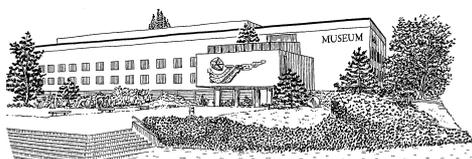


R E V U E D E PALÉOBIOLOGIE

ISSN 1661-5468

VOL. 28, N° 1, 2009



Muséum d'Histoire Naturelle • Ville de Genève • Suisse

Description de nouvelles Gilianelles (microproblematica) et de leurs expansions ; identité, classification, évolution, distribution, biologie au Crétacé Supérieur

Gilles Serge ODIN¹

Résumé

La section du stratotype de limite du Campanien-Maastrichtien à Tercis près de Dax (SO, France) a livré 11 nouveaux taxons de Gilianelles (Protozoaires Rhizopodes microproblematica) : *Tercensella carinata* nov. sp., *Tercensella* sp. A nov. sp., *Tercensella* sp. B nov. sp., *Aturella edentula antecessor* nov. ssp., *Aturella edentula successor* nov. ssp., *Tetratropis medicamen* nov. sp., *Pennigerella?* sp. A nov. sp., *Coraliella mortarium* nov. sp., *Coraliella cantharella* ssp. c nov. ssp., *Coraliella apedata* nov. sp., *Coraliella delicata* nov. sp. Deux taxons précédemment décrits ont été réattribués à des genres différents *Coronadinium vitilis* (ex- *Corbella* ODIN, 2008a) ; *Scutellella terrina* (ex- *Tetratropis* BISON *et al.*, 2004). Deux genres ont été émendés : *Tetratropis* (WILLEMS, 1990), *Coronadinium* (WILLEMS, 1994). Réattribution et émendation ont été rendues nécessaires par l'étude critique de travaux qui avaient décrits des Gilianelles en tant que kystes de Dinoflagellés, une interprétation rejetée ici après argumentation. La variété des formes de Gilianelles suggère une classification en 5 tribus différenciées d'après la morphologie des tests et la nature de leurs expansions dont l'examen systématique a permis de distinguer 4 sortes : - creuses en épines formées d'un assemblage de lamelles ; - pleines en épines formées d'un cylindre ; - en cornières formées d'un assemblage de lames ; - en collerettes formées de lames circulaires. Morphologie et expansions suggèrent un mode de vie planctonique au moins temporaire de certaines espèces, d'autres étaient plus probablement benthiques parmi lesquelles certaines vivaient sur un fond parcouru de courants.

Au cours d'une évolution suivie sur environ 12 Ma les Gilianelles livrent de remarquables exemples de lignées évolutives. L'examen des derniers niveaux du Maastrichtien a permis, outre la découverte de nouvelles espèces, de confirmer la réalité d'une crise biologique identifiée chez les Gilianelles vers 73 Ma et liée à la présence d'un micro-organisme commensal (ODIN, 2009). La répartition paléogéographique du groupe fossile défini à Tercis a été étendue depuis le nord de l'Espagne jusqu'au nord de l'Allemagne et jusqu'au Golfe du Mexique dans les faciès de plate-forme. La répartition stratigraphique actuellement connue débute au Coniacien moyen et finit au Maastrichtien terminal.

Une annexe reprend la taxonomie d'un autre microproblematica attribué ici aux Rhizopodes : *Tubellus hunzikeri* ODIN, 2008a nov. gen. et d'une espèce voisine d'Allemagne du Nord *Tubellus pyramidalis* (WILLEMS, 1994), nov. comb.

Mots-clés

Microproblematica, Gilianelles, Crétacé supérieur, Dinoflagellés calcaires, Evolution, Taxonomie, Aquitaine, Espagne, Allemagne, Golfe du Mexique.

Abstract

Description of new Gilianelles (microproblematica) and their expansions; identity, classification, evolution, distribution, biology in the Upper Cretaceous. - Eleven new taxa of Gilianelles (Protozoans, Rhizopods, microproblematica) were found in the Campanian-Maastrichtian stratotype section at Tercis near Dax (SW France): *Tercensella carinata* nov. sp., *Tercensella* sp. A nov. sp., *Tercensella* sp. B nov. sp., *Aturella edentula antecessor* nov. ssp., *Aturella edentula successor* nov. ssp., *Tetratropis medicamen* nov. sp., *Pennigerella?* sp. A nov. sp., *Coraliella mortarium* nov. sp., *Coraliella cantharella* ssp. c nov. ssp., *Coraliella apedata* nov. sp., *Coraliella delicata* nov. sp.. Two previously described taxa are reassigned to different genera *Coronadinium vitilis* (ex- *Corbella* ODIN, 2008a) ; *Scutellella terrina* (ex- *Tetratropis* BISON *et al.*, 2004). Two genera are emended: *Tetratropis* (WILLEMS, 1990), *Coronadinium* (WILLEMS, 1994). The latter changes were found necessary following the critical study of previous works where Gilianelles were assigned to Dinoflagellate cysts, an assignation which is rejected following appropriate discussion. A classification into 5 Tribes is suggested according to the morphology of the tests, the presence and the structure of their expansions - in hollow spines formed with lamellae, - in filled cylindrical spines - in angles - in circular collarettes. According to the morphology of the tests and their expansions, many Gilianelles can be suspected to be part of the plankton at least for some time, others lived in the benthos, some of them being adapted to the presence of bottom currents.

During a 12 Ma long evolution, Gilianelles display significant examples of lineages. The study of the latest levels of the Maastrichtian lead to the identification of 4 new species but also to confirm the actual biological crisis of the group located at about 73 Ma and connected to the association of a commensal micro-organism (ODIN, 2009). Out of SW France, the geographical distribution is now expanded to the South (North Spain) and far to the North (North Germany) and to the Gulf of Mexico in platform facies. The stratigraphical distribution is now established from the Middle Coniacian to the latest Maastrichtian.

¹ 47 avenue C. Fabien, 94400 Vitry-sur-Seine, France

Adresse courriel : gilles.odin@upmc.fr ; site <http://www-sst.unil.ch/research/meta/GSO/>

An appendix revisits the taxonomy of another microproblematica newly interpreted as a Rhizopod: *Tubellus hunzikeri* (ODIN, 2008a) nov. gen. and a near form, *Tubellus pyramidalis* (WILLEMS, 1994) nov. comb.

Key words

Microproblematica, Gilianelles, Upper Cretaceous, calcareous Dinoflagellate cysts, Evolution, Taxonomy, Aquitaine, Spain, Germany, Gulf of Mexico.

I. INTRODUCTION

Le site de la Grande Carrière de Tercis (SO France) a fait l'objet de multiples études. Les plus récentes (1992-2001) ont été réalisées afin de rassembler des résultats diversifiés sur une série stratigraphique complète recouvrant une large portion des terrains campano-maastrichtiens autour de la limite entre ces étages (ODIN, 2001a). Une nouvelle définition de la limite Campanien-Maastrichtien a ainsi pu être proposée (ODIN *et al.*, 1996; ODIN, 2001b) et adoptée par la communauté internationale (ODIN & LAMAURELLE, 2001).

Bien que les recherches aient été effectuées par 70 auteurs, c'est seulement plusieurs années plus tard que fut découverte une série impressionnante de microfossiles d'affinité problématique grâce d'une part à l'utilisation de dissociations par l'acide acétique (acétolyse) des couches carbonatées indurées et, d'autre part, à l'examen particulier de fractions granulométriques fines (80 à 250 μm essentiellement).

Dans un premier temps, l'observation approfondie de ces microproblematica de Tercis a montré qu'une majorité présentait suffisamment de points communs – et originaux dans leur ensemble – pour proposer la création d'une nouvelle unité taxonomique de rattachement incertain (ODIN, 2007). Une espèce type: *Gilianella stellata* ODIN, 2007 fut nommée et illustrée pour ce groupe baptisé Gilianelles caractérisé par un «test carbonaté, uniloculaire, de taille régulièrement comprise entre 70 et 200 μm (...) composé d'un corps à symétrie axiale fondamentale, parfois modifiée en une symétrie radiaire par le développement d'expansions rayonnantes» et pourvus d'un orifice unique (ODIN, 2007).

A la suite de cette proposition, la modélisation de 36 formes a été entreprise ainsi que des compléments d'examen au microscope électronique à balayage (ODIN & LETHIERS, 2006). Ces nouvelles études ont conduit à préciser la morphologie de l'ensemble des microproblematica de Tercis mais aussi à compléter la définition du groupe particulier des Gilianelles parmi eux. Le microscope électronique révèle que les Gilianelles ont une paroi du test composée d'une couche préservée unique. L'aspect de surface en réseau évoque, par sa variété comme par son dessin, les mailles des napperons réalisés au crochet; cette nanostructure de surface en napperon caractérise les Gilianelles.

La concrétisation taxonomique de ces microproblematica a fait l'objet d'un travail dans lequel 54 microproblematica dont 44 Gilianelles sont nommés (ODIN, 2008a);

ces dernières sont alors rattachées aux Protozoaires Rhizopodes. Certains des microproblematica définis à Tercis furent retrouvés avec la même distribution stratigraphique en Espagne suggérant que ces restes pourraient être utilisés pour une application biostratigraphique (corrélation et datation, ODIN, 2008b). On se propose, dans ce nouveau travail, de compléter d'abord l'illustration du groupe des Gilianelles

1. en illustrant les expansions qui faciliteront la proposition d'une classification basée sur la morphologie du corps et des expansions;
2. en décrivant quelques nouvelles formes observées dans la section type;
3. en décrivant les formes observées dans les couches du Maastrichtien supérieur, au-dessus de la section type.

Grâce à ces informations complémentaires des considérations sur l'identité du groupe seront proposées notamment vis-à-vis des kystes de Dinoflagellés dont les Gilianelles diffèrent significativement, sur leur évolution rapide, sur leur distribution et sur leur biologie.

II. PRÉSENTATION DU GROUPE

II.1. Matériel

Le matériel illustré dans ce travail provient du site géologique de Tercis, environ 6 km au SO du centre de Dax. Dans cette carrière, diverses sections sont disponibles. La principale, constituée des anciens fronts d'exploitation, épaisse d'environ 175 m (ODIN & ODIN, 1994), renferme des sédiments carbonatés de plate-forme qui encadrent largement la limite Campanien-Maastrichtien; c'est la section de la Grande Carrière de Tercis. C'est là qu'ont été décrites toutes les espèces de Gilianelles de nos précédents travaux (ODIN, 2007; ODIN, 2008a; ODIN, 2009; ODIN & LETHIERS, 2006) entre la cote -5,0 située 5 m sous les niveaux les plus anciens exploités par la carrière jusqu'à la cote +172 située environ 177 mètres au-dessus tandis que la limite d'étage a été définie à la cote +115,2. Stratigraphiquement sous cette section principale, des sédiments affleurent de façon discontinue sur une cinquantaine de mètres et l'on y a trouvé, de haut en bas, des faunes côtières caractérisant le Campanien moyen, le Coniacien, le Turonien et le Cénomaniens mais aucun microproblematica n'y a encore été observé en dessous des niveaux sommitaux entre les cotes 0 et -10 dans des faciès plus profonds identiques à ceux de la Grande Carrière.

Stratigraphiquement au-dessus de cette section principale qui constitue la section type pour la définition de la limite Campanien-Maastrichtien, une section dite section de Bédât est présente en dehors de la carrière, au-dessus d'une lacune de visibilité; les sédiments carbonatés de plate-forme qu'on y trouve couvrent le Maastrichtien supérieur jusqu'au Danien inférieur, la limite entre ces deux étages étant caractérisée par un banc durci (silicifié) redressé verticalement nommé localement le mur de Bédât (ODIN, 2001c). Il y a là près de 40 m de sédiments représentant un peu plus d'1,5 Ma de dépôts précédant la limite Crétacé-Paléogène. Les cotes y ont été mesurées depuis le sommet en mètres approximatifs et les cotes correspondantes sont notées négativement B-. Des formes de Gilianelles absentes dans les couches plus anciennes y ont été isolées dans 6 niveaux aux cotes B-6,9; B-9,6; B-16,5; B-24,8; B-29,5; B-38,6. Les microproblematica décrits dans ce travail ont été obtenus après dissociation des sédiments par acétolyse et leur abondance respective est discutée à propos de chaque taxon.

II.2. Terminologie

La terminologie utilisée pour décrire l'organisation des tests nécessite l'illustration de deux modèles. Cette terminologie est volontairement sans rapport avec une terminologie déjà établie pour un autre groupe car les Gilianelles ne peuvent pas encore être rattachées, parmi les Rhizopodes, à un groupe déjà établi de microfossiles ni à des formes actuelles. Le premier modèle (ODIN, 2007) est caractérisé par un développement semblable du test de part et d'autre d'un équateur. La Figure 1 schématise le genre *Gilianella* avec ses deux faces (orale et aborale), son petit orifice axial dirigé vers le haut (ODIN & LETHIERS, 2006) à l'extrémité d'un col peu marqué prolongé d'une lèvre nettement dissymétrique (Planches, vues 3, 66, 67), fait récemment mis en

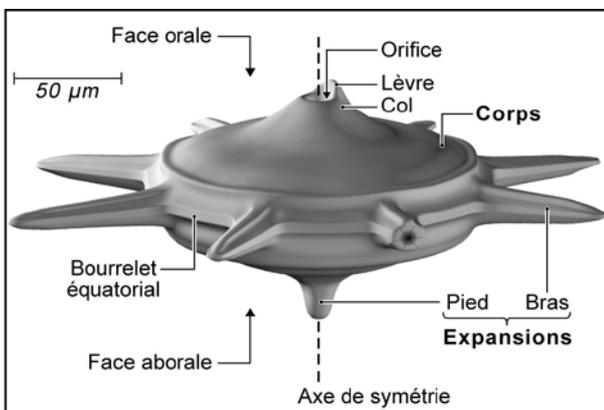


Fig. 1: Modèle d'organisation et terminologie utilisée pour les Gilianelles en disque. (Réalisation A. LETHIERS).

évidence chez diverses espèces et son pied aboral plus ou moins développé selon les espèces du genre. Chez les autres formes basiquement discoïdes de Gilianelles, une ornementation en rides concentriques s'ajoute souvent sur la face orale ou aborale ou sur les deux faces. En outre, le bourrelet équatorial se développe parfois en une collerette plus ou moins développée.

Dans le second modèle (Fig. 2), représenté ici par le genre *Pocillella*, la face aborale est très développée et se subdivise en flanc et surface péri-apicale. Ce qui constitue la pointe inférieure du corps n'est pas nommée apex, car le terme est utilisé pour désigner la pointe supérieure des kystes de Dinoflagellés où se trouve éventuellement l'ouverture (l'archéopyle) or, ici, il s'agit d'une pointe dirigée vers le bas et opposée à l'orifice. Pour les expansions, la face orale se prolonge ici d'une courte collerette équatoriale tandis qu'une collerette aborale souligne la limite entre flanc et surface péri-apicale. Chez *Pocillella* et quelques autres formes, une lèvre péri-orale sert de point de départ à des crêtes radiales qui se prolongent sur la collerette équatoriale et l'armement. Ces crêtes se poursuivent souvent sur le flanc par des rides méridiennes. Chez d'autres espèces, des bras se substituent à la collerette équatoriale tandis que des pieds se substituent à la collerette péri-apicale. Cette collerette peut évoluer vers un tube fin voire se fermer et se transformer en pied aboral dans l'axe du test.

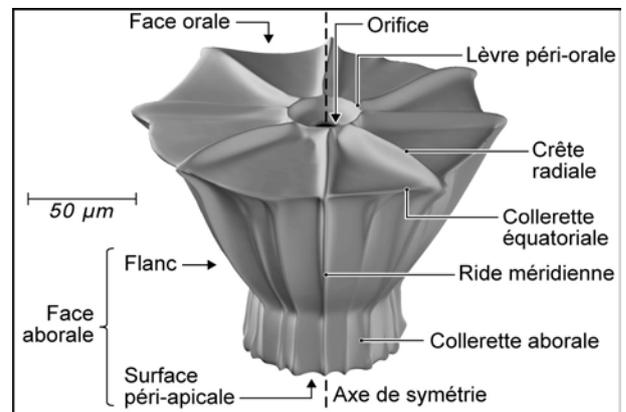


Fig. 2: Modèle d'organisation et terminologie utilisée pour les Gilianelles en cupule. (Réalisation A. LETHIERS).

Nous avons nommé microstructures des ornementations superficielles sous forme de rides, parfois développées en crêtes ou collerettes ressortant de la surface générale du test, tandis que l'arrangement des cristallites à la surface de ce test a été nommé nanostructure de surface.

II.3. Caractères généraux des Gilianelles

Les Gilianelles sont caractérisées par un test monoloculaire, carbonaté, petit (75-200 µm) dont la

paroi est régulièrement composée d'une seule couche de cristallites radiaires. Ce test a une symétrie axiale fondamentale devenant radiaire par la disposition d'expansions; une différenciation à signification clairement hydrodynamique s'observe souvent, rendant la symétrie bilatérale avec polarité avant-arrière. Un orifice unique, petit (autour de 10 μm) permet de distinguer la face orale qui le porte de la face aborale qui s'y oppose. La surface du test, lorsqu'il est bien préservé, est toujours caractérisée par une nanostructure dite en napperon dont le réseau peut s'organiser en microstructures rayonnées ou concentriques. Ces tests supportent communément des expansions: bras, pieds ou collerettes équatoriaux, aborales ou péri-apicales dont la nanostructure est différente de celle de la paroi du test.

II.4. Illustration des caractères morphologiques

II.4.1. Orifice

Quelques compléments aux observations et illustrations publiées (ODIN & LETHIERS, 2006; ODIN, 2008a) sont donnés ici. Un orifice a été observé sur tous les tests convenablement préservés. Sa taille est relativement constante: autour de 10 μm (ODIN, 2008a), jusqu'à 20 μm pour les plus grands spécimens soit environ 10 % du diamètre du corps du test (Planches, vues 1, 2, 3, 19, 55, 67, 69, 85). Une ride péri-orale peut entourer cet orifice qui peut paraître ainsi plus grand qu'il ne l'est. Sur les spécimens bien préservés, on peut distinguer cette ride concentrique de l'orifice propre souvent bien plus petit et situé au centre de la surface péri-orale délimitée par cette ride circulaire (Pl. I, vue 2, voir aussi vues 57, 63, 64, 70, 74, 80). D'autres fois, il existe une lèvre surmontant directement l'orifice. Chez de nombreux taxons des genres *Gilianella* et *Caccabella*, cette lèvre se développe préférentiellement d'un côté (Planches, vues 3, 66, 67). L'irrégularité est originelle (plus ou moins nette mais systématique) et non liée à une altération postérieure comme il nous avait semblé auparavant ce qui avait conduit à négliger cette observation (voir aussi ODIN, 2008a, planches, vues 97, 119, 122).

