Alexandra et Spyros LEKKAS, Jean-Paul LOREAU, François MICHAUD, Madeleine NEUMANN, Jacques SIGAL et François THIÉBAULT, ont été d'un grand soutien matériel et/ou psychologique au cours des années. Marie-Béatrice FOREL a eu l'amabilité et le courage de rechercher et trouver la piste du matériel type de *Murciella cuvillieri* mal aiguillé lors de son dépôt. En outre, les Rédacteurs en chef et Secrétaires de rédaction des revues ayant accep-



té d'accueillir des notes volumineuses peu rémunératrices en termes d'audience ont également puissamment participé à la réalisation d'un projet porté pendant presque un demi-siècle. Michel SEPTFONTAINE a usé avec modération de son pouvoir de rapporteur et a su exprimer clairement sa compréhension des idées et principes diffus dans ce texte. À tous et toutes : merci.

Références bibliographiques

- BERNIER P. & FLEURY J.-J. (1980).- La plate-forme carbonatée de Gavrovo-Tripolitza (Grèce). Évolution des conditions de sédimentation au cours du Mésozoïque.- *Géologie méditerranéenne*, Marseille, t. VII, n° 3, p. 247-259.
- BIGNOT G. (1971).- Contribution à l'étude des espèces liburniennes des genres *Rhapydionina* STACHE, 1913 et *Rhipidionina* STACHE, 1913.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 13, n° 4, p. 222-236.
- BIGNOT G. (1972).- Recherches stratigraphiques sur les calcaires du Crétacé supérieur et de l'Éocène d'Istrie et des régions voisines.- Thèse, Université Paris VI, *Travaux du Laboratoire de Micropaléontologie*, n° 2, 354 p.
- CALVEZ H. (1988).- *Pseudonummoloculina aurigera* n. gen., n. sp. et *Dobrogelina ? angulata* n. sp. Deux foraminifères nouveaux de l'Albien calcaire des Pyrénées franco-espagnoles.- *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. spécial 2 (Benthos '86), p. 391-399.
- CAUS E. & CORNELLA A. (1981).- *Calveziconus lecalvezae* n.gen. n.sp., Orbitolinidé campanien de la bordure méridionale des Pyrénées.- *Cahiers de Micropaléontologie*, Paris, vol. 4, p. 27-34.
- CHIOCCHINI M. & MANCINELLI A. (2001).- *Sivasella monolateralis* SIREL & GUNDUZ, 1978 (Foraminifera) in the Maastrichtian of Latium (Italy).- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 44, n° 4, p. 267-277.
- CHRISTODOULOU G. (1967).- Contribution to the geology of the Astypalaea island.- *Annales de l'Université Aristote*, Thessalonique, vol. 10, p. 171-180.
- COLALONGO M.L. (1963).- *Sellialveolina viallii* n. gen., n. sp. di Alveolinid cenomaniano dell'Appenninino meridionale.- *Giornale di Geologia* (Serie 2a), Bologna, vol. XXX (1962), p. 361-371.
- CVETKO B., GUŠIĆ I. & SCHROEDER R. (1997).- *Reticulinella fleuryi* (Foraminifera) from the Upper Cretaceous (Upper Santonian - Middle Campanian) of the island of Brač, Croatia.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 40, p. 131-139.
- CVETKO B., GUŠIĆ I., JELASKA V. & BUKOVIĆ D. (2001).- Stratigraphy and microfacies of the Upper Cretaceous Pučišća Formation, Island of Brač, Croatia.- *Cretaceous Research*, vol. 22, p. 591-613.
- DE CASTRO P. (1966).- Sulla presenza di un nuovo genere di Endothyridae nel Cretacico superiore della Campania.- *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli*, vol. 75, p. 1-33.
- DE CASTRO P. (1971).- Osservazioni su *Raadshoovenia* VAN DEN BOLD e i suoi rapporti col nuovo genere *Scandonea* (Foraminifera, Miliolacea).- *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli*, vol. 80, p. 161-236.