II.4.2. Nanostructure de surface

Point clé de la reconnaissance des Gilianelles, la nanostructure de surface est caractérisée par un arrangement en réseau. Ce réseau peut prendre l'aspect d'un canevas régulier (genre *Azymella*, ODIN, 2008a) à mailles de l'ordre de 5 μm pour *A. cannabinata* mais de 3 à 4 μm seulement pour *A. offa*. Le plus souvent, ce réseau a l'aspect d'un napperon au crochet dont les mailles sont de taille comprise entre 6 et 9 μm . Une traversée du diamètre du corps d'un spécimen de *Scutellella pulchrevelifera* (Pl. I, vue 1, échelle = 10 μm) montre, de gauche à droite, une portion de la collerette équatoriale large de 50 μm , séparée du corps par une fine dépression puis le réseau dont les mailles

s'amenuisent légèrement vers l'orifice de grande taille pour une Gilianelle (diamètre presque 20 μm), puis les mailles dont la taille croît du centre vers l'extérieur. La nanostructure s'estompe souvent à l'approche de la zone axiale autour de l'orifice (Pl. I, vues 1, 2) comme dans la surface péri-apicale à l'opposé (vues 38, 42, 56, 77 par exemple).

II.4.3. Paroi

La paroi des Gilianelles a un aspect constant: une couche unique formée de cristaux grossièrement radiaux comme illustré dans ODIN & LETHIERS (2006) pour *Scutellella crassa*, *Aturella altodepressa*, *Gilianella stellata*, *Orculiella niduseumenei*. La même structure a été observée pour tous les membres des genres *Gilianella* (ODIN & LETHIERS, 2006, pl. VII, vue 4), *Aturella* (ODIN & LETHIERS, 2006 pl. VII, vue 2), *Pocillella* (ODIN, 2008a, vue 186), *Orculiella* (ODIN, 2008a vue 133 grossie dans ODIN & LETHIERS (2006, pl. VII, vue 5) par exemple. Une observation nouvelle est illustrée pour le genre *Tercensella* (Pl. I, vue 4). L'épaisseur proche de 20 μm a aussi été observée pour les genres *Caccabella* (Pl. I, vue 5) et *Obbella* (Pl. I, vue 6) non encore illustrés pour leur paroi. Quelquefois, cette épaisseur se réduit chez les grands spécimens. Ainsi pour *Gilianella major heliotropium* (corps de diamètre 180 μm) l'épaisseur est réduite à 7-8 μm (ODIN, 2008a, coin bas à droite de la vue 101); de même pour *Gilianella terbrachialis* (diamètre du corps 180 μm et paroi 8-10 μm , ODIN 2008a, vue 104).

II.4.4. Expansions

Situées à la périphérie de la face orale (expansions équatoriales), à la périphérie de la surface péri-apicale (collerette aborale, pieds multiples) ou en position axiale aborale (pied aboral unique), les expansions ne sont jamais de simples diverticules du test. Ce sont des structures ajoutées au test de constitution différente de celle de la paroi. Quatre aspects peuvent être distingués pour ces expansions: - expansions creuses en épines formées d'un assemblage de longues lamelles avec section en rosace; - expansions pleines en épines formées d'un cylindre; - expansions en cornières formées d'un assemblage de lames; - expansions en collerettes formées d'une lame circulaire.

II.4.4.1. Expansions creuses à section en rosace

Les expansions des Gilianelles des genres *Gilianella* et *Caccabella* sont constituées de cristaux allongés dans le sens de leur longueur (Pl. I, vue 9). Cette dernière vue, agrandie de l'holotype de *Gilianella major heliotropium* (ODIN, 2008a, vue 101) illustre l'ancrage de 2 bras équatoriaux tous deux brisés. En section, ces expansions révèlent un aspect en rosace avec 7-8 cristaux ou plus à la base (Pl. I, vue 8) pour un spécimen de *Gilianella major* et seulement 5 ou 6 à l'extrémité (Pl. I; vue 7) pour un autre spécimen de *Gilianella major heliotropium*. À la base de l'expansion, les sections montrent une lumière

nette qui se réduit petit à petit le long de l'expansion. Pour le genre *Caccabella*, les bras courts sont constitués de seulement 5 cristaux allongés en lames (ODIN, 2008a, vues 115 à 121). La communication entre la cavité du test et le bras se fait par une interruption de la paroi illustrée chez *Caccabella spinocincta* (Pl. I, vue 5).

II.4.4.2. Expansions pleines cylindriques

Les expansions en épines cylindriques se distinguent des précédentes à la loupe binoculaire car elles ont un aspect transparent comme celui des spicules calcaires de spongiaires communs dans les mêmes sédiments. Au microscope électronique, ces épines (bras ou pieds) forment des cylindres à surface irrégulière (vues 11 & 13 pour *Aquilegiella varia*). Cassées à l'extrémité (Pl. I, vue 10 pour un bras de *A. varia*) les expansions montrent une section pleine avec un soupçon de porosité au centre de l'épîne, aspect semblable à celui des spicules d'éponges calcaires contemporains. La section est semblable pour une cassure située à la base d'un bras (Pl. I, vue 12). Parfois, les cassures ne sont pas aussi nettes (Pl. I, vue 12) avec une section alvéolaire. Dans tous les cas, il est difficile de distinguer ce qui est dû à la constitution originelle de ce qui serait dû à une recristallisation diagénétique. Cependant, l'excellente préservation des détails des nanostructures de surface chez les mêmes spécimens laisse penser que beaucoup de ce qui est observé aujourd'hui est représentatif de l'aspect original des tests: la diagenèse ne peut avoir créé les nanostructures et microstructures illustrées pour beaucoup de spécimens.

Chez *Aquilegiella ericius*, les bras en épine pleine sont ancrés sur le corps par 4 rides individualisées (Pl. II, vue 14) et la section de certaines expansions est parfois nettement en croix (voir ci-dessous, expansions en cornière).

Chez *Coronadinium vitilis*, les expansions sont transparentes à la loupe binoculaire et leur section est "pleine" au microscope électronique avec des vacuoles parfois assez développées au centre (Pl. II, vue 15 qui est une vue grossie de ODIN, 2008a, vue 155).

L'origine et le mode de formation des expansions pleines est difficile à cerner: elles pourraient résulter d'une hypertrophie localisée de microstructures de surface du test ou d'une recristallisation d'expansions du type précédent (à section en rosace) ou suivant (cornières).

II.4.4.3. Expansions en cornières

Les expansions en cornières sont constituées de lames formant une cornière donnant une section caractéristique en croix, pas toujours parfaitement à angle droit lorsqu'il y a 4 lames (Pl. II, vue 18). Citons les bras et le pied des *Obbella* (ODIN & LETHIERS, 2006, pl. 9, vue 4; ODIN, 2008a, vues 222, 230, 232 par exemple), les bras de *Coraliella brachialis* (ODIN, 2008a, vue 219 par exemple), les bras et le pied aboral de *Coraliella delicata* nov. sp. (Pl. VI, vues 92, 93, 95). Les lames constitutives

prolongent une ornementation de surface du test: des rides plus ou moins élevées radiales ou méridiennes qui s'assemblent pour former une structure allongée. Elles semblent résulter de l'hypertrophie de microstructures superficielles du test. Pour cette raison, elles ne renferment pas de prolongement de la cavité du test et leur signification diffère sensiblement des expansions à section en rosace. Ces expansions provoquent toutes une augmentation de la surface de contact entre le test et l'environnement améliorant ainsi sa flottabilité.

II.4.4.4. Expansions en collerettes

Cette catégorie relève de la même origine que les cornières: une microstructure superficielle hypertrophiée sans relation avec la cavité du test. La collerette équatoriale des Gilianelles est plus ou moins développée depuis un simple rebord jusqu'à un voile fragilisé par son étendue et dont la préservation est rarement complète. Cette collerette montre un aspect constant chez les genres *Scutellella* (Pl. I, vue 1) ou *Coraliella* (Pl. II, vue 20). Chez *Corniculum sinuosum* (Pl. II, vue 19) la collerette équatoriale est découpée, suggérant un passage possible vers la réalisation de bras individualisés. En surface, un arrangement en cristaux globalement radiaux, souvent mal individualisés, est visible; individualisation imparfaite et visibilité semblent liés à l'altération différentielle de la surface, résultant probablement de la technique de dissociation de la roche par acétolyse. En profondeur, la lame est pleine et l'épaisseur diminue depuis l'attache avec le corps (autour de 8 μm) jusque vers l'extérieur (autour de 2 μm : Pl. II, vue 21).

Des expansions équatoriales allongées et aplaties en pales sont caractéristiques du genre *Pennigerella*. Ce sont des extensions considérables de la ride équatoriale qui est basiquement une étroite collerette. Ces lames sont soutenues par des renforts longitudinaux radiaux observés de dessus (Pl. II, vue 16). Sur une vue de profil l'épaisseur des bras peut être estimée de l'ordre de 8 μm (voir les deux lames vues de face, depuis leur extrémité Pl. II, vue 17). Les lames sont reliés entre elles par une légère palmure. Bras ou pieds ont la même organisation (Pl. II, vue 23). Chez *Orculiella*, les bras, courts et plats se rapprochent de cette variété.

Une structure circulaire localisée autour du pôle aboral a aussi été nommée collerette chez les genres *Scutellella*, *Aturella*, *Tetratropis*, *Caccabella*, *Coronadinium*. Elle peut encore être interprétée comme une simple ornementation, une ride étirée comme chez *Scutellella circularis* (Pl. II, vue 21). Souvent, le développement de la collerette aborale permet d'imaginer un comportement hydrodynamique du test et il ne s'agit plus d'une simple ornementation mais bien d'une expansion améliorant la flottabilité et la stabilité positionnelle du test dans le fluide. Ainsi, chez *Pennigerella palmata* on peut considérer que la collerette aborale s'étire localement en deux lames diamétralement opposées comme la collerette équatoriale, discrète, s'étire en bras (Pl. II, vues 17 et 23).

Chez *P. castulata*, la collerette aborale se développe en une véritable jupe à 2 ou 3 pans (ODIN, 2008a, pl. X, vues 151 à 154). Chez *Corniculum sinuosum* un seul pan se développe pour former un ongle (Pl. II, vue 24) tandis que chez les genres *Pocilella* et *Coraliella*, certaines espèces ont une jupe plus ou moins étroite formant un tube (voir plus loin Pl. V, vues 75 et 77) le plus souvent armé d'ailettes prolongeant les rides méridiennes du corps (Pl. II, vue 25). Il s'agit, dans ce cas, d'une structure mixte combinant collerette circulaire et rides longitudinales.

II.4.5. Discussion et application taxonomique

Divers reliefs présents chez les Gilianelles n'ont pas une structure d'expansions telles que définies ci-dessus. Ainsi, le col très développé dans le genre *Orculiella* n'est pas une microstructure ajoutée à la surface mais un diverticule du test. De même, divers microproblematica dont les excroissances sont des diverticules du test ont été exclues des Gilianelles (genre *Lucernellus*, cf. ODIN & LETHIERS, 2006). Les expansions variées rencontrées chez les Gilianelles résultent toujours d'excroissances cristallines exacerbées greffées sur le test, ce qui n'exclut pas que certaines excroissances soient creuses, notamment à la base et que la chambre du test communique avec cette cavité de l'expansion. C'est en partie sur ces expansions ainsi caractérisées que l'on doit se fonder pour décider de l'appartenance d'une forme monoculaire inconnue aux Gilianelles ou à d'autres microproblematica. C'est aussi à l'aide du critère formé par la nature de ces diverses expansions que seront basées les subdivisions de la classification suggérée plus loin.

III. DESCRIPTION ET ILLUSTRATION DE NOUVELLES GILIANELLES

Ce travail poursuit les précédents 1- en décrivant de nouvelles formes, 2- en proposant des informations complémentaires sur les formes précédemment décrites, 3- en prenant en compte des formes décrites par ailleurs et attribuées à des groupes différents des Gilianelles mais dont il sera montré qu'elles doivent être interprétées comme des Gilianelles et non comme des membres des groupes proposés antérieurement. Parmi les nouvelles formes, certains taxons n'avaient pas été décrits car rares et insuffisamment illustrés; d'autres ont été découverts tardivement ou leur distribution et abondance ont été mieux perçues par l'examen plus soigneux de la fraction inférieure à 100 μm ; d'autres proviennent de niveaux qui n'avaient pas été examinés, particulièrement du Maastrichtien supérieur hors carrière (section B); d'autres encore sont des formes mal perçues auparavant car membres d'une succession encore incomplètement illustrée jusqu'ici. Dans ces recherches, nous avons dû nous restreindre aux formes reconnaissables à la loupe afin de rentabiliser le temps limité d'investigation au microscope électronique. Ces remarques préliminaires suggèrent que les informations présentées ici ne

constituent qu'une nouvelle étape vers une connaissance des microproblematica du Crétacé Supérieur qui reste à améliorer.

Dans les descriptions, la terminologie utilisée est celle rappelée plus haut. La localité type est commune à tous les taxons décrits (site géologique de Tercis dans les environs de Dax avec, d'une part la section du stratotype de limite Campanien-Maastrichtien, la Grande Carrière et, d'autre part, la section B mesurée à partir de la limite Crétacé-Paléogène. Le niveau type est la cote telle que décrite depuis 1994 (cf. ODIN & ODIN, 1994) et signalée pour l'holotype décrit. Outre le nom du taxon, un code alphanumérique a été adopté comme dans les travaux précédents sur les microproblematica de Tercis, pour une désignation aisée. Les vues informatisées, leurs tirages sur papier et les spécimens illustrés sont préservés avec l'ensemble de la collection de fossiles du stratotype de Tercis (contacter l'auteur). Ces archives sont rassemblées dans un local muséologique en cours de réalisation près du site géologique (environs de Dax, Landes, France).

Microproblematica (rattachés aux Protozoaires, Rhizopodes)

Groupe des Gilianelles ODIN, 2007

Espèce type: *Gilianella stellata* ODIN, 2007.

Genre *Tercensella* ODIN, 2008a

Espèce type: *Tercensella globosa* ODIN, 2008a.

Tercensella carinata nov. sp.

Pl. III, vues 26 à 31

2008a. code N7 ODIN, p. 41, non figuré.

Origine du nom: Latin *carina* = quille, adjectif; c'est la terciennelle à quille.

Type: Provenant du niveau B-29,5 l'holotype figuré (Pl. I, vues 26-27) est le n° 23 du plot d'observation XVI, inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G091; 19 topotypes ont été isolés.

Diagnose: Test sub-sphérique, diamètre 100 à 130 μm , sans expansion; face orale très bombée approchant la moitié du volume de la sphère (vues 26, 31); orifice axial petit (diamètre environ 15 μm) entouré de rides discrètes concentriques formées par les mailles de la nanostructure (vue 28); flanc limité, vers la face orale, par un rebord équatorial; hauteur du flanc inférieure à la moitié de la hauteur du test, légèrement déprimé et resserré vers le bas, parcouru de 35-40 rides méridiennes formées par les mailles de la nanostructure (vue 26), et visibles sous forme de crénelures en vue axiale à la loupe binoculaire; ride aborale en rebord délimitant nettement une surface péri-apicale notablement élevée par la présence d'une large protubérance axiale unique pour le genre, de diamètre égal à la moitié du diamètre de la sphère (vues 27, 29).

Discussion: L'espèce se caractérise par son développe-

ment considérable de la surface orale ; le rapport hauteur du flanc/hauteur de la face orale est, pour *T. doliolum*, de 3,9-4,2 aux cotes inférieures de la section type ; il est, pour *T. alveare*, de 1,8 à la cote 54,9 ; de 1,6 aux cotes 120,4 145 et 172 ; il est, pour *T. carinata*, de 0,9 à 1,0 à la cote B-29,5 et s'abaisse encore à 0,7-0,85 à la cote B-6,9 (vues 30-31). C'est dire qu'il existe probablement une continuité morphologique entre *T. doliolum*, *T. alveare* et *T. carinata* bien qu'il y ait une lacune d'observation (entre les cotes 25,0 et 54,9) entre les deux premières espèces. *T. carinata* a été formalisée pour caractériser la fin du Maastrichtien. La protubérance aborale avait probablement un rôle de quille-lest dans l'équilibre hydrodynamique du test. Sur la vue 30, le relief aboral est dû à un débris accolé et non à la quille.

Age: L'espèce est peu commune dans la section B entre les cotes B-38,6 et B-6,9 avec des teneurs de 1 à 3 spécimens par gramme de sédiment acétolysé au mieux ; une cinquantaine de spécimens ont été récoltés dans les sédiments déposés durant ce dernier million d'années précédant la crise Crétacé-Paléogène ; si l'on admet l'âge d'environ 65,0 Ma pour cette dernière (ODIN, 1994), âge toujours valide selon nous, le spécimen le plus jeune date de 65,3 Ma.

***Tercensella* sp. A nov. sp.**

Pl. III, vues 32 à 34

2008a. code N5 ODIN, p. 41, non figuré.

Type: Provenant du niveau 11,0 l'holotype figuré (Pl. I, vues 32 à 34), n° 42 du plot d'observation XIII, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G092 et est unique.

Diagnose: Test grand, diamètre équatorial 200 μ m, en forme de bassine, sans expansion ; face orale en cône peu élevé avec une ride peu marquée (vue 32) interrompant à mi-chemin l'élévation du cône ; bordure équatoriale marquée ; face aborale légèrement conique interrompue par un brusque changement de courbure souligné par une légère bordure entre flanc et surface péri-apicale en dôme bas (vue 34) ; nanostructure radiaire sur la face orale et la surface péri-apicale, méridienne sur le flanc (vues 32, 34).

Discussion: La tercsiennelle en forme de bassine ou de wok (ODIN, 2008a, p. 41) n'est pas formellement nommée car le seul spécimen disponible a une face orale imparfaitement préservée avec une ride douteuse et un orifice non dessiné (vue 33) mais la parenté avec les autres espèces du genre est claire et il s'agit, par la taille, d'une espèce bien distincte de *T. doliolum* contemporain. **Age:** Spécimen unique de la cote 11,0 ; âge estimé 76,5 Ma.

***Tercensella* sp. B nov. sp.**

Pl. III, vues 35 à 37

2008a. code N6 ODIN, p. 41, non figuré.

Type: Provenant du niveau 109,7, l'holotype figuré (Pl. I, vues 35 à 37), n° 11 du plot d'observation XIII, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G093.

Diagnose: Test petit (diamètre équatorial = 100 μ m), sans expansion ; face orale extrêmement enflée en dôme plus haut que le flanc (vues 35, 36), orifice petit (diamètre inférieur à 15 μ m) au centre d'une dépression (vue 36) ; flanc de hauteur relative très réduite par rapport à la hauteur d'ensemble du test (moins du tiers) limité par 2 bordures seulement visibles en microscopie électronique (vue 37) ; surface péri-apicale aussi haute que le flanc ou la face orale, semblant subdivisée en un flanc conique et une face plane (vue 37) ; nanostructure semblable aux autres espèces du genre (cf. *T. carinata*, plus haut).

Discussion: Cette tercsiennelle en forme de ballon de rugby (ODIN, 2008a, p. 41) n'est pas nommée formellement car 1 seul spécimen complet et en bon état a été observé. D'autres restes d'apparence semblable à la loupe binoculaire se sont révélés être des moulages internes. L'organisation du test la rapproche sans ambiguïté des autres espèces du genre ; elle s'en distingue par sa taille avec un petit diamètre équatorial et sa forme très allongée, unique.

Age: Cote 109,7 où 1 seul spécimen bien orné a été découvert mais il est possible que des moulages internes de même taille et forme constituent des restes de spécimens altérés de cette espèce ; à cette cote il est contemporain de *T. globosa* et, probablement, de *T. alveare* bien qu'aucun spécimen de cette espèce n'ait été observé à la même cote mais seulement de part et d'autre.

Genre *Numismella* ODIN, 2008a

Espèce type: *Numismella tarbellica* ODIN, 2008a.

***Numismella tarbellica* ODIN, 2008a**

Pl. III, vues 38, 39

2006. code A1a ODIN & LETHIERS, pl. I.

Remarques: La petite médaille tarbelle a été décrite comme espèce à symétrie axiale. Une subtile tendance à la symétrie bilatérale existe pour certains spécimens à divers niveaux (cotes 69,0 ; 79,8 ; 172). Cette symétrie bilatérale s'exprime par un tassement de l'espacement entre les rides concentriques du côté interprété comme l'avant (en haut sur les vues 38 et 39) tandis que ces mêmes rides sont plus espacées à l'opposé (vers l'arrière). En même temps, la ride équatoriale étroite s'allonge en une collerette étroite vers l'arrière, l'ensemble mimant un profil en aile d'avion avec un bord d'attaque (plus tassé) à l'avant et un bord de fuite (plus effilé) vers l'arrière ; toutefois, il n'y a pas d'ovalisation du contour.

Age: Commune entre les cotes -5 et 172 dans la section principale (ODIN, 2008a) la petite médaille tarbelle est très rare à la fin du Maastrichtien puisqu'un seul

spécimen a été récolté à la cote B-29,5; un remaniement sédimentaire de ce spécimen (contemporain ou plus ancien) n'est pas exclu car d'assez nombreux restes de même forme mais glauconitisés ont été observés.

Genre *Aturella* ODIN, 2008a

Espèce type: *Aturella aequilatera* ODIN, 2008a.

Aturella edentula ODIN, 2008a, vues 49-52.

Aturella edentula antecessor nov. ssp.

Pl. III, vues 40 à 42; Pl. IV, vue 43

2009. code A4b'/A6 ODIN, Annexe A, non figuré.

Origine du nom: du latin *antecessor* = prédécesseur, ancêtre pour caractériser une morphologie archaïque de *A. edentula*; c'est l'aturelle édentée ancestrale.

Type: Provenant du niveau 120,4 l'holotype figuré (Pl. III, vues 40-41), n° 52 du plot d'observation A, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G094; 10 topotypes ont été isolés de ce niveau.

Diagnose: Test grand (diamètre 200 à 220 μm), lenticulaire, sans expansion; face orale tronconique; orifice petit (de l'ordre de 15 μm) au bout d'un col peu élevé (vue 43), le tout enfoncé dans une large dépression axiale du cône (Fig. 3, vues 11, 12) comme pour le type de l'espèce; col ne dépassant pas sur le profil (vue 41); profil symétrique par rapport à l'équateur avec un côté oral plutôt arrondi, un côté aboral plus anguleux, sans ride nette au sommet du cône; équateur marqué par un angle aigu souligné d'un faible rebord; face aborale tronconique dont le diamètre sommital est étroit (moins de 50% du diamètre du test) sans angle rentrant à mi-chemin du sommet du cône et sans collerette aborale (vue 42); surface péri-apicale en légère dépression; tendance à la symétrie bilatérale et polarité discrète visible sur certains spécimens.

Discussion: Forme distincte de *A. angulata* dont elle dérive, mais qui avait un relief en anneau aboral large (plus de la moitié du diamètre du corps, Fig. 5, vues 6, 7) et bien détaché par un angle rentrant à la base externe de l'anneau; comme *A. edentula* type, *A. e. antecessor* a un relief en anneau aboral de diamètre étroit (moins de la moitié du diamètre du corps), le profil haut est plutôt anguleux mais la face orale est arrondie (vue 40; Fig. 3, vue 9) au contraire de celle de *A. edentula* type (plus anguleuse, Fig. 3, vue 12) et il n'y a pas la collerette aborale, critère typique de *A. edentula* type (Fig. 3, vue 13); le passage est progressif et la forme générale est déjà celle de *A. edentula* type décrite précédemment (ODIN, 2008a) qui devient la sous-espèce *Aturella edentula edentula*. Le rapport: diamètre au sommet du cône aboral/diamètre total du test est de 0,5 à la cote 94,2; à la cote 120,4 il est de 0,47 pour l'holotype mais 0,42 à 0,44 pour 3 autres spécimens; deux spécimens de la cote 125,5 ont été mesurés à 0,47 et 0,37.

Age: *Aturella edentula antecessor* caractérise l'intervalle

où se situe la limite Campanien-Maastrichtien située à la cote 115,2 (ODIN & LAMAURELLE, 2001). La fréquence du taxon est réduite aux environs de 1 spécimen/gramme de sédiment acétolysé avec un maximum proche de 2 à la cote 120,4 mais il est régulièrement présent entre les cotes 89,0 et 125,5.

Aturella edentula edentula nov. ssp.

Fig. 3, vues 11-13.

2006. code A6 ODIN & LETHIERS, pl. II.

2008a. *Aturella edentula* ODIN, pl. IV, vues 49-52.

Remarque: L'espèce décrite par ODIN (2008a) et typifiée à la cote 172 s'inscrit dans une évolution commençant dès que l'espèce *A. angulata* perd sa couronne aborale (entre les cotes 82 et 89) et se poursuivant au-dessus. Il convient donc de préciser les caractéristiques de la forme type concrétisée ici par la sous-espèce *A. edentula edentula*.

Holotype: Même matériel que celui désigné par ODIN (2008a) provenant du niveau 172.

Diagnose: Test grand (diamètre souvent supérieur à 200 μm); profil symétrique; face orale tronconique déprimée au centre (Fig. 3, vue 11-12); col peu marqué autour de l'orifice (Fig. 3, vue 11); profil haut, symétrique, anguleux pour les 2 faces; face aborale tronconique, avec collerette aborale en ride circulaire épaisse, de diamètre voisin de 100 μm (Fig. 3, vue 13); différenciation antéro-postérieure comme dans les autres membres du genre: côté antérieur plus trapu, côté postérieur plus effilé avec ébauche de fine collerette sur le tiers postérieur (Fig. 3, vue 13); nanostructure organisée en cercles concentriques sans relief microstructural, ce qui fait paraître le test lisse à la loupe binoculaire.

Étymologie: Le nom d'espèce et de sous-espèce est tiré du latin *edentulus*: édenté car l'orifice en dépression mime la bouche invaginée d'un vieillard ayant perdu ses dents; c'est l'aturelle édentée type.

Discussion: La présence d'une collerette aborale distingue la sous-espèce *A. edentula edentula* de la sous-espèce *A. e. antecessor* qui la précède; l'aspect anguleux, mais sans collerette nette au sommet du cône de la face orale, distingue la sous-espèce type de la sous-espèce qui lui succède, *A. e. successor*.

Distribution: Au Maastrichtien, la distribution de la sous-espèce est mal illustrée. À la cote 125,5 c'est toujours la sous-espèce *A. e. antecessor* qui est présente; les niveaux 135,8 145,0 ou 154,1 n'ont pas encore livré d'aturelles; le niveau 172 est le plus riche connu avec 1 ou 2 spécimens par gramme d'échantillon traité parmi d'autres taxons bien plus abondants livrant, comme *N. tarbellica*, plus de 15 spécimens par gramme de sédiment traité; au-dessus se situe une lacune de visibilité épaisse d'environ 50 m.

Aturella edentula successor* nov. ssp.*Pl. IV, vues 44 à 47**

Ce travail code A6b.

Origine du nom : du latin *successor* = successeur, remplaçant, pour caractériser une forme qui succède et remplace la sous-espèce *A. edentula edentula* ; c'est l'aturelle édentée descendante.

Type : Provenant du niveau B-29,5, l'holotype figuré (Pl. IV, vues 45 à 47), n° 25 du plot d'observation XVI, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G095 ; 12 topotypes ont été isolés de ce niveau.

Diagnose : Mêmes caractères que *A. e. edentula* ci-dessus dont elle se distingue par un profil un peu plus haut, nettement anguleux (Pl. IV, vue 46), une symétrie du test par rapport à l'équateur renforcée par une ride orale (Pl. IV, vues 44-45) aussi développée que l'équivalent aboral ; au col entourant l'orifice (Pl. IV, vue 44) sur la face orale correspond un plot axial sur la face aborale (Pl. IV, vue 47) plus net que dans les sous-espèces précédentes.

Discussion : Le changement morphologique progressif est remarquablement dirigé : depuis un test lenticulaire à profil relativement régulier, on passe à un profil rendu anguleux par le développement de ces deux rides orale et aborale exactement symétriques par rapport à l'équateur ; le plot aboral axial visible sur les tests de *A. e. edentula* (Fig. 3, vue 13) et *A. e. antecessor* est parfois altéré, ce qui peut entraîner l'apparition d'une cavité (Fig. 3, vue 10).

Age : Entre les cotes B-38,6 et B-16,5 la sous-espèce *A. e. successor* est présente mais rare avec une teneur calculée de 0,6 à 1,6 spécimen par gramme de sédiment acétolysé. La dernière aturelle observée jusqu'ici serait âgée d'environ 66,7 Ma avec une limite Crétacé-Paléogène fixée, pour nous, à 65,0 Ma.

Genre *Scutellella* ODIN, 2008a**Espèce type :** *Scutellella crassa* Odin, 2008a.***Scutellella crassa* ODIN, 2008a****Pl. IV, vues 48 à 54**

2006. code A1b ODIN & LETHIERS, pl. I.

2008a. code A1b ODIN, vues 53 à 59.

Remarques : La forme décrite, illustrée et nommée précédemment (ODIN, 2008a) semble varier quant à son profil. Celui-ci montre un flanc de la face aborale parfois plus cylindrique (Pl. IV, vue 48) parfois plus conique (Pl. IV, vue 49) sans qu'une logique stratigraphique ait été perçue jusqu'ici. Il faudrait multiplier les observations au microscope électronique pour la mettre en évidence. Un plot axial aboral net a été observé sur certains spécimens (Pl. IV, vue 50) où ce dispositif est similaire à celui observé chez le genre *Aturella* (Pl. IV, vue 47). Ce plot

axial semble se développer de façon concomitante avec la collerette aborale mais on ne sait si la netteté du dispositif est liée ou non à la qualité de la préservation.

Pour les niveaux jeunes (coupe de Bédât), le nom de *Scutellella crassa* a été maintenu pour une variété dont la surface orale s'élève en cône plus ou moins aigu (Pl. IV, vues 51 à 53) ; le flanc de la face aborale se tasse tout en préservant les 3 rides situées sous la ride équatoriale. La collerette aborale est toujours bien développée avec un plot axial marqué (Pl. IV, vue 54).

Discussion : La forme à profil aboral tassé semble exclusive dans le Maastrichtien mais il est difficile de formaliser une variété car il semble que si ces niveaux jeunes montrent des formes homogènes plusieurs aspects coexistent dans les niveaux inférieurs, au Campanien. En outre, l'ornementation de *Scutellella crassa* est très simple et peu visible à la loupe binoculaire et des confusions sont possibles avec d'autres espèces mal préservées (test de *S. circularis* dont la collerette équatoriale serait détruite, par exemple).

Âge : Présente dans toute la section principale, la forme tassée de *Scutellella crassa* a été observée assez commune à la cote B-38,6 (20 spécimens/g) mais est très rare au-dessus : 1 seul spécimen probable, d'après l'observation électronique, à la cote B-6,9 environ 0,3 Ma avant la crise Crétacé-Paléogène.

Scutellella longivelifera* ODIN, 2008a*Pl. IV, vues 55, 56**

2006. code A2b ODIN & LETHIERS, pl. I.

Remarques : Dans la craie d'Allemagne du Nord, BISON *et al.* (2004) ont décrit sous le nom de *Tetratropis terrina* une forme proche de notre *S. longivelifera* de Tercis. L'holotype allemand illustré par les auteurs montre un corps (sans la collerette) de forme semblable (axes 80/100 μm), une face orale en dôme peu élevé avec un orifice central de diamètre proche de 15 μm , une face aborale tronconique avec une collerette aborale délimitant une surface péri-apicale circulaire de diamètre 50 μm . Une nanostructure en napperon est visible sur la face aborale, moins nette pour la face orale. En un mot, il s'agit très certainement d'une forme du même groupe, du même genre et peut-être de la même espèce en Allemagne et à Tercis. En Allemagne du Nord, l'âge Campanien supérieur (zone d'ammonite à *Bostrychoceras polyplacum*) est compatible avec l'âge de notre espèce présente dans tout le Campanien supérieur de Tercis dans les couches âgées de 77 à 71 Ma environ. Une hésitation sur la conspécificité résiderait dans la collerette équatoriale qui n'est jamais développée (largeur : 10 à 20 μm) dans les spécimens allemands alors que, pour les spécimens de Tercis, elle atteint communément 50 μm de large ou plus, ce qui est la caractéristique majeure de l'espèce. Les spécimens allemands illustrés étant petits (100 μm pour le petit diamètre de l'ellipse en vue axiale),

une vue de la face orale d'un petit spécimen de Tercis, de même taille, est donnée pour comparaison (Pl. IV, vue 55). Sur le spécimen de Tercis, au-delà du corps du test caractérisé par une bordure dentelée, la collerette a plus de 20 μm de large notamment aux extrémités antérieure et postérieure où la nanostructure est typique d'une collerette équatoriale. Une vue aborale d'un spécimen de taille usuelle pour Tercis est aussi donnée (Pl. IV, vue 56); celle-ci montre une collerette équatoriale dépassant 30 μm de large bien qu'une partie soit évidemment manquante (ODIN, 2008a, vues 71 à 77). La forme du corps et celle de la collerette sont aussi plus allongées à Tercis (voir discussion du taxon *Scutellella terrina* ci-dessous). La taille de l'expansion équatoriale n'est pas qu'un détail morphologique; il s'agit d'une caractéristique liée à une propriété cardinale des tests de Gilianelle: leur adaptation à une mobilité directionnelle. Simple carène étroite, l'expansion équatoriale n'est qu'un renfort, une suture, peut-être une simple ornementation, mais développée en véritable voile large augmentant considérablement la flottabilité (caractéristique « passive »: c'est la force liée à la poussée de l'eau sur le volume immergé) et la portance (caractéristique « active »: c'est la force dirigée vers le haut résultant du mouvement relatif dans l'eau) du test, il s'agit alors d'un caractère biologique clé.

***Scutellella terrina* (BISON *et al.*, 2004), éméndé
non figuré ici**

2004. *Tetratropis terrina* BISON *et al.*, pl. 1, fig. 1-6; pl. 2, fig. 1-6.

Remarques: L'attribution originale au genre *Tetratropis* comme la description originale demandent une révision. Concernant l'attribution au genre *Tetratropis*, celui-ci a été fondé par WILLEMS (1990) pour deux formes (*T. corbula* espèce type et *T. patina* morphologiquement proche) présentant effectivement 4 « carènes » (2 rides orales, 1 équatoriale et 1 aborale pour nous) d'où le nom de *Tetratropis* (= 4-carènes) dont la définition en allemand (WILLEMS, 1990, p. 242) est mise en anglais par BISON *et al.* (2004, p. 128). Or *T. terrina* BISON *et al.*, 2004 ne possède que **deux** « carènes » (la collerette équatoriale et la collerette aborale pour nous) et les auteurs ont redéfini le genre de WILLEMS (1990) pour y inclure la nouvelle espèce *T. terrina*. L'examen de l'ensemble de nos formes de Gilianelles suggère que cette modification n'est pas souhaitable car, d'une part *T. terrina* BISON *et al.*, 2004 et *T. corbula* WILLEMS, 1990 présentent des morphologies bien distinctes et, d'autre part la raison donnée par les auteurs pour ne pas créer un genre distinct fut "Rather than describing a new, monotypical genus it is much more straight forward to emend the genus *Tetratropis*". Cette répugnance à créer un genre monospécifique tombe puisque plusieurs espèces proches de *T. terrina* BISON *et al.*, 2004 ont maintenant été décrites sous le nom de genre *Scutellella*.

Par ailleurs, à Tercis même, la série a livré des spécimens

relevant clairement du genre *Tetratropis* (voir plus loin). Cette Gilianelle du genre *Tetratropis* a une ornementation spécifique avec, fait unique, une ride circulaire très développée sur la face orale en plus de la ride péri-orale. La définition originale du genre doit donc être ré-instituée et ne peut comprendre de formes **sans ride sur la face orale** comme c'est le cas de *T. terrina* de BISON *et al.*, 2004. Il est proposé d'adopter, pour cette *T. terrina* d'Allemagne, le nom de genre *Scutellella* ODIN, 2008a créé pour les Gilianelles en disque simple possédant une collerette équatoriale ou une ride aborale ou les deux et dont **la face orale est dépourvue de ride** circulaire.

Par ailleurs, BISON *et al.* (2004) donnent de leur *T. terrina* une diagnose interprétant les faits morphologiques comme éléments d'un kyste de Dinoflagellé calcaire. S'agissant d'une Gilianelle, la diagnose est à revoir en utilisant la terminologie proposée pour ce nouveau groupe fossile chez lequel la présence d'un « archéopyle », d'un « paracingulum »... n'a pas été observée.

Diagnose éméndée: *Scutellella terrina* est une Gilianelle dont le corps en disque légèrement elliptique est prolongé d'une collerette équatoriale soulignant le caractère elliptique du taxon; cette ellipse présente parfois (visible sur l'holotype) une dissymétrie longitudinale avec un côté plus arrondi (interprété comme l'avant), l'autre plus allongé (interprété comme l'arrière); face orale en dôme peu élevé sans microstructure nette, orifice petit (diamètre proche de 15 μm) toujours présent et ouvert; collerette équatoriale plus large aux extrémités de l'ellipse où elle dépasse 20 μm du côté le plus étiré; profil dissymétrique de part et d'autre de l'équateur avec une face orale 2,5 fois plus basse que la face aborale; face aborale tronconique élevée avec un flanc terminé par une collerette aborale circulaire nette entourant une surface péri-apicale plane; nanostructure en napperon présente sur la face orale et bien dessinée en cellules alignées radialement sur la face aborale.