- DE CASTRO P. (1987).- On some foraminifera and algae in Apennine Upper Cretaceous and Paleocene.- *Memorie della Società Geologica Italiana*, Roma, vol. 40, p. 109-124.
- DE CASTRO P. (1988).- Les Alvéolines du Crétacé d'Italie.- *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. Spécial 2 (Benthos '86), p. 401-416.
- DE CASTRO P. (1990).- Osservazioni paleontologiche sul cretacico della località-tipi di *Raadshoovenia salentina* e su *Pseudochubbina* n. gen.- *Quaderni dell'Accademia pontaniana*, Napoli, 10, p. 1-116.
- DE CASTRO P., DROBNE K. & GUŠIĆ I. (1994).- *Fleuryana adriatica* n. gen., n. sp. (Foraminifera) from the uppermost Maastrichtian of the Brač Island (Croatia) and some other localities on the Adriatic Carbonate Platform.- *Razprave IV. razreda SAZU*, Ljubljana, vol. 35, n° 8, p. 129-149.
- DECROUZÉ D. & RADOIČIĆ R. (1977).- *Nummuloculina irregularis* n. sp., nouveau foraminifère du Sénonien (Santonien) de la Serbie occidentale (Dinarides yougoslaves).- *Notes du Laboratoire de Paléontologie de l'Université de Genève*, n° 7, p. 1-5.
- FLEURY J.-J. (1970).- Le Sénonien et l'Éocène à microorganismes benthoniques du Klokova (Zone du Gavrovo, Akarnanie, Grèce continentale).- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 13, n° 1, p. 30-44.
- FLEURY J.-J. (1974).- Contribution à la connaissance des Rhapydionininae (Foraminifères, Alveolinidae) crétacés.- *Geobios*, Villeurbanne, vol. 7, n° 4, p. 307-322.
- FLEURY J.-J. (1977).- Deux Rhapydionininae (Foraminifères, Alveolinidae) d'affinités américaines dans le Crétacé supérieur de Grèce (Zone de Gavrovo-Tripolitza).- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 20, n° 2, p. 77-90.
- FLEURY J.-J. (1979a).- Le genre *Murciella* (Foraminifère, Rhapydionininae), dans le Crétacé supérieur de Grèce (zone de Gavrovo-Tripolitza).- *Geobios*, Villeurbanne, vol. 12, n° 2, p. 149-185.
- FLEURY J.-J. (1979b).- À propos d'une nouvelle espèce du Crétacé terminal de Grèce. Place du genre *Cyclopsseudedomia* parmi les Rhapydionininae (Foraminifères, Alveolinidae).- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 22, n° 1, p. 19-28.
- FLEURY J.-J. (1980).- Les zones de Gavrovo-Tripolitza et du Pinde-Olonos (Grèce continentale et



- Péloponnèse du Nord). Evolution d'une plate-forme et d'un bassin dans leur cadre alpin.- *Société géologique du Nord*, Lille, Publication 4, 651 p.
- FLEURY J.-J. (1984).- *Senalveolina aubouini*, n. gen., n. sp., Alveolinidae nouveau du Sénonien de Grèce.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 27, n° 3, p. 171-188.
- FLEURY J.-J. (2014).- Données nouvelles sur *Rhapydionina* STACHE, 1913 et *Fanrhapydionina* n. gen., un groupe de Rhapydioninidae (Alveolinacea, Foraminifera) foisonnant en région périadriatique au Campanien-Maastrichtien.- *Geodiversitas*, Paris, vol. 36, n° 2, p. 173-208.
- FLEURY J.-J. (2016).- *Cuvillierinella salentina* (Foraminifera, Rhapydioninidae) and its kinship in the Western Mediterranean during the Campanian-Maastrichtian.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 59, p. 200-224.
- FLEURY J.-J., THIÉBAULT F. & TSOFLIAS P. (1978).- Stratigraphie et structure du Massif de Pylos (Zone de Gavrovo-Tripolitza, Péloponnèse sud-occidental, Grèce).- *Annales de la Société géologique du Nord*, Lille, vol. 98, p. 223-232.