Type, Age, comme proposé par BISON *et al.* (2004).

Discussion: *S. terrina* et *S. longivelifera* sont des formes très proches et d'âge stratigraphique compatible. Les deux taxons pourraient être confondus sous le premier nom d'espèce. Pourtant, la question du développement de la collerette équatoriale et de la taille d'ensemble reste posée: altération systématique dans les prélèvements d'Allemagne ou distinction régionale propre au Bassin Aturien pour les spécimens de Tercis. Une solution serait de considérer la forme méridionale comme une sous-espèce de la forme type d'Allemagne. Ainsi *S. terrina* ici redéfinie deviendrait *S. terrina terrina* et *S. longivelifera* ODIN, 2008a deviendrait *S. terrina longivelifera*. Une documentation additionnelle serait nécessaire, notamment dans les régions intermédiaires entre l'Allemagne du Nord et le SO de la France pour trancher la question. Il reste que l'existence de formes très voisines (et de même âge) dans des dépôts boréaux et téthysiens distants de plus de 1000 km revêt un grand intérêt quant à l'utilisation pratique de ces formes aux fins stratigraphiques.

Genre *Tetratropis* WILLEMS, 1990 (non BISON *et al.*, 2004) éméndé

Espèce type: *Tetratropis corbula* WILLEMS, 1990

Remarques: La redéfinition du genre est nécessaire car il a été décrit par WILLEMS (1990) en tant que kyste de Dinoflagellé en utilisant une terminologie propre à ce groupe biologique, interprétation qui est rejetée ici en l'absence de structures interprétables sans ambiguïté comme archéopyle, paracingulum, parasulcus ou éléments de paratabulation. Le genre a ensuite été recombinaison taxonomiquement par HILDEBRAND-HABEL & WILLEMS (1997). Puis, BISON *et al.* (2004) ont modifié la définition pour comprendre leur *T. terrina* (or ce taxon doit être exclu du genre redéfini ici) et attribuer le genre aux Obliquipithonelloideae. Ce point a été discuté et de nouveau modifié par WENDLER & WILLEMS (2004). Le caractère morphologique dont le genre tire son nom (4-carènes) est très original parmi les Gilianelles pour lesquelles on ne connaît actuellement qu'un seul autre exemple probable, celui de la toute petite espèce *Pennigerella?* sp. A décrite ci-dessous.

Diagnose éméndée: Tests carbonatés uniloculaires à symétrie axiale, petits (diamètre inférieur à ou proche de 100 μm), en disque subdivisé par des rides parallèles au plan de l'équateur typiquement au nombre de quatre; face orale portant un orifice petit (diamètre de l'ordre de 1/10 du diamètre du test), avec deux rides, dont l'une, parfois forte, mime la collerette équatoriale; face aborale tronconique avec une quatrième ride: la collerette aborale, courte, séparant le flanc d'une surface péri-apicale plane; nanostructure de surface en napperon visible au moins sur les spécimens de taille supérieure ou égale à 80-100 μm bien préservés.

Espèces connues: *T. patina* WILLEMS, 1990, *T. corbula* WILLEMS, 1990, *T. medicamen* sp. nov.

***Tetratropis medicamen* nov. sp.**

Pl. IV, vues 57 à 64

2008a. code A1c ODIN, p. 41, non figuré.

2009. code A9 ODIN, Annexe A, non figuré.

Origine du nom: Latin *medicamen* = médecine, remède, car le test ressemble à un cachet (enveloppe de pain azyme renfermant une poudre médicamenteuse) de médecine ancienne; c'est la 4-carènes en cachet.

Type: Provenant du niveau 65,4, l'holotype figuré (Pl. I, vues 57 à 59), n° 68 du plot d'observation XVI, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G096; 17 topotypes ont été isolés de ce niveau.

Diagnose: Test en forme de cachet, petit (diamètre 90-110 μm); face orale avec orifice axial, de diamètre proche de 10 μm ; première ride circulaire de diamètre 2/5 de celui du corps, deuxième ride circulaire en collerette aussi élevée que la structure équatoriale, à bord aigu, de diamètre à peine moindre que celui du corps, parfois en

ellipse (Pl. IV, vues 57, 58), d'autres fois circulaire (vues 62, 64); collerette équatoriale courte aiguë séparant, sur le profil, deux faces aussi élevées (vues 58, 60); face aborale tronconique avec un flanc terminé par une collerette circulaire en ride de diamètre environ moitié de celui du corps (vue 61); surface péri-apicale sub-plane; nanostructure en cellules concentriques sur la face orale, alignées suivant le méridien sur le flanc, en réseau sur la surface péri-apicale.

Discussion: Cette 4-carènes en cachet ne peut pas être confondue, à Tercis, car la forte ride de la face orale, aussi développée que la collerette équatoriale est une ornementation unique chez les Gilianelles. Elle appartient clairement au même genre que les spécimens illustrés d'Allemagne avec ces 4 carènes spécifiques mais elle est plus grande; WILLEMS (1990) et HILDEBRAND-HABEL & WILLEMS (1997) illustrent ou citent des tailles de 45-65 μm pour *T. corbula* et 60-95 μm pour *T. patina*; ces deux dernières formes sont généralement plus élevées, surtout par la hauteur de la face aborale et le rapport Hauteur/Diamètre du test: 0,5-0,75 est supérieur à celui de l'espèce de Tercis mesuré entre 0,45-0,50 pour *T. medicamen*. On peut noter, en outre, que l'illustration de *T. patina* de HILDEBRAND-HABEL & WILLEMS (1997) nous pose problème avec un profil différent de celui illustré par WILLEMS (1990): chez ce dernier la deuxième ride orale est de diamètre plus grand (environ 3/4 du diamètre du test), la ride équatoriale n'est pas plus développée que la précédente ce qui donne un profil « en cocotte » et non en disque effilé comme indiqué dans l'illustration de HILDEBRAND-HABEL & WILLEMS (1997).

Age: La 4-carènes en cachet est reconnue entre les cotes 1,1 et 65,4 dans la fraction plus petite que 100 μm exclusivement. Une distribution vers les âges plus récents n'est pas exclue car la récolte de ce petit taxon n'a été testée que dans 3 échantillons où la fréquence est faible (1 à 2 spécimens/g de sédiment dissocié). L'âge Campanien supérieur, estimé entre 77,5 et 74,0 Ma, est plus récent que celui, Coniacien à Campanien inférieur, des espèces d'Allemagne.

Genre *Gilianella* ODIN, 2007

Espèce type: *Gilianella stellata* ODIN, 2007

2006. code B2a ODIN & LETHIERS, pl. II.

2007. code B2a ODIN, fig. 1, fig. 2.

2008a. code B2a ODIN, pl. VI, vues 85 à 91.

Remarque: Parmi les formes à bras bien développés du genre *Gilianella*, 3 espèces principales ont été distinguées: *G. terbrachialis* grande et à 3 bras et sa sous-espèce *G. terbrachialis mutata*; *G. stellata* le plus souvent à 8-9 bras, de petite taille, présente entre les cotes -5,0 et + 57,9 avec sa sous-espèce *G. stellata pulvinata* à 4 bras de répartition restreinte entre les cotes 5 et 18,25; *G. major* le plus souvent à 9-10 bras voire plus, de grande

taille avec sa sous-espèce *G. major heliotropium* comme membre extrême: très grand, à nombreux bras (9-12 ou plus) et à pied aboral développé. On retiendra que le nombre d'expansions n'est pas rigoureusement constant pour chaque espèce.

***Gilianella stellata* (spécimens à 5 bras)
Pl. IV, vue 65**

2008a. code B2c ODIN, p. 41, non figuré.

Témoin: Provenant du niveau 25,0 le spécimen figuré (Pl. IV, vue 65) est le n° 10 du plot d'observation IX; 2 autres spécimens ont été isolés de ce niveau.

Diagnose: Gilianelle en disque peu épais, de diamètre 130 μm , à corps pentagonal armé de 5 bras étroits courts (et non 8-9 chez la forme type), formés de lames, à section en rosace; faces orale et aborale avec la même ornementation que *G. stellata* type.

Discussion: Ces spécimens sont interprétés ici comme une aberration de *Gilianella stellata* de même taille et ornementation. Bien que leur distribution soit plus restreinte que celle de la forme type, leur rareté à Tercis suggère qu'il s'agit d'une curiosité plus que d'un taxon.

Age: A la base de la section principale, la forme a été observée à la cote 25,0 (3 spécimens pour plus de 800 spécimens de microproblematica observés dont 1/4 de Gilianelles) et aux cotes 1,1 et 14,8 (1 spécimen à chaque niveau pour environ 400 et 700 spécimens de microproblematica observés respectivement). *G. stellata*, semble disparaître à la cote 57,9 (ODIN, 2008a).

***Gilianella major* ODIN, 2008a (spécimen à 4 bras)
Pl. IV, vue 66; Pl. V, vue 67**

2008a. code B3b ODIN, p. 41, non figuré.

Témoin: Provenant du niveau 50,0 le spécimen figuré (vues 66 et 67), n° 60 du plot d'observation XIII.

Diagnose: Corps de grande taille (diamètre proche de 200 μm) en disque peu élevé; orifice axial entouré d'une lèvre très dissymétrique (vues 66, 67); 4 bras forts formés de lames, de longueur proche du 1/4 du diamètre du corps; pied axial bien développé bien que brisé (vue 66); nanostructure en napperon nette sur les deux faces du corps et en lames radiales ou axiales pour les expansions.

Discussion: Ce test relève de l'espèce *G. major* par sa taille dont il a été montré qu'elle était un critère significatif (ODIN, 2008a, fig. 2); le caractère exceptionnel de la présence de 4 bras ne justifie pas la désignation d'un taxon particulier au contraire de l'équivalent plus petit (*G. stellata pulvinata*) plus commun et de distribution restreinte (ODIN, 2008a, vues 92-96).

Plus généralement, le nombre d'expansions des espèces du genre *Gilianella* est variable localement mais n'est parfois pas indépendant de l'âge à Tercis. Il pourra donc être utilisé comme outil stratigraphique s'il est

reproductible dans des gisements éloignés. Jusqu'ici, la création d'une espèce ou d'une sous-espèce ou non a pris en compte les observations à Tercis: variation dans un niveau, variation d'un niveau à l'autre, caractère systématique ou anecdotique, fréquence de la forme. L'usage dira si la taxonomie ainsi élaborée est justifiée.

Age: Le spécimen unique figuré provient de la cote 50,0 tandis que *G. major* a été observée depuis la cote 49,0 jusque dans le Maastrichtien supérieur avec 3 spécimens à chacune des cotes B-38,6 B-16,5 et B-6,9 c'est-à-dire environ 1/4 de Ma avant la limite Crétacé-Paléogène.

***Gilianella tenuibrachialis* ODIN, 2008a
Pl. V, vues 68 et 69**

2006. code B1a ODIN & LETHIERS, pl. 2.

Remarque: Cette espèce du genre *Gilianella* possède des bras courts; elle a été observée récemment à la cote 54,9 (1 spécimen), à la cote 120,1 (1 spécimen) ainsi qu'à la base du Maastrichtien alors qu'elle n'était connue auparavant (ODIN, 2008a) qu'à la cote 79,8 où plus de 12 spécimens avaient été récoltés. Le spécimen illustré de la cote 79,8 (vue 68) est caractéristique de la diagnose originale avec ses 6 bras. A la cote 54,9, le seul spécimen récemment observé n'a que 5 bras; dans le Maastrichtien supérieur les 3 spécimens observés ont tous 5 bras régulièrement répartis (vue 69). Ainsi, pour cette espèce du genre *Gilianella* comme pour les autres, le nombre de bras varie légèrement.

**Genre *Pennigerella* ODIN, 2008a
Pl. V, vues 73, 74**

Espèce type: *Pennigerella palmata* ODIN, 2008a, vues 137, 138-147.

***Pennigerella?* sp. A**

2008a. code II ODIN, p. 41, non figuré.

Type: Provenant du niveau 50,0 l'holotype figuré (Pl. V, vues 73, 74), n° 52 du plot d'observation IX, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G097. Cette ailée microscopique et cornue n'a livré que cet exemplaire.

Diagnose: Corps en disque petit (diamètre 65 μm), peu élevé (hauteur 35 μm); face orale tronconique basse, à orifice petit (diamètre 7 μm) entouré d'une première ride nette, circulaire, de diamètre 15 μm puis d'une seconde ride bien marquée, circulaire (diamètre 40 μm) portant une unique expansion (vues 73, 74) comme une corne, bras fin à section circulaire; face orale terminée par un équateur portant une légère collerette palmant 5 (ou 6) expansions à section plutôt aplatie; face aborale non illustrée avec 2(?) pieds un peu aplatis.

Discussion: Les expansions plutôt aplaties font placer, aujourd'hui, cette forme dans le genre *Pennigerella*.

L'unique spécimen bien préservé disponible ne permet pas de définir précisément une espèce (absence d'illustration de la face aborale) d'autant que la présence d'un bras sur la face orale et non à son pourtour, comme c'est le cas pour toutes les autres Gilianelles connues actuellement, suggère qu'il pourrait s'agir d'une forme tératologique. Si ce n'était pas le cas, la forme serait très originale; ce test, le plus petit illustré à Tercis, pourrait être juvénile; la présence de 2 rides sur la face orale suggérerait une affinité avec le genre *Tetratropis* dont les espèces connues sont aussi plus petites que 100 μm .

Age : L'unique spécimen provient du niveau 50,0 environ 25 m au-dessus de la dernière trouvaille attestée du genre *Pennigerella* seulement connu des couches exposées à la base de la carrière.

Genre *Coronadinium* (WILLEMS, 1994), émendé

Espèce type : *Coronadinium coronata* (WILLEMS, 1994) WILLEMS, in WILLIAMS *et al.*, 1998.

2008a. *Corbella* ODIN, vues 155-163.

Remarque : *Amphora*, le nom de genre proposé par WILLEMS (1994), invalide car déjà utilisé, a été remplacé par *Coronadinium* pour désigner un kyste de Dinoflagellé (WILLEMS, in WILLIAMS *et al.*, 1998). L'espèce-type (*C. coronata*) du genre a une morphologie très proche de celle qui a conduit à proposer le genre *Corbella* (ODIN, 2008a) qui est une Gilianelle et non un kyste de Dinoflagellé. L'erreur d'attribution supra-générique laisse planer un doute sur la validité du nom de genre *Coronadinium*. La caractéristique majeure relevée par WILLEMS est la présence d'épines, unique parmi les formes que l'auteur attribue à la famille des Calciodinellaceae, sous-famille des Pithonelloideae. La diagnose originale fut réalisée en tentant de décrire des éléments morphologiques homologues à ceux propres aux kystes de Dinoflagellés et en utilisant la terminologie relative; pour nous, celle-ci n'est pas adaptée en l'absence de caractères morphologiques démonstratifs propres à ce groupe et en présence de faits incompatibles avec cette attribution. En outre, la diagnose originale ne donne pas d'information sur la forme du test ni sa taille, seulement sur la présence de 7 (à 5 épines) d'un côté et 2 (ou 3) épines de l'autre, le reste de la diagnose attribuant des noms à des faits morphologiques non décrits. Le genre *Coronadinium* possède les caractéristiques des Gilianelles et est redécrit comme tel.

Diagnose émondée : Test monoculaire carbonaté à corps grossièrement sphérique, petit (diamètre du corps de l'ordre de 100 μm avec des spécimens de 60 à 110 μm connus); face orale en dôme peu élevé avec orifice axial au centre d'une surface péri-orale définie à l'intérieure d'une ride circulaire de diamètre 1/3 à 1/2 du diamètre du corps; équateur marqué par des expansions cylindriques pleines (5-8); face aborale plus élevée que la face orale et constituée d'un flanc terminé d'une ride souvent discrète

portant typiquement 2 expansions; nanostructure en napperon visible sur les spécimens bien préservés.

Discussion : Le genre se distingue du genre voisin *Aquilegiella* ODIN, 2008a, par un corps plus sphérique pour *Coronadinium*, plus cylindro-conique pour *Aquilegiella*, par une collerette aborale sur laquelle se branchent les pieds pour *Coronadinium*, tandis que ces expansions semblent émaner directement du corps chez *Aquilegiella*.

***Coronadinium vitilis* nouvelle combinaison**

Pl. V, vues 70 à 72

2006. code G0 ODIN & LETHIERS, pl. 4.

2008a. *Corbella vitilis* ODIN, vues 155-159.

Type, Diagnose, Age comme dans ODIN, 2008a, p. 24-25.

Discussion : *Corbella vitilis* ODIN, 2008a, doit être réattribuée, si l'on admet son nom de genre, au taxon illustré d'abord par WILLEMS (1994) mais redéfini en tant que Gilianelle. *Coronadinium vitilis* se distingue de l'espèce type du genre, *Coronadinium coronata*, par sa taille plus grande (autour de 100 μm au lieu de 60-70 μm) et par des bras dirigés à peine au-dessus du plan de l'équateur (vues, 70, 71) et non très redressés comme chez *C. coronata*. Noter qu'au niveau 25,0 dont provient le spécimen illustré ici, les caractères de *C. vitilis* (décrite au niveau 11,0 plus ancien) ont déjà légèrement évolué et tendent vers ceux de la sous-espèce plus récente *Corbella vitilis biremis* ODIN, 2008a (qui doit devenir *Coronadinium vitilis biremis* toujours si l'on admet ce nom de genre) avec ses expansions épaissies et notamment des pieds aplatis en rame (Pl. V, vue 72).

Genre *Coraliella* ODIN, 2008a

Espèce type : *Coraliella simplex* ODIN, 2008a, vues 201-204.

***Coraliella mortarium* nov. sp.**

Pl. V, vues 75 à 78

2008a. code M4 ODIN, p. 41, (non figuré).

Origine du nom : Latin *mortarium* = mortier; cette forme rappelle le grand mortier à piler le mil utilisé en Afrique sub-saharienne; c'est la coralielle en mortier.

Type : Provenant du niveau 172, l'holotype figuré (Pl. V, vues 75 et 77), n° 62 du plot d'observation XVI, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G098; le paratype figuré (Pl. V, vue 78), n° 63 du plot d'observation XVI, sous la référence TCS.G099; 2 topotypes ont été isolés du même niveau.

Diagnose : Test conique, côtelé, grand (diamètre = 175 μm , hauteur = 190 μm) rappelant un mortier à piler le mil africain; face orale concave, orifice axial entouré

d'une lèvre d'où partent 7 à 9 crêtes radiales (vue 76) s'atténuant en arrivant sur la collerette équatoriale réduite à un rebord; flanc à côtes méridiennes fortes poursuivant les crêtes orale avec 2-3 intermédiaires moins élevées (vue 77); collerette aborale développée délimitant une surface péri-apicale d'ensemble concave; nanostructure en cellules alignées en hauteur sur le flanc.

Discussion: Bien que rare, l'espèce mérite d'être décrite pour ses caractères forts: sa grande taille et sa collerette aborale développée.

Age: 5 spécimens ont été récoltés à la cote 172 parmi plus de 2000 *Gilianelles* examinées.

***Coraliella cantharella* ssp. c, nov. ssp.
Pl. V, vues 79 à 81; Pl. VI, vues 82-83**

2006. code M5 ODIN & LETHIERS, pl. 6.

Type: Provenant du niveau 172, l'holotype figuré (Pl. V, vues 79 à 81), n° 15 du plot d'observation XIII, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G100; 18 topotypes ont été sélectionnés de ce niveau.

Diagnose: Corps en entonnoir évasé, grand (diamètre et hauteur approchant ou dépassant 200 μm); face orale sub-plane marquée par 6-9 crêtes radiales au-dessus d'un dôme central passant à une collerette équatoriale développée, entière, renforcée sur la face orale par ces crêtes qui se poursuivent sur la face aborale le long du flanc; flanc parcouru de rides méridiennes dont peu se prolongent sur une collerette en tube allongé, étroit tel que modélisé par ODIN & LETHIERS (2006, pl. 6).

Discussion: Le caractère étroit du tube formant le pied distingue cette sous-espèce, bien illustrée à la cote 172, des formes précédemment décrites pour les niveaux inférieurs. On manque de documentation entre les cotes 80 et 120 pour décrire et situer cette forme qui succède et remplace les précédentes ou l'une des précédentes sous-espèces. Nommer ces sous-espèces pour caractériser une répartition stratigraphique précise nécessiterait un examen au microscope électronique systématique qui n'a pu être entrepris.

Age: La sous-espèce c de *C. cantharella* est présente au Maastrichtien depuis le niveau 120,4 (Pl. VI, vue, 83) et est caractéristique du niveau 172; ses limites de répartition ne sont pas connues précisément.

***Coraliella apedata* sp. nov.
Pl. VI, vues 84 à 89**

2008a. code M6 ODIN, p. 41, non figuré.

Origine du nom: Latin *apedatus*, adjectif dérivé de *pes* = pied avec le privatif *a*; c'est la coralielle apode.

Type: Provenant du niveau B-38,6 l'holotype figuré (Pl. VI, vues 84, 85), n° 67 du plot d'observation A, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence

TCS.G101 et le paratype figuré (Pl. VI, vues 86, 87), n°65 du plot A sous la référence TCS.G102; 33 topotypes ont été récoltés.

Diagnose: Corps en cône évasé large (diamètre 175-200 μm), peu élevé pour le genre ($H = 130-150 \mu\text{m}$); face orale un peu convexe (vue 84); orifice axial au fond d'une étroite dépression entourée d'une lèvre basse d'où partent 6-8 crêtes radiales dépassant peu l'ornementation du corps vers l'extérieur (vue 85) pour armer une collerette équatoriale étroite, entière; face aborale en cône présentant une constriction à mi-hauteur dans le niveau type (vue 87); expansion aborale réduite à un bouton court (vue 86) ou absente; nanostructure orale festonnée, épaisse, aborale en stries méridiennes nombreuses, presque toutes égales (vue 86).

Discussion: Il existe une faible proportion de tests de diamètre inférieur à 150 μm . La forme courte, sans pied, du niveau B-38,6 est caractéristique; au-dessus (dans les couches plus récentes), quelques stries méridiennes (5-7) s'élèvent légèrement en ailettes pour reformer une pointe aborale qui est déjà en forme de pied court aigu à la cote B-16,5 (vues 88-89); c'est dire que sur une épaisseur représentant moins de 1 Ma, le potentiel évolutif de cette coralielle apode continue à s'exprimer.

Age: Récoltée entre les cotes B-38,6 et B-9,6, la forme évolue dans cet intervalle du Maastrichtien supérieur. Parfois commune (jusqu'à 30 spécimens/g de sédiment acétolysé ont été récoltés au niveau B-38,6 et jusqu'à 13 à B-29,5), l'espèce est dominante chez les microproblematica des mêmes cotes; elle disparaît moins de 0,5 Ma avant la limite Crétacé-Paléogène.

***Coraliella delicata* sp. nov.
Pl. VI, vues 90 à 95**

Ce travail. code M7

Origine du nom: Latin *delicatus*: délié, fin, c'est la coralielle déliée.

Type: Provenant du niveau B-16,5 l'holotype figuré (Pl. I, vues 93 à 95), n° 43 du plot d'observation A, est inventorié au Musée du site de Tercis sous la référence TCS.G103; 7 topotypes ont été sélectionnés du même niveau.

Diagnose: Corps en entonnoir élancé, assez grand (diamètre: 125/160 μm ; hauteur: 150/175 μm); face orale sub-plane; orifice enfoncé entouré d'une lèvre péri-orale basse d'où partent 7-9 crêtes (vues 91, 94, 95), rarement plus ou moins, aboutissant à autant de bras en cornière à 4 lames formant des épines pointues, relevées au-dessus de la face orale (vue 91); lame inférieure de la cornière à peine prolongée sur le corps (vue 93) par des rides méridiennes principales qui s'atténuent rapidement; 6 lames en ailettes (vues 90, 92) prennent le relais pour armer un pied effilé; nanostructure du flanc côtelée avec des cellules alignées suivant le méridien.

Discussion: Cette forme d'aspect délié est à l'opposé de

l'espèce contemporaine massive *C. apedata*; l'altération rend parfois difficile la distinction.

Age: Espèce commune entre les cotes B-16,5 et B-6,9 où elle est souvent dominante avec 6 spécimens/g de sédiment traité; de rares spécimens ont été suspectés aux cotes les plus anciennes (B-24,8 et B-38,6) du Maastrichtien supérieur; son maintien jusqu'à la limite voire au-dessus de la limite Crétacé-Paléogène, restent à étudier. Hors d'Aquitaine, Mr J. A. ARZ a découvert des spécimens morphologiquement très proches à Cuba dans les sédiments de même âge de l'Unité Clastique déposée à la limite Crétacé-Paléogène; cette unité remanie des éléments de tout le Maastrichtien, du Campanien et jusqu'à l'Albien (J. A. ARZ, comm. pers. 17-XI-2008).

IV. ATTRIBUTION ET CLASSIFICATION DES GILIANELLES

IV.1. Gilianelles et kystes de Dinoflagellés

Quelques taxons possédant les caractères généraux des Gilianelles ont été attribués aux kystes de Dinoflagellés et décrits comme tels par le passé, ce qui les avait fait échapper à notre attention. Cette attribution ne semble pas justifiée par nos observations pour diverses raisons dont 1- le fait que les caractères morphologiques des tests de Gilianelles ne présentent pas d'aspects indubitablement propres aux Dinoflagellés; 2- le fait que certaines interprétations proposées par les auteurs (archéopyle, paracingulum, sulcus, nature de kyste) ne sont pas compatibles avec les faits observés sur les Gilianelles; 3- le fait que les Gilianelles ont des caractères propres distincts de ceux des kystes de Dinoflagellés reconnus comme tels par l'ensemble des experts. L'attention du lecteur sera attirée sur quelques éléments ci-après tout en gardant à la mémoire que, jusqu'ici, l'attribution des Gilianelles à un groupe déjà connu reste problématique.

+ La taille: Les espèces de Gilianelles décrites par WILLEMS et ses co-auteurs ont un corps de diamètre un peu inférieur à 100 μm . KEUPP (1979) rappelle, comme critère de caractérisation des kystes de Dinoflagellés que le diamètre de ces calcisphères à loge unique est de 30 à 100 μm , ce qui correspond à celui des Thoracosphaeridés (attribués à des kystes de Dinoflagellés) et à celui des kystes de Dinoflagellés tabulés, donc d'attribution certaine. Quelques-unes de nos espèces ont aussi un diamètre voisin de la limite supérieure de 100 μm : *Tetratropis medicamen* (entre 80 et 100 μm), *Obbella alatopedata* (à peine plus de 100 μm), le corps de nos genres *Aquilegiella* et *Corbella* (*Coronadinium*) a un diamètre proche de 100 μm sans les expansions; les plus petits spécimens du genre *Scutellella* sont aussi présents dans la fraction comprise entre 80 et 100 μm . Cependant, les Gilianelles de Tercis ont des diamètres équatoriaux dépassant le plus souvent cette limite de 100 μm , certaines dépassant

systématiquement le double. Jusqu'ici, cette taille ne semble pas avoir été observée pour le diamètre d'aucun kyste de Dinoflagellés. Selon ce critère, la plupart de nos Gilianelles, si elles étaient des kystes, seraient des **kystes de taille jamais rencontrée** jusqu'ici.

+ La tabulation: Les Gilianelles ne montrent pas de tabulation indubitable et les auteurs ont eu des difficultés pour «interpréter» la morphologie de leur test. Il est admis que des kystes de Dinoflagellés peuvent avoir une tabulation réduite (cingulotabulés: tabulation réduite au cingulum, sillon du flagelle transverse et à l'archéopyle) ou absente (cryptotabulés: seul l'archéopyle est décelable) mais il est alors vain de tenter d'interpréter les diverses parties du test des Gilianelles comme homologue de plaques alors que rien n'est évident. On notera toutefois que la **présence d'un archéopyle reste admise** et illustrée dans toutes les catégories de kystes de Dinoflagellés.

+ Interprétation en termes de plaques des expansions: Le nombre d'expansions variable des Gilianelles a été souligné lors des descriptions ci-dessus; les auteurs ont tenté leur interprétation en les attribuant à des plaques de Dinoflagellés. Par exemple, dans la description originale de *C. coronata* (WILLEMS, 1994), l'auteur note pour les bras: «a ring of (...) six spines, but five, seven, and occasionally eight can be observed»; il interprète ceci ainsi: «The precingular paraplates 1''-7'' are represented by the number of seven spines» or ce nombre n'est pas le plus commun d'après sa description: ce serait plutôt le nombre de 6 et l'auteur ajoute «Some of them may however be considerably reduced in length, or they are even absent (...) an additional eight spine (...) may reflect the apical plate». De même pour les pieds, il note: «the antapical end of the test itself bears at least two more long spines (...) which certainly reflect the location of the two antapical plates (1''' + 2'''). An occasional additional third spine can best be considered as a homologue to the postcingular plate 3'''». Ainsi, l'inconstance du nombre d'expansions aborales oblige d'une part à faire appel à des plaques **distinctes** pour expliquer des expansions **similaires**, d'autre part à imaginer que le caractère ne s'exprime pas pour certaines des plaques équivalentes. Or, d'après nos observations, la distribution des expansions est souvent régulière ce qui suggère que ce ne sont pas des plaques qui ne portent pas d'expansion (sinon il y aurait un intervalle double à l'endroit du manque) mais d'expansions générées indépendamment d'un système de plaques rigoureux.

+ L'appareil locomoteur flagellé: WILLEMS (1990, pl. 1, fig. 1b) dessine un sulcus et le désigne sur une vue de *T. corbula*, or une structure semblable au sillon désigné existe sur la même photographie plus à droite; l'aspect en dépression d'orientation méridienne est présent chez de nombreuses espèces de Gilianelles dont le flan est entièrement et régulièrement cannelé (voir vues 26, 27) lorsque la préservation est bonne. Il n'y a

pas de fait morphologique identifiable sans ambiguïté comme sulcus chez les Gilianelles. Par ailleurs, la ride équatoriale des tests de *Tetratropis* est désignée par les divers auteurs comme «cingular ridge» ou «remarkable equatorial ridge» ou «cingulum Leiste». Mais les Gilianelles ont souvent des rides équatoriales parfois développées en véritables collerettes (voir vues 1, 19, 79, 81); d'autres fois, il existe tout une série de rides circulaires (voir vues 48, 51, 52) et on ne voit pas comment ces diverses structures pourraient représenter la présence d'un sillon abritant le flagelle transverse (situé au-dessus? au-dessous?) surtout quand cette prétendue "ride cingulaire" est interrompue par des bras (voir vues 66, 67). La fonction d'homologue du support de flagelle équatorial paraît peu compatible avec les faits morphologiques observés à l'équateur des Gilianelles.

- + Un orifice et non un archéopyle à structure variable: Les auteurs interprètent comme archéopyle, l'orifice de *Tetratropis terrina* (BISON *et al.*, 2004, renommé ici *Scutellella terrina*) de taille voisine de 15 μm or l'un des auteurs doute qu'une telle taille soit compatible avec la fonction d'archéopyle dans un autre travail contemporain (STRENG *et al.*, 2004). Est aussi interprété comme archéopyle l'ensemble de la surface déterminée par la ride circulaire péri-orale de diamètre proche de 30 μm pour *C. coronata* (WILLEMS, 1994) ou de 15 à 20 μm chez *Tetratropis patina* et *T. corbula* WILLEMS, 1990. Or il s'agit de deux structures distinctes, l'une petite sans «ride» chez *S. terrina*, l'autre grande avec ride. Dans ce second cas, on doit poser la question: que faire de la dépression axiale (dont nous avons observé qu'elle mettait en communication la cavité du test avec l'extérieur) constamment présente chez *Tetratropis* et chez *Coronadinium* au centre de «l'archéopyle» délimité par cette ride interprétée comme une suture? Car il y a un orifice équivalent à celui de *S. terrina* au centre de la surface délimitée par la ride péri-orale des genres *Tetratropis* et *Coronadinium* des auteurs mais ils l'ont négligé (dans les illustrations originales de *T. patina*, WILLEMS, 1990, pl. 1, fig. 4, il existe au centre de la surface délimitée par la ride péri-apicale de diamètre 15-20 μm , un orifice de diamètre 5 μm environ). Voici donc **deux structures distinctes** qui peuvent co-exister et sont toutes deux interprétées comme archéopyle quand elles sont seules. Par ailleurs, les rides en question sont, chez les Gilianelles, des microstructures de surface, des ornements superficielles qui ne perturbent pas la structure de la paroi du test pour autant qu'elle a pu être observée; une suture devrait se traduire à la fois par un aspect de surface et une modification de la paroi sous-jacente.
- + Un orifice et non un archéopyle de taille réduite: La taille de la structure interprétée comme archéopyle ne peut être quelconque. Pourtant, WILLEMS (1992) dans le Maastrichtien inférieur de l'île de Rügen (Allemagne du Nord) illustre *Rugenia* avec une ouverture de

diamètre 40 μm pour une sphère de près de 80 μm ; pour *Obliquitopithonella* le diamètre de l'ouverture se réduit à 20 μm pour une forme ovoïde longue de 100 μm ; *Pithonella sphaerica* montre une ouverture de diamètre 2 μm pour une microsphère de 60 μm de diamètre. L'homologie de ces 3 ouvertures est difficile à concevoir. La fonction de l'archéopyle ne doit pas être perdue de vue. Les illustrations de KEUPP (KEUPP, 1984, 1995, par exemple) pour des kystes calcaires, montrent un archéopyle dont le diamètre est de l'ordre du tiers à la moitié du diamètre du kyste correspondant ce qui est fonctionnellement concevable. Mais, chez *S. terrina*, on imagine mal comment la forme libre pourra sortir d'un kyste dont l'ouverture est de l'ordre du 1/10 du diamètre du kyste. Le problème fut déjà soulevé par STRENG *et al.* (2004) qui notent qu'un diamètre de 12 à 18% de la taille du test est trop petit pour représenter un archéopyle. De façon plus générale, les formes dites pithonelloïdes avec ouverture apicale n'appartenant à aucune catégorie d'archéopyle assuré et de nanostructure de la paroi spécifique ne sont pas inclus dans les Calcisphères (considérées comme kystes de Dinoflagellés calcaires) sans réserve sérieuse (STRENG *et al.*, 2004).

Par ailleurs, si la ride péri-orale de *Coronadinium* est une suture d'archéopyle alors on doit trouver des spécimens avec un orifice de cette taille lorsque la forme libre est sortie; ceci n'a pas été observé à Tercis, ni chez *Coronadinium* ni chez les autres formes possédant une ride péri-orale semblable (genres *Pennigerella*, *Tetratropis*, *Aquilegiella* par exemple): **il n'y a pas de tests fermés contemporains de tests ouverts** au niveau d'un archéopyle or ceci est un critère clé dans la détermination d'un reste en tant que kyste de Dinoflagellé ainsi que le rappelle KEUPP (1979). L'absence d'archéopyle véritable dans sa morphologie et dans sa fonction exclut, à elle seule, l'interprétation des Gilianelles comme kystes de Dinoflagellés.

- + Adaptation hydrodynamique: Un kyste est basiquement une forme de résistance benthique passive. De multiples observations (équilibre hydrodynamique, expansions facilitant la flottaison, distinction avant arrière avec adaptation à l'écoulement directionnel), indiquent que beaucoup de Gilianelles peuvent être interprétées comme des formes adaptées à une évolution en milieu fluide. Ces Gilianelles ne sont pas des formes de résistance entièrement immobiles comme le sont les kystes de Dinoflagellés; **certaines se déplaçaient** sous l'action des courants.
- + Organisation et sens de déplacement: Si l'on admet l'interprétation de ce que nous nommons l'axe de symétrie (oral/aboral) comme l'équivalent d'un axe apex/antapex de Dinoflagellé alors, le mode de déplacement des Gilianelles et des Dinoflagellés libres n'est pas comparable. Les Dinoflagellés se déplacent parallèlement à cet axe avec le flagelle sulcal en fouet qui fait monter et descendre tandis que le flagelle

cingulaire rubané qui ceinture le corps permet de tourner autour de cet axe; c'est un déplacement de type hélicoptère. Au contraire, la morphologie des Gilianelles indique une adaptation à un déplacement relatif perpendiculairement à l'axe et directionnel, sans giration autour de l'axe; c'est un déplacement de type planeur. *Dinoflagellés libres et Gilianelles se déplacent de façon fondamentalement distincte.*

+ Organisation du test: Les Gilianelles ont fondamentalement une symétrie axiale reconnaissable dans tous les taxons même si elle est secondairement modifiée perpendiculairement à cet axe pour s'adapter à un déplacement directionnel comme vu ci-dessus. Les Dinoflagellés et leurs tests ont une *organisation fondamentalement distincte*: dorso-ventrale.