- FLEURY J.-J. & FOURCADE É. (1987).- Un nouvel Alveolinidae du Paléocène-Éocène inférieur du Mexique. Ses affinités avec les genres *Murciella* et *Yaberinella*.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 30, n° 2, p. 91-110.
- FLEURY J.-J. & FOURCADE É. (1990).- La super-famille Alveolinacea (foraminifères) : Systématique et essai d'interprétation phylogénétique.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 33, n° 3-4, p. 241-268.
- FOURCADE É. (1966).- *Murciella cuvillieri* n. gen., n. sp., nouveau foraminifère du sud-est de l'Espagne.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 9, n° 3, p. 147-155.
- FOURCADE É. & FLEURY J.-J. (2001).- Origine, évolution et systématique de *Praechubbina* n. gen., foraminifère Alveolinacea de Crétacé supérieur du Guatemala et du Mexique.- *Revue de Micropaléontologie*, Paris, vol. 44, n° 2, p. 125-157.
- FRIJA G., PARENTE M., DI LUCIA M. & MUTTI M. (2015).- Carbon and strontium isotope stratigraphy of the Upper Cretaceous (Cenomanian-Campanian) shallow-water carbonates of southern Italy: Chronostratigraphic calibration of larger foraminifera stratigraphy.- *Cretaceous Research*, vol. 53, p. 110-139.
- GUŠIĆ I. & JELASKA V. (1990).- Upper Cretaceous stratigraphy of the Island of Brač.- *Jugoslavenska akademija znanosti I umjetnosti, Institut za geološka Istraživanja, OOUR za Geologiju*, Zagreb, 160 p.
- HAMAOU M. & FOURCADE E. (1973).- Révision des Rhapydionininae (Alveolinidae, Foraminifères).- *Bulletin du Centre de Recherche SNPA*, Pau, vol. 7, n° 2, p. 361-435.
- HEBA G. (2008).- Évolution de la plate-forme carbonatée de Kruja en Albanie, du Crétacé à l'Éocène.- Thèse, Université du Québec, Montréal et Chicoutimi, 196 p.
- HEBA G. & PRICHONNET G. (2009).- L'instabilité finicrétacé-Éocène de la marge passive d'Apulie en Albanie (plate-forme carbonatée de Kruja) et ses impacts sur la sédimentation.- *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, vol. 180, n° 5, p. 431-448.
- HEBA G., PRICHONNET G. & EL ALBANI A. (2009).- Meteoric diagenesis of Upper Cretaceous and Paleocene-Eocene shallow-water carbonates in the Kruja platform (Albania): geochemical evidence.- *Geologica carpathica*, Bratislava, vol. 60, n° 2, p. 165-179.
- HENSON F.R.S. (1948).- Larger imperforate Foraminifera of south-western Asia.- *British Museum of Natural History*, London, 127 p.
- HOTTINGER L. (1960).- Recherche sur les Alvéolines paléocènes et éocènes.- *Mémoires de la Société paléontologique suisse*, Basel, vol. 75-76, 232 p.
- HOTTINGER L., DROBNE K. & CAUS E. (1989).- Late Cretaceous, large, complex miliolids (Foraminifera) endemic in the Pyrenean faunal province.- *Facies*, Erlangen, vol. 21, n° 1, p. 99-134.
- LANDREIN P. (2001).- Fonctionnement sédimentaire et diagenèse d'une plate-forme carbonatée isolée du Crétacé supérieur: la zone de Gavrovo-Tripolitza (Grèce).- Thèse Doctorat, Université de Bourgogne, Dijon 154 p.
- LANDREIN P., LOREAU J.-P. & FLEURY J.-J. (2001).- Émersion généralisée intra-maastrichtienne de la plate-forme de Gavrovo-Tripolitza (Grèce), effets sur les populations de foraminifères Rhapydionininae.- *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, vol. 172, n° 1, p. 85-98.