Il résulte de nos observations que les Gilianelles ont des caractères propres différents de ceux connus chez les Dinoflagellés; certains de ces caractères de Gilianelles sont fonctionnellement incompatibles avec leur interprétation comme kystes de Dinoflagellés. Parmi eux, la taille souvent comprise entre 100 et 200 μm , l'orifice unique et constant avec un diamètre de l'ordre du 1/10 de la taille du test, la présence d'extensions communes, une nanostructure de surface en napperon constante qui leur est propre, des signes d'adaptation à un déplacement relatif par rapport au fluide ambiant de direction perpendiculaire à l'axe du test communément présents. Par ces observations, notre interprétation antérieure des Gilianelles comme un groupe problématique appartenant aux Rhizopodes reste valide.

Si l'on doit réfuter l'interprétation des Gilianelles en tant que kystes de Dinoflagellés pour les descriptions des taxons d'Allemagne du Nord cités ci-dessus, leur découverte est d'un remarquable intérêt. En effet, les Gilianelles nommées récemment dans la section type du SO de la France choisie pour définir la limite Campanien-Maastrichtien dans le monde caractérisaient le domaine téthysien. L'existence de microfossiles proches présents dans des sections d'Allemagne du Nord (région de Hambourg) accroît leur potentiel biostratigraphique. Ces séries allemandes ont longtemps servi de référence biostratigraphique pour la chronologie du Campanien et du Maastrichtien dans le Domaine Boréal. Les Gilianelles pourraient contribuer à réaliser des corrélations biostratigraphiques directes entre ces deux domaines.

IV.2. Classification

L'ordre adopté dans les descriptions ODIN (2008a) était fondé sur des caractères morphologiques et la classification proposée ici suivra ce schéma qui s'est révélé logique sinon justifié. On peut mettre en doute la validité de critères purement morphologiques mais une classification parmi les Gilianelles permettra de justifier un ordre dans les descriptions et de rapprocher de formes connues des formes pour lesquelles l'information reste insuffisante pour les nommer formellement.

Considérés comme primitifs, les taxons d'aspect sphérique, sans expansion, ont été décrits d'abord; les disques simples suivent sans ou avec expansions; les cupules en entonnoir sont placées ensuite et sont considérées comme dérivées des disques simples; les disques à bras leur succèdent avec leur symétrie radiaire et comprennent, d'une part, les formes symétriques par rapport au plan équatorial et, d'autre part, les formes à face orale plus développée; les cupules à deux rangées d'expansions et face orale sans ornementation radiaire sont décrites ensuite; dans ces formes, le développement de la face aborale permet de distinguer un flanc et une surface péri-apicale; enfin, les cupules à 2 rangées d'expansions et face orale crêtée radiairement constituent la morphologie la plus aboutie des Gilianelles avec une ornementation élaborée à partir d'une microstructure surimposée à la nanostructure couvrant tout le corps. Pour formaliser cette logique, on peut proposer une clé de détermination comme suit.

A- Corps globalement sphérique sans expansion: **Tribu des Tercensellini**

Type *Tercensella globosa* ODIN, 2008a

Remarque: Formes considérées comme primitives; évolution depuis une sphère vers un tonnelet avec un double équateur et dissymétrie de plus en plus marquée entre une surface péri-orale et une surface péri-aborale; ce groupe comprend le genre *Tercensella*.

B- Corps en disque: **Tribu des Scutellellini**

Type: *Scutellella crassa* ODIN, 2008a

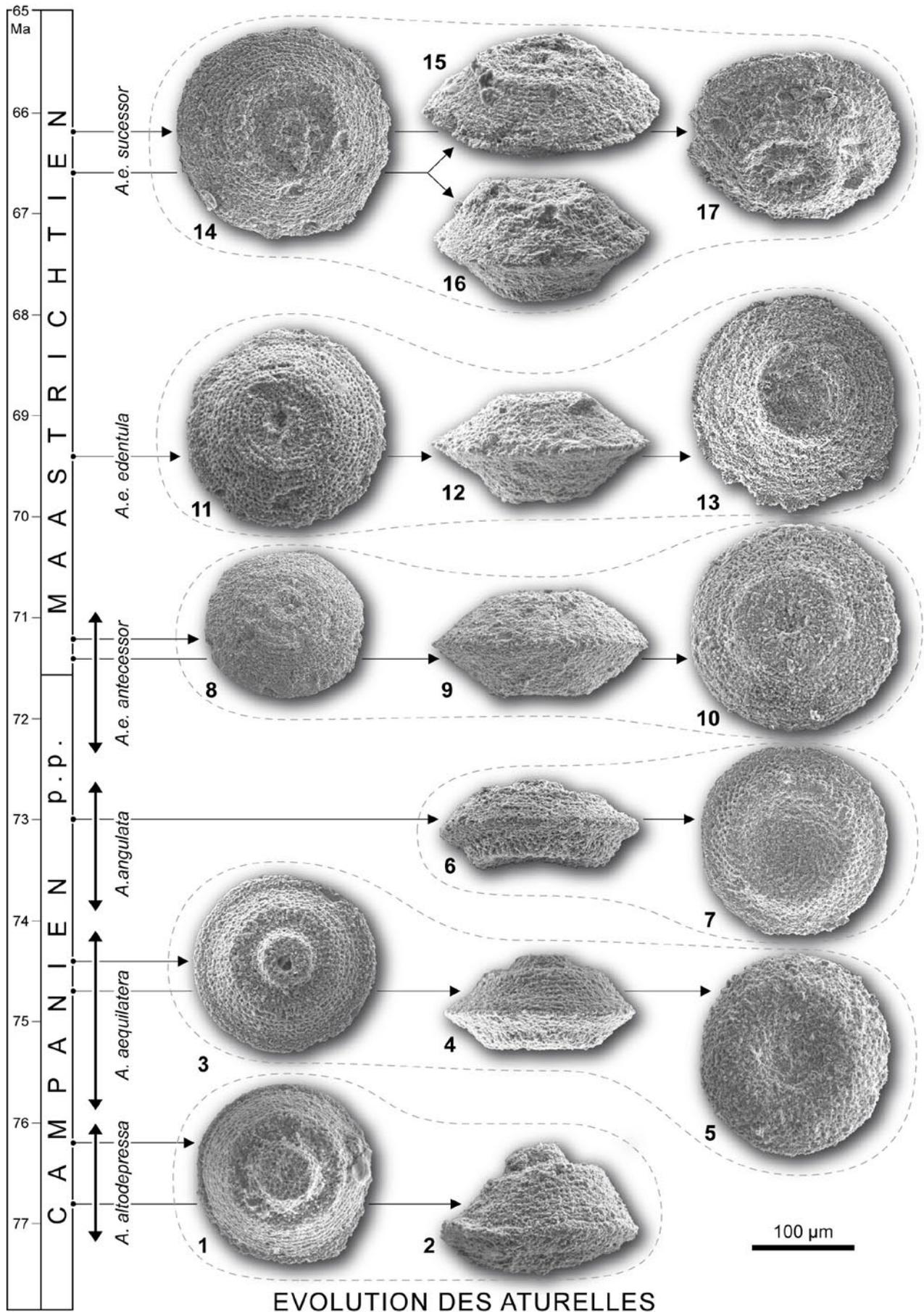
Remarque: Ces formes pourraient dériver de *T. globosa* par simple aplatissement. Parmi ces *Scutellellini*, il y a 2 sous-groupes distincts. Celui à nanostructure en canevas homogène sur tout le corps, sans ornementation concentrique, sans équateur marqué (genre *Azymella*) et celui à nanostructure différenciée sur les diverses parties du corps avec équateur marqué par une collerette plus ou moins développée depuis une simple ride jusqu'à une véritable voile comprenant les genres *Numismella*, *Tetratropis*, *Aturella*, *Scutellella*.

Il est proposé de rattacher aux *Scutellellini* les formes à corps en cupule avec face orale sub-plane et face aborale en entonnoir dont le type est *Corniculum sinuosum* ODIN, 2008a. Ces formes à expansions en collerette pourraient dériver de *Scutellella circularis* par aplatissement de la face orale et étirement, vers le bas, de la face aborale, y compris de la collerette aborale qui se transformerait en tube en onglet ou en pied par rétrécissement.

C- Corps en disque à expansions équatoriales radiaires: **Tribu des Gilianellini**

Type: *Gilianella stellata* ODIN, 2007

Remarque: Ces formes peuvent être interprétées comme ayant acquis des expansions à partir d'un disque de type *Scutellella*. Elles comprennent 2 groupes bien distincts: les tests à expansions partiellement creuses, à section



en rosace (genres *Gilianella*, *Caccabella*) et les tests à expansions aplaties pleines et un développement de la face orale en large cheminée (genre *Orculiella*); ces deux différences marquées justifieraient peut-être une séparation à un plus haut rang hiérarchique mais on ne disposerait que de peu d'espèces dans ce sous-groupe.

D- Corps en cupule à 2 rangées d'expansions: **Tribu des Aquilegiellini**

Type: *Aquilegiella varia* ODIN, 2008a

Remarque: Ces formes se caractérisent par un test dont la face orale est peu élevée par rapport à la face aborale hypertrophiée en flanc et surface péri-apicale; des expansions multiples et pleines sont présentes sur 2 rangées situées aux extrémités du flanc; les *Aquilegiellini* pourraient dériver de *Tercensella alveare* par l'acquisition d'expansions aux deux extrémités du flanc. Ces expansions sont en rames (genres *Pennigerella*) ou cylindriques (genres *Coronadinium*, *Aquilegiella*). Dans ce groupe, *Aquilegiella ericius* se distingue par la présence supplémentaire d'une expansion axiale aborale, par une ébauche de subdivision de la face orale par des crêtes radiales, ce qui les rapproche de la dernière tribu d'autant que les bras ont parfois une section en croix à la base.

E- Corps en cupule à orifice bordé d'une lèvre d'où partent des crêtes radiales: **Tribu des Coraliellini**

Type: *Coraliella simplex* ODIN, 2008a

Remarque: Ce groupe est constitué de formes en cupule comme ci-dessus; la surface péri-apicale se réduit parfois et peut disparaître; des expansions de type collerette, de type cornière ou d'une combinaison des deux sont présentes aux deux extrémités du flanc; la disparition de la surface péri-apicale conduit à la présence d'une expansion aborale en cornière. Les genres *Coraliella*, *Pocillella*, *Obbella* appartiennent à cette tribu.

Il serait présomptueux d'utiliser dès à présent la classification proposée ici et ceci n'a pas été fait dans la partie taxonomique. En effet, la connaissance des Gilianelles n'en est qu'à ses débuts et, plutôt que de devoir reprendre l'ensemble des descriptions dans le futur, il a été considéré raisonnable de ne faire que suggérer cette classification à l'issue des études. Il reste des zones d'ombre dans cette classification. Il a cependant paru constructif de formaliser ces groupes afin de voir si, à

l'usage, les critères retenus pour chaque groupe et leur importance relative étaient les plus appropriés.

V. VARIATIONS ÉVOLUTIVES DES GILIANELLES ET TAXONOMIE

Lors des descriptions des taxons de Gilianelles, une difficulté commune a été rencontrée: celle de formuler les critères propres à chaque taxon, non à cause d'un manque de caractères morphologiques à observer mais parce que, pour une même forme, son examen dans les niveaux successifs faisait apparaître des changements morphologiques rapides. La taxonomie adoptée tente de rendre compte de cette évolution morphologique.

Par exemple, le corps de *Caccabella spinocincta* a un aspect anguleux entre les cotes -5,0 et +5,0, devient sphérique à la cote 11,0 puis redevient anguleux à la cote 18,25 et enfin très anguleux à la cote 25,0 avant disparition à la cote 32,5. Une sous-espèce *C. s. ventriosa* a été proposée pour la seule cote 11,0 afin de rendre compte de cette variation locale systématiquement présente.

Par exemple encore, dans le genre *Gilianella*, les formes à bras développés sont petites (corps de diamètre 110-130 μm) vers la base de la série entre les cotes -5,0 et 57,9 puis elles sont distinctement plus grandes au-dessus (corps de diamètre 140 à 190 μm); en outre, les deux tailles sont contemporaines entre les cotes 47,9 et 57,9. Une étude statistique (ODIN, 2008a, fig. 2), a montré que, si les distributions se recouvraient, les tailles ne se recouvraient pas dans un même niveau. Dans ce cas, deux espèces *G. stellata* et *G. major* ont été distinguées ainsi qu'une forme extrême, plus grande et à nombreux bras, par l'instauration de la sous-espèce *G. major heliotropium*. A l'intérieur de ces taxons, le nombre moyen de bras lui-même peut varier significativement d'un niveau à l'autre avec soit 8 bras, soit 9 bras dominants, soit beaucoup plus. En l'absence de logique temporelle et parce que le nombre d'expansion est une caractéristique généralement fluctuante dans le groupe, aucune distinction taxonomique n'a été proposée d'après ce seul critère. Dans les deux cas ci-dessus (*Caccabella* et *Gilianella*), l'ordre de grandeur du temps passé entre 2 apparences est très inférieur à 1 Ma (correspondant à une épaisseur de dépôt de 25 m). Il n'a pas été possible, jusqu'ici, de vérifier si ces variations avaient valeur évolutive ou reflétaient des conditions environnementales locales.

Fig. 3: Evolution des aturelles dans le Campanien-Maastrichtien de Tercis. Les flèches simples indiquent les niveaux de récolte des taxons illustrés; les flèches doubles localisent les taxons correspondants. Vues 1 & 2: *A. altodepressa*, 1: vue orale, cote 18,25; 2: profil, cote 5,0; Vues 3 à 5: *A. aequilatera*, 3: vue orale, cote 57,9; 4- profil, cote 57,9; 5- vue aborale, cote 50,0; Vues 6 & 7: *A. angulata*, 6: profil, cote 79,8; 7: vue aborale, cote 79,8; Vues 8 à 10: *A. edentula antecessor*, 8: vue orale, cote 125,5; 9: profil, cote 120,4; 10: vue aborale de l'holotype, cote 120,4; Vues 11 à 13: *A. edentula edentula*, 11: vue orale, cote 172; 12: profil, cote 172, 13: vue aborale, cote 172; Vues 14 à 17: *A. edentula successor*, 14: vue orale, cote B-29,5; 15: sub-profil, cote B-38,6; 16: vue cavalière aborale, cote B-38,6; 17: vue cavalière orale, cote B-29,5. (Réalisation A. LETHIERS).



Dans le genre *Coraliella*, il y a une intéressante évolution morphologique de l'expansion aborale. Un ancêtre du type *C. mortarium* possédait une collerette aborale (vue 75); celle-ci évolue vers un tube armé d'ailettes discrètes chez *C. cantharella* ssp. a, lequel tend vers un tube allongé à lumière étroite chez *C. cantharella* ssp. c (vue 79); puis le tube finit par devenir une simple pointe armée d'ailettes (*C. delicata*, vue 90) tandis qu'une autre forme contemporaine est entièrement dépourvue de pied (*C. apedata*, vue 87). Curieusement, cette dernière forme acquiert de nouveau un pied en épine courte armée d'ailettes très peu de temps après (autour de 0,5 Ma) à la toute fin de l'évolution (*C. apedata* de la cote B-16,5, vue 88). La continuité, voire la contemporanéité des sous-espèces a et b n'a pas encouragé à créer des espèces distinctes chez *C. cantharella* tandis que les formes extrêmes à collerette en jupe (*C. mortarium*) sans pied (*C. apedata*) et très aiguës avec, de plus, des bras bien individualisés (*C. delicata*), ont été distinguées spécifiquement.

Le genre *Aturella* a été suivi tout au long de la série de Tercis et les variations ont été en partie vérifiées dans un gisement espagnol relativement éloigné (ODIN, 2008b, c). Les aturelles sont présentes depuis la cote -5,0 (vers 77,2 Ma) jusqu'à la cote B-16,5 (vers 66 Ma). La Figure 3 illustre schématiquement les variations morphologiques; elles sont dirigées dans le sens où une tendance peut être identifiée sans retour en arrière. La colonne stratigraphique est donnée en ordonnées en millions d'années d'après notre calibrage numérique relatif basé sur des critères d'épaisseur alliés à une rythmicité de dépôt interprétée comme d'origine orbitale et calibrée à divers points par des datations géochronologiques (ODIN, 2001a, amélioré par ODIN & WALASZCZYK, 2003, repris de ODIN, 2008a). D'après ces études, la limite Campanien-Maastrichtien est datée à $71,6 \pm 0,6$ Ma. Les vues sont disposées de façon à correspondre au niveau dans lequel les spécimens ont été récoltés. La face orale est illustrée à gauche, le profil au centre, la face aborale à droite. On retrouvera les caractères soulignés dans les descriptions taxonomiques. Pour la face orale, le col très proéminent dans les niveaux inférieurs du Campanien supérieur, s'amenuise d'abord puis se loge petit à petit dans une dépression. Pour le profil, la dissymétrie par rapport au plan équatorial entre une face orale très développée et une face aborale dépassant à peine et invaginée dans le test (*A. altodepressa*) se réduit rapidement (*A. aequilatera*) et finit par disparaître (*A. edentula antecessor*). Pour ces formes à profil symétrique (*A. edentula*), les faces tronconiques au relief d'abord adouci, surtout la face orale, deviennent progressivement anguleuses ce qui résulte de l'apparition d'un relief terminal (courte collerette) aboral d'abord (*A. edentula edentula*) puis oral (*A. edentula successor*) au sommet du cône. Pour la face aborale, le relief très adouci initialement évolue vers une sorte de couronne large, aux contours anguleux, bien détachée (*A. angulata*). La couronne se réduit ensuite en diamètre et se fond dans un

cône (*A. edentula antecessor*) qui s'élève finalement par l'acquisition du relief déterminé par une collerette courte et épaisse (*A. edentula edentula*). Les diverses formes illustrées dans la Figure 3 sont séparées dans le temps par environ 2 Ma. Il a paru utile de formaliser 4 espèces, la dernière étant subdivisée en 3 sous-espèces afin de rendre compte de cette évolution qui, si les aturelles peuvent être récoltées dans divers gisements, seront utiles pour repérer l'âge relatif des couches. On aura compris qu'il s'agit d'une illustration concrète d'un cas d'évolution continue car aucun saut évolutif n'a été observé.

Dans la présentation taxonomique, la création d'un taxon a répondu à la nécessité de rendre compte d'une identité perceptible; cette perception est expliquée dans la diagnose. Dans cet exercice, la caractérisation d'une distinction (morphologique ou stratigraphique) ne se fait que sur une population ET sur une répartition dans le temps. Les deux semblent nécessaires pour une définition complète. Pour le moment, il n'a pas encore été possible de tester un 3^e critère qui serait la reproductibilité de ces distinctions dans l'espace.