- LEE J.J. & ANDERSON O.R. (1991).- Symbiosis in foraminifera. In: LEE J.J. & ANDERSON O.R. (eds.), *Biology of foraminifera*.- Academic press, London, p. 157-220.
- LE GOFF J., CEREPI A., GHYSELS G., SWENNEN R., LOISY C., HEBA G., EL DESOUKY H. & MUSKA K. (2015).- Meter-scale cycles as a proxy for the evolution of the Apulian Carbonate Platform during the late Cretaceous (Llogora Pass, Albania).- *Facies*, Erlangen, vol. 61, p. 21-47.
- LUPERTO SINNI E. (1966).- Nuovo genere di foraminifero del Senoniano delle Murge.- *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, Milano, vol. 4, n° 2, p. 263-268.
- LUPERTO SINNI E. & RICCHETTI G. (1978).- Studio micropaleontologico-stratigraphico di una successione carbonatica del Cretaceo superior rilevata nel sottosuolo delle Murge sud-orientali.- *Rivista Italiana Paleontologica*, Milano, vol. 84, n° 3, p. 561-666.



- MAVRIKAS G. (1993).- Évolution crétacée-éocène d'une plate-forme carbonatée des Héliénides externes. La plate-forme des Ori Valtou ("massif du Gavrovo"), zone de Gavrovo-Tripolitza (Grèce continentale).- *Société géologique du Nord*, Lille, Publication 20, 239 p.
- MAVRIKAS G., FLEURY J.-J. & FOURCADE É. (1994).- Implications paléobiogéographiques de la présence de *Pseudedomia* (Foraminifère) dans le Maastrichtien méditerranéen.- *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Série II)*, Paris, vol. 318, p. 849-855.
- PAPETTI L. & TEDESCHI D. (1965).- Nuovo genere di foraminifero del Santoniano superior.- *Geologica Romana*, vol. 4, p. 119-128.
- PARENTE M. (1994).- A revised stratigraphy of the Upper Cretaceous to Oligocene units from southeastern Salento (Apulia, southern Italy).- *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, Milano, vol. 33, n° 2, p. 155-170.
- PÊCHEUX J.-F. (1984).- Le Sénonien supérieur-Tertiaire du Chiapas (SE Mexique) et ses macroforaminifères.- Thèse 3^e Cycle, Université de Nice, 154 p.
- PÊCHEUX J.-F. (2002).- Des Miliolacea aux Alveolinacea (grands Foraminifères): la faune du Crétacé supérieur et du Tertiaire inférieur du Chiapas (S.E. Mexique).- *Geobios*, Villeurbanne, vol. 35, p. 469-488.
- REICHEL M. (1936).- Étude sur les Alvéolines. *Mémoires de la Société paléontologique suisse*, Basel, vol. 57, n° 4, p. 1-93.
- REICHEL M. (1937).- Étude sur les Alvéolines. *Mémoires de la Société paléontologique suisse*, Basel, vol. 59, n° 3, p. 95-147.
- REICHEL M. (1953).- Les caractères embryonnaires de *Subalveolina*.- *Eclogae geologicae Helveticae*, Basel, vol. 40, n° 2, p. 256-262.
- REICHEL M. (1964).- Alveolinidae. In: LOEBLICH A.R. & TAPPAN H. (eds.), Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera. In: MOORE R.C. (ed.), Treatise in Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2.- The Geological Society of America, Tulsa, and The University of Kansas Press, Lawrence, p. C503--510.
- REINA A. & LUPERTO-SINNI E. (1993).- Considerazioni chronostratigrafiche e paleogeografiche sui calcari a *Rhapydionina liburnica* affioranti nei dintorni di Veglie (Salento, Puglia).- *Bollettino della Società Geologica Italiana*, Roma, vol. 112, p. 273-279.
- ROBINSON E. (1968).- *Chubbina*, a new Cretaceous Alveolinid genus from Jamaica and Mexico.- *Palaentology*, London, vol. 11, n° 4, p. 526-534.
- ROBINSON E. (1993).- Some imperforate Larger Foraminifera from the Paleogene of Jamaica and the Nicaragua Rise.- *Journal of Foraminiferal Research*, Lawrence, vol. 23, n° 1, p. 47-65.
- SCHLAGINTWEIT F. & RASHIDI K. (2016).- Some new and poorly known benthic foraminifera from Late Maastrichtian shallow-water carbonates of the Zagros zone, SW Iran.- *Acta palaeontologica romaniae*, vol. 12, n° 1, p. 53-70.
- SCHLÜTER M., STEUBER T. & PARENTE M. (2008).- Chronostratigraphy of Campanian-Maastrichtian platform carbonates and rudist associations of Salento (Apulia, Italy).- *Cretaceous Research*, vol. 29, p. 100-114.
- SIGAL J. (1952).- Ordre des foraminifères. In: PIVETEAU J. (éd.), *Traité de paléontologie*. vol. 1.- Masson, Paris, p. 133-178 & 192-301.
- SIGAL J. (1966).- Le concept taxinomique de spectre. Exemples d'application chez les Foraminifères. Propositions de règle de nomenclature.- *Société géologique de France*, Paris, Mémoire hors-série 3, 126 p.
- SIGAL J. (1989).- Les recherches sur les foraminifères fossiles en France des environs de 1930 à l'immédiat après-guerre.- *Société géologique du Nord*, Lille, Publication 16, 161 p.
- SMOUT A.H. (1963).- The genus *Pseudedomia* and its phyletic relationships, with remarks on *Orbitolites* and other complex foraminifera. In: KONIGSWALD E.V. (ed.), *Evolutionary trends in Foraminifera*.- Elsevier, Amsterdam, p. 224-281.
- STACHE G. (1889).- Die Liburnische Stufe und deren Grenzhorizonte.- *Abhandlungen des Geologischen Reichsanstalt*, Wien, Band 13, 170 p.
- STEUBER T. & SCHLÜTER M. (2012).- Strontium isotope stratigraphy of Upper Cretaceous rudist bivalves : biozones, evolutionary patterns and sea-level change calibrated to numerical ages.- *Earth Science Reviews*, vol. 114, p. 42-60.
- TORRE M. (1967).- Alcuni foraminiferi de Cretacico superior della penisola Sorrentina.- *Bollettino della Società dei Naturalisti in Napoli*, vol. 75, p. 409-429.
- VAN DEN BOLD W.A. (1946).- Contribution to the study of Ostracoda with special reference to the Tertiary and Cretaceous microfauna of the Caribbean region.- Thèse, Rijks-Univ. Utrecht, De Bussy, Amsterdam, 167 p.
- VELIĆ I. (2007).- Stratigraphy and paleobiogeography of Mesozoic benthic Foraminifera of the Karst Dinarides (SE Europe).- *Geologica Croatica*, Zagreb, vol. 60, n° 1, p. 1-113.
- VICEDO V. (2008).- Morfoestructura de los generos cretácicos de los Rhapydioninidae (Foraminifera).- Tesis Doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, Bellaterra, 168 p.
- VICEDO V., AGUILAR-LEKKAS M., CAUS. E. & HOTTINGER L. (2009).- Fusiform and laterally compressed alveolinaceans (Foraminiferida) from both side of the Late Cretaceous Atlantic.- *Neues Jahrbuch für geologie und Paleontologie*, Frankfurt am Main, vol. 253, n° 2-3, p. 229-247.



- VICEDO V., FRIJIA G., PARENTE M. & CAUS E. (2011).- The late Cretaceous genera *Cuvillierinella*, *Cyclopseudedomia*, and *Rhapydionina* (Rhapydioninidae, Foraminiferida) in shallow-water carbonates of Pylos (Peloponnese, Greece).- *Journal of Foraminiferal Research*, Lawrence, vol. 41, n° 2, p. 167-181.
- ZAMBETAKIS-LEKKAS A. (1988).- Biostratigraphie de la série crétacée de la zone de Tripolitza dans le massif du Mainalon (Péloponnèse central, Grèce).- *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol. Spécial 2 (Benthos '86), p. 477-482.