Quant à l'évolution d'ensemble du groupe de Gilianelles, on ne peut dire avec certitude si l'on connaît le début et la fin de leur évolution. Les plus anciens restes reconnus à ce jour proviennent du Coniacien moyen, il y a plus de 87 Ma. A cette époque, c'est le genre *Tetratropis* qui est représenté en Allemagne du Nord (WILLEMS, 1990). Ce ne sont donc pas nos formes de Tercis qualifiées de simples (*Tercensella*) qui sont les plus anciennes puisqu'elles n'ont été décelées que dans des niveaux presque 10 Ma plus jeunes. A Tercis toujours, les derniers genres apparus, vers 75 Ma, sont *Corniculum*, *Coraliella*, *Aquilegiella* et ils n'appartiennent pas tous à la tribu suggérée comme la plus aboutie d'autant que le genre *Pocillella* qui appartient aux *Coraliellini* existe dès la base de la série attribuée au Campanien supérieur voire un peu au-dessous. A l'autre extrémité de l'intervalle d'existence connu, à la fin du Maastrichtien, les genres qui se sont maintenus comprennent de grandes *Gilianella* (spécimens rares), *Scutellella* (déjà présent bien avant) mais surtout *Tercensella* et *Coraliella* qui dominent l'association et évoluent encore; l'un appartient au groupe suggéré comme primitif, l'autre au groupe le plus abouti. C'est dire que la classification, pour le moins, ne reflète pas uniquement une évolution d'ensemble du groupe.

La question de la taille mérite d'être abordée. Les espèces connues d'Allemagne (Coniacien, Santonien, Campanien inférieur et moyen), sont toutes des petites formes. Ceci est peut-être lié à la technique utilisée par les auteurs qui ont sélectionné la fraction comprise entre 20 et 125 μm (HILDEBRAND-HABEL & WILLEMS, 1997; BISON *et al.*, 2004; WENDLER & WILLEMS, 2004). Au moins pour les espèces du genre *Gilianella* à bras développés, les échantillons plus anciens ne contiennent que des petites formes et les plus récents que des grandes formes. De

même dans la tribu des *Coraliellini*, les genres de la base de la série sont plutôt petits (diamètre 110 à 150 μm) tandis qu'au-dessus de la cote 50, beaucoup d'espèces atteignent et dépassent 200 μm de diamètre. Enfin, à Tercis, aucune forme plus petite que 100 μm n'a été observée au-dessus de la cote 65,4 à ce jour.

VI. DISTRIBUTION DES GILIANELLES

VI.1. Distribution stratigraphique

La distribution des 44 premiers taxons définis à Tercis dans la section principale (cotes -5,0 à 172,0) a déjà été examinée (ODIN, 2008a, fig. 1). Elle a fait apparaître deux sortes de répartition stratigraphique pour les Gilianelles comme pour les autres microproblematica rencontrés: des espèces de répartition restreinte (1 ou 2 Ma), des espèces plus largement réparties (4 Ma ou plus). L'étude des microsphères attachées interprétées comme des commensaux phorésiques (ODIN, 2009) a conduit à proposer l'existence d'une crise biologique localisée à la cote 79,8 (vers 73 Ma). Lors de cette crise, la proportion de tests supportant un commensal s'accroît; plusieurs espèces disparaissent mais, surtout, la diversité des Gilianelles diminue sensiblement en particulier les taxons à courte répartition.

La Figure 4 donne la répartition des Gilianelles observées dans les niveaux terminaux du Maastrichtien nouvellement étudiés. Il est possible de prolonger les interprétations précédentes d'après cette nouvelle étude. Sur les neuf taxons observés avec certitude, cinq sont des *survivants* de formes stables, à très longue répartition, présentes dès le Campanien supérieur avant même la crise (flèches vers le bas sur la Fig. 4). Ces taxons ne semblent pas avoir été affectés par la crise biologique. Les quatre autres constituent le prolongement de lignées existant depuis avant la crise (genres *Tercensella* [N7], *Aturella* [A6b], *Coraliella* [M6, M7]). En bref, aucun genre nouveau n'est apparu après la crise biologique. Par contre, les lignées "solides" poursuivent leur évolution avec, même, une diversification pour le genre *Coraliella* pour lequel deux espèces coexistent entre les cotes B-16,5 et B-9,6 tandis que l'une d'elle (*C. apedata*) subit une évolution au cours du dernier Ma du Crétacé. Par ailleurs, pour les niveaux précédemment étudiés et avant la crise, les niveaux renfermaient généralement entre 11 et 28 espèces tandis qu'après la crise entre 3 et 11 espèces étaient présentes par niveau. Au Maastrichtien, chaque niveau dissocié n'a livré qu'entre 3 et 6 espèces jusqu'ici. En conclusion, les Gilianelles prolongent leur existence jusque près de la limite Crétacé-Paléogène à Tercis. Depuis les premiers spécimens connus d'Allemagne du Nord (WILLEMS, 1990), jusqu'à la fin du Maastrichtien, il s'écoule environ 20 Ma. Pour comparer avec d'autres groupes de microfossiles bien établis et d'usage biostratigraphique remarquable, le groupe des Gilianelles

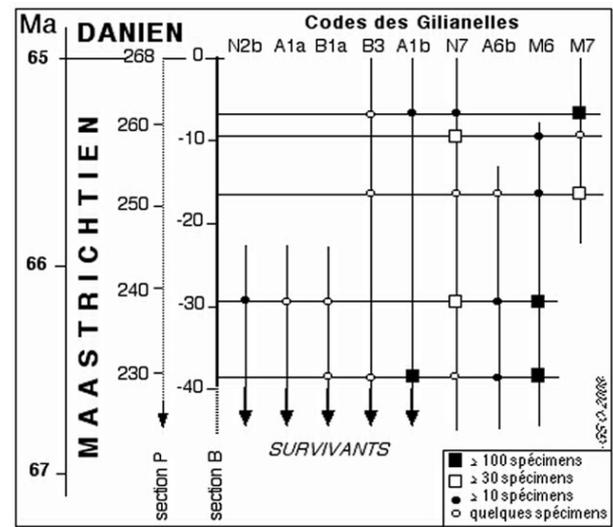


Fig. 4: Présence des Gilianelles dans la section de Bédât à Tercis près de Dax, SO France. Les cotes sont comptées en mètres sous la limite Crétacé-Paléogène (section B); la cote 0 est située 268 m au-dessus de la base de la section de la Grande Carrière (section P); une lacune de visibilité sépare les 2 sections. Les flèches vers le bas indiquent que les taxons correspondants ont aussi été observés dans la section principale. Codes des Gilianelles: A1a: *Numismella tarbellica*; A1b: *Scutellella crassa*; B1a: *Gilianella tenuibrachialis*; B3: groupe *Gilianella major*; N2b: *Tercensella globosa*; N7: *Tercensella carinata*; A6b: *Aturella edentula successor*; M6: *Coraliella apedata*; M7: *Coraliella delicata*.

est connu actuellement sur une durée intermédiaire entre celle des Calpionelles (Ciliés, autour de 10 Ma, REMANE, 1998) et celle des Globotruncanides (Foraminifères planctoniques, environ 30 Ma, ROBASZYNSKI *et al.*, 1983).

En outre, pour décrire les 44 premières espèces (ODIN, 2008a) 15 genres avaient été créés. Pour décrire les 9 espèces du Maastrichtien supérieur, aucune création n'a été nécessaire. En bref, la signification de la crise biologique mise en évidence lors de l'étude du commensal *Convictorella pusula* ODIN, 2009 est renforcée par l'étude des niveaux de la fin du Maastrichtien.

VI.2. Distribution paléogéographique

L'étude des Gilianelles n'a pas fait l'objet de travaux suffisants pour établir leur répartition paléogéographique et une vue momentanée peut seulement être proposée. En dehors des environs de Tercis, les Gilianelles ont été recherchées dans le Campanien supérieur de diverses régions en testant un petit nombre de niveaux: dans le faciès flysch et le faciès de plate-forme des Pyrénées occidentales en France et en Espagne, dans les calcaires

des Charentes, dans la craie de Pologne et en Haïti. Le seul succès a été obtenu dans le faciès de plate-forme d'Espagne (ODIN, 2008b, 2008c) où, malgré une préservation modérée, la succession des taxons de microproblematica se révèle précisément semblable à celle observée à Tercis avec des taxons à longue distribution et des taxons restreints à des épaisseurs de couches très limitées. Ces études suggèrent que les Gilianelles se restreignent au faciès de plate-forme externe où, dans tous les cas où elles sont connues, elles sont associées à un faciès riche en pithonelles et calcispères; ces derniers termes recouvrent, pour l'essentiel, des structures sphériques, souvent aussi des formes ellipsoïdes. Divers auteurs y voient des kystes de Dinoflagellés (KEUPP, 1979), l'interprétation opposée est la plus récente (ELBRÄCHTER *et al.*, 2008). Nos observations suggèrent que, pour les seules formes sphériques, les «Pithonelles» appartiennent clairement à divers groupes fossiles (organisation et nanostructure variée dans le Campanien-Maastrichtien de Tercis) dont le panorama complet reste à établir.

Par ailleurs, la description des formes de Gilianelles proposées par nos confrères de Brème, à partir de la série d'Allemagne du Nord dans la région de Hambourg, étend significativement cette répartition paléogéographique particulièrement parce qu'outre le Domaine Téthysien (Aquitaine, Navarre espagnole), le Domaine Boréal est aussi concerné, donnant l'espoir que ce nouveau groupe de microfossiles permette d'établir des corrélations entre ces deux domaines paléogéographiques. Mais c'est de notre collègue J. A. ARZ (comm. pers. 17-XI-2008) que provient un espoir plus clair encore: des Gilianelles étaient aussi présentes en Amérique Centrale au Crétacé Supérieur. D'après les prises de vues qui nous ont été soumises, c'est l'espèce *Coralietta delicata* décrite ci-dessus de Tercis qui a livré les premiers témoignages. Leur

position stratigraphique à la limite Crétacé-Paléogène est parfaitement compatible avec celle observée dans le sud-ouest de la France. Plus précisément, les restes américains ont été récoltés et illustrés (travail en cours par J. A. ARZ) dans l'Unité Clastique étudiée à Cuba. Cette Unité Clastique de la limite Crétacé-Paléogène observée en divers points de l'Amérique Centrale est interprétée comme le résultat d'une reprise de dépôts arasés par le tsunami ayant suivi la chute d'une comète dans la mer qui recouvrait alors ce qui est aujourd'hui la péninsule du Yucatan (ALEGRET *et al.*, 2005; SMIT *et al.*, 1996). Outre des restes d'âge Maastrichtien supérieur, cette formation a aussi livré de la microfaune datant de l'ensemble supérieur du Crétacé, depuis l'Albien.

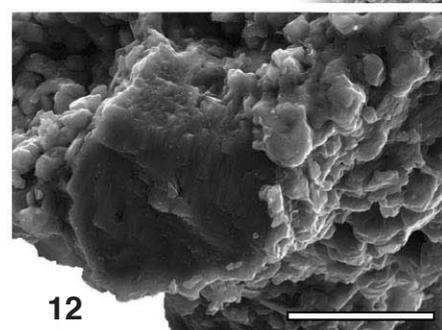
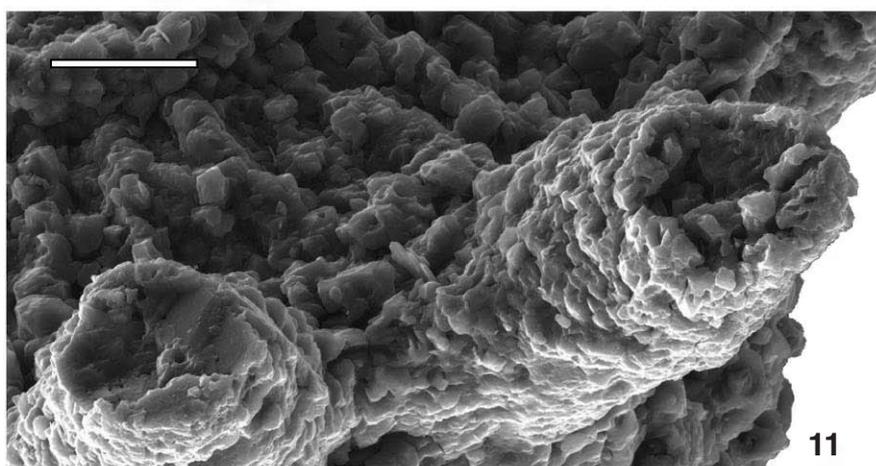
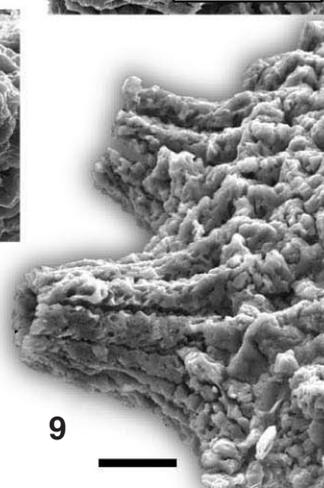
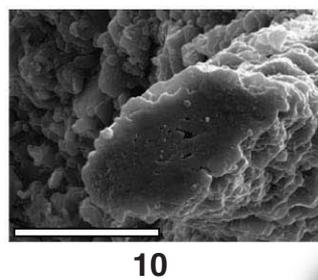
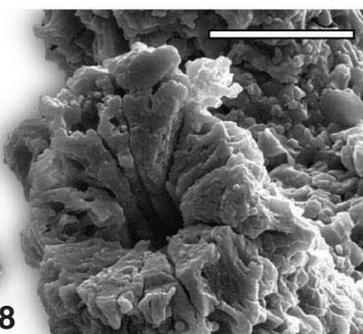
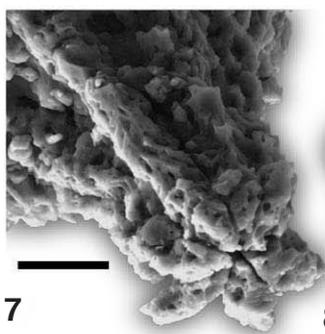
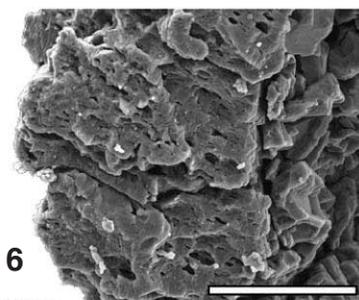
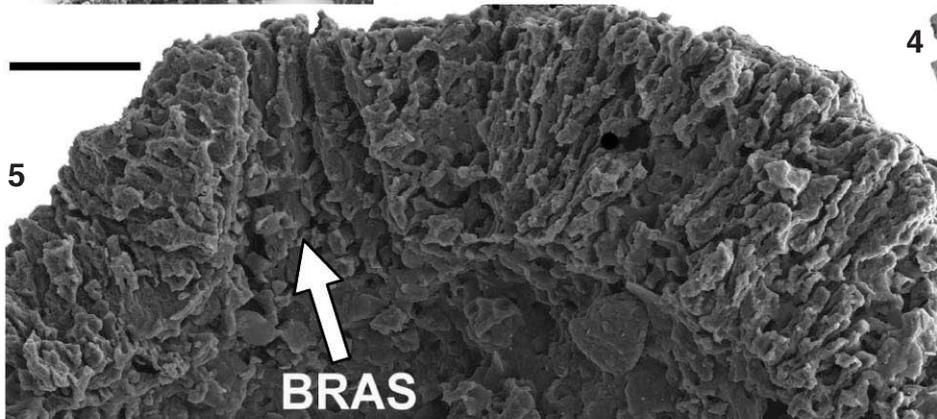
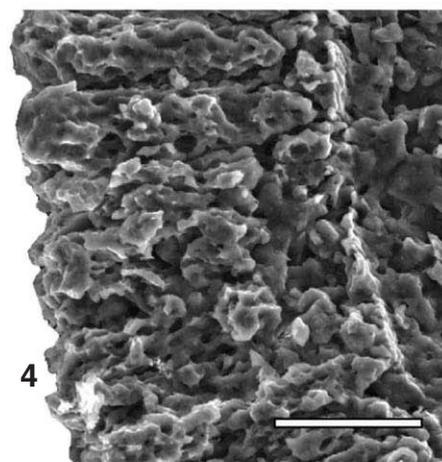
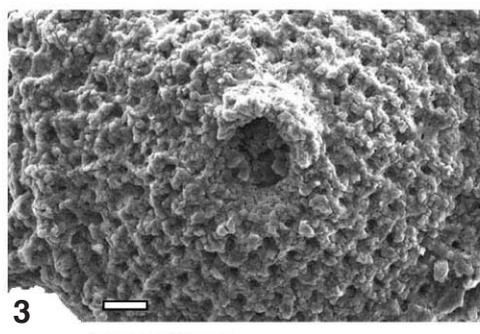
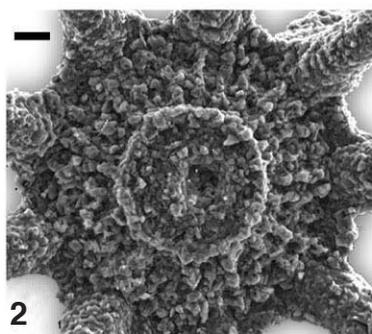
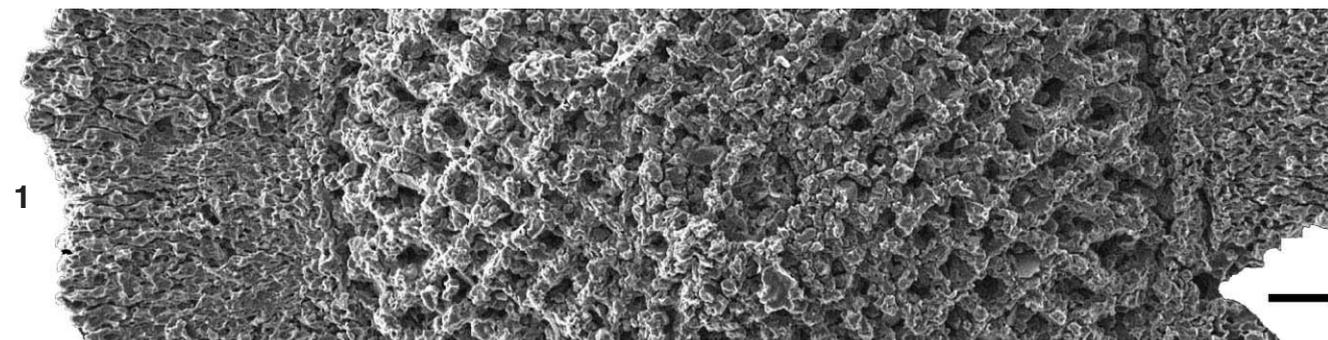
VI.3. Discussion sur la distribution environnementale des Gilianelles

La morphologie des tests de Gilianelles a conduit à suggérer un mode de vie planctonique pour diverses espèces (ODIN & LETHIERS, 2006). Sans revenir sur toute notre argumentation antérieure, rappelons que le développement des expansions augmente la surface du test dans le sens perpendiculaire à l'axe de symétrie (genres *Scutellella*, *Pennigerella* notamment) permettant un comportement de type planeur (horizontal passif) ou parachute (vertical passif). La surface de contact avec le fluide est aussi largement augmentée de deux façons: la multiplication des expansions (bras et pieds du genre *Aquilegiella* notamment) et la nanostructure complexe du test. Par ailleurs, le développement des expansions aborales formant quille orientant l'orifice vers le haut (genres *Obbella*, *Coraliella* notamment) suggère une stabilité de la position du test, libre dans le milieu fluide avec l'orifice vers le haut. Même l'étude du commensal

Planche I

Nanostructures des Gilianelles, barres d'échelle = 10 μ m.

- Vue 1 : *Scutellella pulchrevelifera*, niveau 5,0; traversée de la face orale, orifice axial sans lèvre.
 Vue 2 : *Aquilegiella varia*, niveau 57,9; face orale, orifice sans lèvre au centre d'une surface bordée par une ride circulaire.
 Vue 3 : *Gilianella stellata*, niveau 54,9; face orale, orifice avec lèvre dissymétrique élevée au NE.
 Vue 4 : *Tercensella globosa*, niveau B-29,5; section de la paroi, centre du test à droite.
 Vue 5 : *Caccabella spinocincta*, niveau 18,25; section de la paroi ouverte au niveau du départ d'un bras, centre du test en bas.
 Vue 6 : *Obbella caryophyllum*, niveau 54,9; section de la paroi, centre du test à droite.
 Vue 7 : *Gilianella major heliotropium*, niveau 50,0; bras cassé près de l'extrémité.
 Vue 8 : *Gilianella major*, niveau 79,8; bras cassé près de la base.
 Vue 9 : *Gilianella major heliotropium*, niveau 172; vue latérale de 2 bras cassés.
 Vue 10 : *Aquilegiella varia*, niveau 79,8; section de bras pleine à centre légèrement poreux.
 Vue 11 : *Aquilegiella varia*, niveau 54,9; vue cavalière orale avec 2 bras pleins et l'amorce de la ride péri-orale au NO.
 Vue 12 : *Aquilegiella varia*, niveau 69,0; section de bras à centre légèrement poreux.



Convictorella pusula dont le lieu de fixation préférentiel est la face aborale de l'hôte (ODIN, 2009) contribue à suggérer une stabilité positionnelle et un comportement planctonique de l'ensemble test de Gilianelle + commensal.

Il s'y ajoute souvent une symétrie bilatérale qui tend à faciliter la pénétration dans le fluide d'autant qu'un profil hydrodynamique se dessine communément (espèces *Scutellella longivelifera*, genre *Corniculum*). Même les genres *Gilianella* et *Caccabella* à symétrie complètement axiale au premier abord, ont livré, avec la dissymétrie de la lèvres péri-orale, des faits morphologiques laissant supposer un sens préférentiel dans le déplacement relatif du test par rapport au fluide.

Parmi les taxons qui avaient été interprétés comme plutôt benthiques (ODIN & LETHIERS, 2006) du fait du développement plus important de la face orale et de l'absence de système faisant quille (genres *Aturella*, *Orculiella*) le premier montre une nette tendance à la symétrie bilatérale avec une différenciation avant-arrière (voir Fig. 3, vue 2).

Ce cas du genre *Aturella* mérite qu'on s'y attarde. A la base de la section (Fig. 3), la disproportion entre faces orale et aborale et le développement du col suggèrent une vie benthique. Au fur et à mesure que l'évolution fait son œuvre, le profil devient de plus en plus symétrique et le col s'enfonce dans le test. Une question se pose : n'y aurait-il pas là, parallèlement à ces modifications morphologiques, un changement du mode de vie de plutôt benthique vers plutôt planctonique ?

Par ailleurs, l'hydrodynamisme évident du test de *A. altodepressa* amène à se poser une autre question : comment ce test hydrodynamique peut-il se concilier avec l'autre évidence que, plongé dans un liquide, il ne pouvait pas rester l'orifice vers le haut comme tous les autres tests de Gilianelles ?

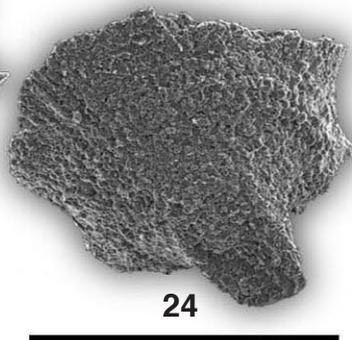
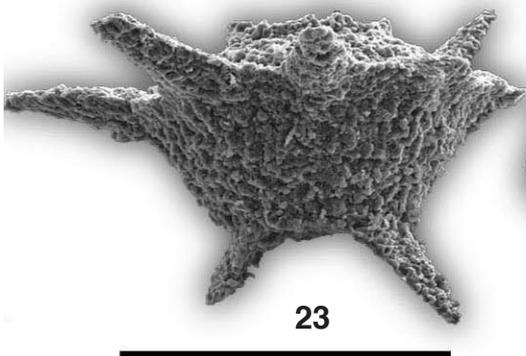
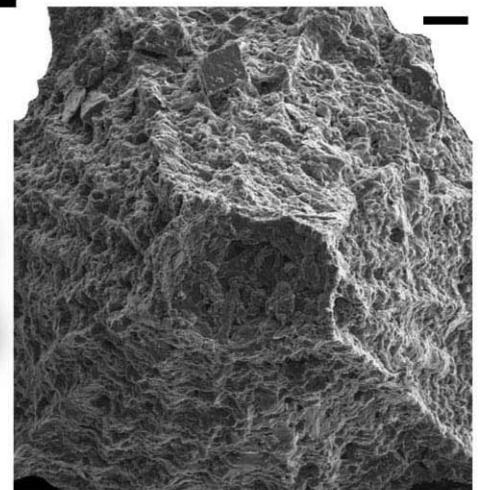
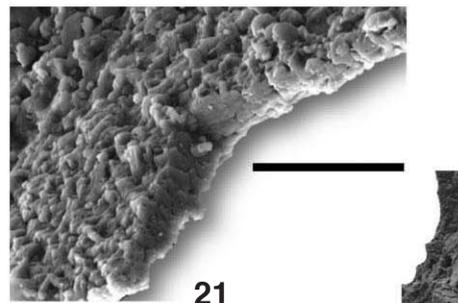
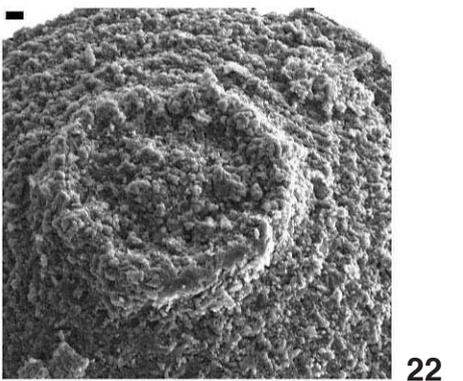
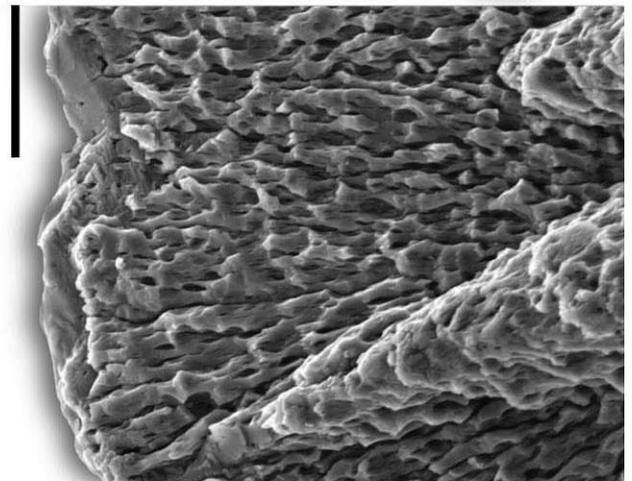
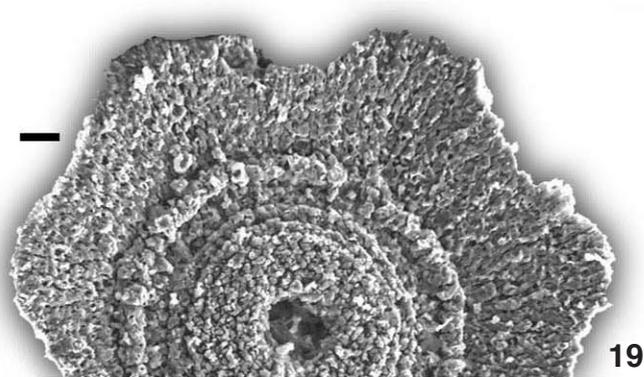
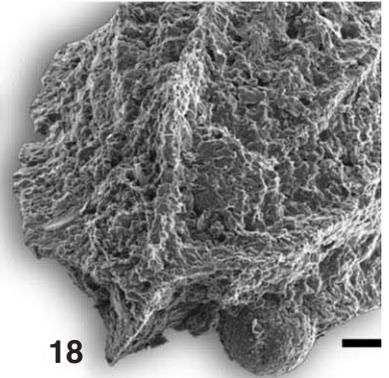
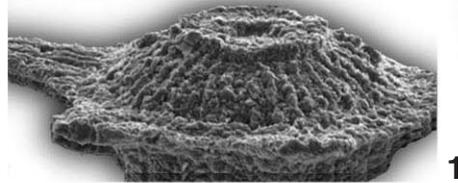
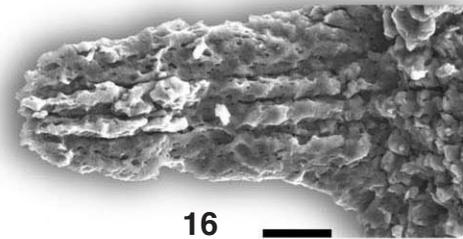
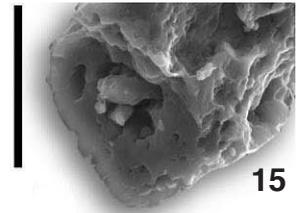
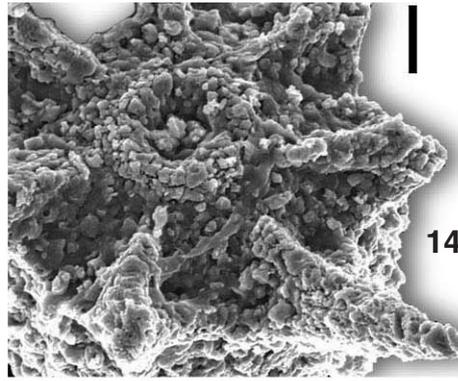
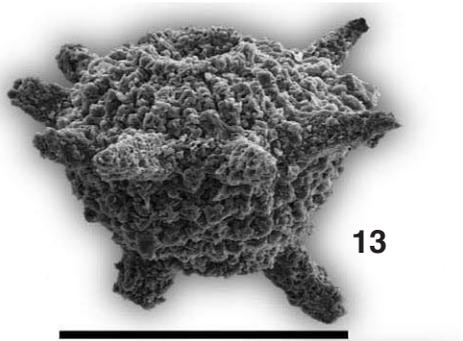
Cet hydrodynamisme pourrait être une adaptation à une vie benthique sur un support soumis à des courants importants. Ce n'est pas le test qui se déplaçait dans le fluide, c'est le fluide qui se déplaçait par rapport au test. L'existence de courants sur les fonds de Tercis avait déjà été illustrée grâce aux formes des spongiaires silicifiés (ODIN, 2001a, p. 147, fig. 20-21) dont le développement polarisé traduit la direction dominante du courant sur cet organisme fixé.

Une autre question demeure quant à l'adaptation au mode de vie planctonique ; comment des tests aussi épais (20 μm) relativement au volume de la cavité du test (souvent pas plus de 100 μm au cube) peuvent-ils flotter ? Seuls, ils ne le peuvent sans doute pas. Des considérations du même ordre furent développées pour les foraminifères planctoniques mais il convient de rappeler que le test n'est qu'une partie de l'être vivant : le grand développement du protoplasme et de ses expansions, la présence de globules gras peuvent amoindrir la densité élevée du test seul ; on serait donc amené à faire l'hypothèse d'un protoplasme développé hors du test.

Planche II

Nanostructures des Gilianelles, barres d'échelle = 100 μm (vues 13, 17, 23, 24) ou 10 μm (autres vues).

- Vue 13 : *Aquilegiella varia*, niveau 50,0 ; vue cavalière orale d'ensemble, expansions cylindriques.
 Vue 14 : *Aquilegiella ericius*, niveau 50,0 ; vue cavalière orale avec bras pleins à base enracinée par des rides radiaires atteignant presque la ride péri-orale.
 Vue 15 : *Coronadinium vitilis*, niveau 50,0 ; bras à section pleine au centre poreux.
 Vue 16 : *Pennigerella palmata humilis*, niveau 11,0 ; vue d'un bras en lame à éléments de renfort longitudinaux en surface.
 Vue 17 : *Pennigerella palmata humilis*, niveau 11,0 ; vue cavalière orale d'ensemble.
 Vue 18 : *Obbella alatopedata*, niveau 14,8 ; vue cavalière aborale montrant 4 rides s'élevant en lames au pôle aboral pour former des ailettes réunies en cornière (noter la présence, en bas à droite, d'un commensal accolé : ODIN, 2009).
 Vue 19 : *Corniculum sinuosum*, niveau 57,9 ; vue orale avec orifice central, ride périphérique soulignant le bords du corps et large collerette équatoriale à nanostructure radiaire.
 Vue 20 : *Coraliella cantharella* ssp. c., niveau 172 ; vue aborale de la collerette équatoriale armée d'une ride méridienne, corps à droite.
 Vue 21 : *Corniculum clausum*, niveau 79,8 ; vue distale de la collerette équatoriale en partie cassée.
 Vue 22 : *Scutellella circularis*, niveau 79,8 ; vue aborale avec la collerette aborale.
 Vue 23 : *Pennigerella palmata*, niveau 5,0 ; vue d'ensemble de profil avec les expansions (bras et pieds) en lames.
 Vue 24 : *Corniculum sinuosum*, niveau 65,4 ; vue cavalière aborale d'ensemble avec la collerette aborale en angle ; noter, en haut à gauche, des renforts radiaires sur la collerette équatoriale sur le côté opposé à l'allongement de la collerette aborale en angle.
 Vue 25 : *Coraliella brachialis*, niveau 74,8 ; vue aborale du corps avec collerette aborale formant un tube armé de 4 à 5 ailettes.



VII. CONCLUSION

L'étude des Gilianelles entreprise au cours des années passées a été poursuivie, - par l'examen systématique de la structure de leurs expansions - par l'investigation des couches du Maastrichtien supérieur, - par la prise en considération de formes attribuées dans la littérature à d'autres groupes fossiles mais qui appartiennent aux Gilianelles (microproblematica) telles que nous les avons définies; - par la figuration de formes mal connues auparavant dans la section principale du site géologique de Tercis près de Dax.

Les expansions des Gilianelles sont des structures développées à la surface des tests par hypertrophie de microstructures constituant initialement une ornementation. La paroi du test peut être modifiée au niveau d'une expansion de telle sorte que la cavité du test se prolonge dans l'expansion. D'autres fois, la structure s'ajoute simplement à la surface du test. Dans tous les cas, l'acquisition des expansions paraît conduire à une adaptation de celui-ci à un mode de vie planctonique par développement de la flottabilité et de la stabilité positionnelle du test dans le milieu liquide. La morphologie de certains tests indique une évolution dans le milieu liquide, certains laissent penser à un déplacement relatif eau/test directionnel, d'autres tests étaient probablement propres au benthos.

La taxonomie des Gilianelles a été complétée par la description de 11 taxons nouveaux à Tercis dont 10 ont été attribués à des genres déjà décrits sur place. Quatre de ces taxons proviennent des couches terminales du Maastrichtien exposées en dehors de la Grande Carrière qui abrite la section type pour la définition de la limite Campanien-Maastrichtien. Le genre nouveau pour Tercis (*Tetratropis*) fut d'abord décrit en Allemagne du Nord comme dinokyste; c'est une petite forme récoltée dans la fraction granulométrique inférieure à 100 μm . Il est très probable qu'il reste des formes à identifier dans ce domaine des petites tailles car son étude n'a pas été facilitée par les moyens à notre disposition.

La prise en compte de descriptions de tests attribués à des kystes de Dinoflagellés dans la littérature alors qu'ils montrent toutes les propriétés caractéristiques des Gilianelles notamment la nanostructure de surface, la présence d'un orifice ou celle d'expansions a conduit à remettre en cause cette attribution qui n'est soutenue par aucune de nos observations tandis que plusieurs des faits morphologiques mis en évidence chez les Gilianelles comme chez ces tests sont incompatibles avec leur attribution à des kystes comme à des Dinoflagellés calcaires libres. Les genres et espèces précédemment décrites comme kystes de Dinoflagellés ont été redécrits; un nom de genre précédemment décrit de Tercis a dû être abandonné car décrit auparavant comme kyste de Dinoflagellé sous un autre nom prioritaire.

La classification taxonomique de l'ensemble des formes ainsi rassemblées propose des regroupements au-dessus du rang générique que nous avons appelés tribus dont 5 ont été nommées pour concrétiser à la fois le nombre d'espèces observées et la variété de leur apparence (forme du test, nanostructure, expansions).

Suivis sur environ 12 Ma à Tercis, les tests de Gilianelles révèlent des faits évolutifs remarquables: - l'évolution continue de lignées avec, pour *Aturella*, des formes qui se remplacent l'une l'autre de façon continue sans saut évolutif; pour *Coralietta*, la co-existence commune de 2 taxons l'un massif, l'autre délié; pour *Tercensella*, jusqu'à 3 formes contemporaines à la cote 109,7 (*T. globosa*, *T. alveare*, *T. sp. B*) - la modification constante ou la répartition restreinte de certaines espèces au cours du temps, - la stabilité relative d'autres espèces, - la mise en évidence d'une crise biologique vers 73 Ma liée à la présence d'un commensal attaché au test.

Entre les gisements coniaciens d'Allemagne du Nord et les gisements campaniens et maastrichtiens du SO de la France et du N de l'Espagne comme entre les gisements Maastrichtien de Tercis et ceux du Golfe du Mexique, il restera à compléter les observations dans les contrées intermédiaires pour tenter d'étendre l'intérêt biostratigraphique de ce groupe fascinant

Planche III

Gilianelles du site géologique de Tercis, barre d'échelle = 100 μm .

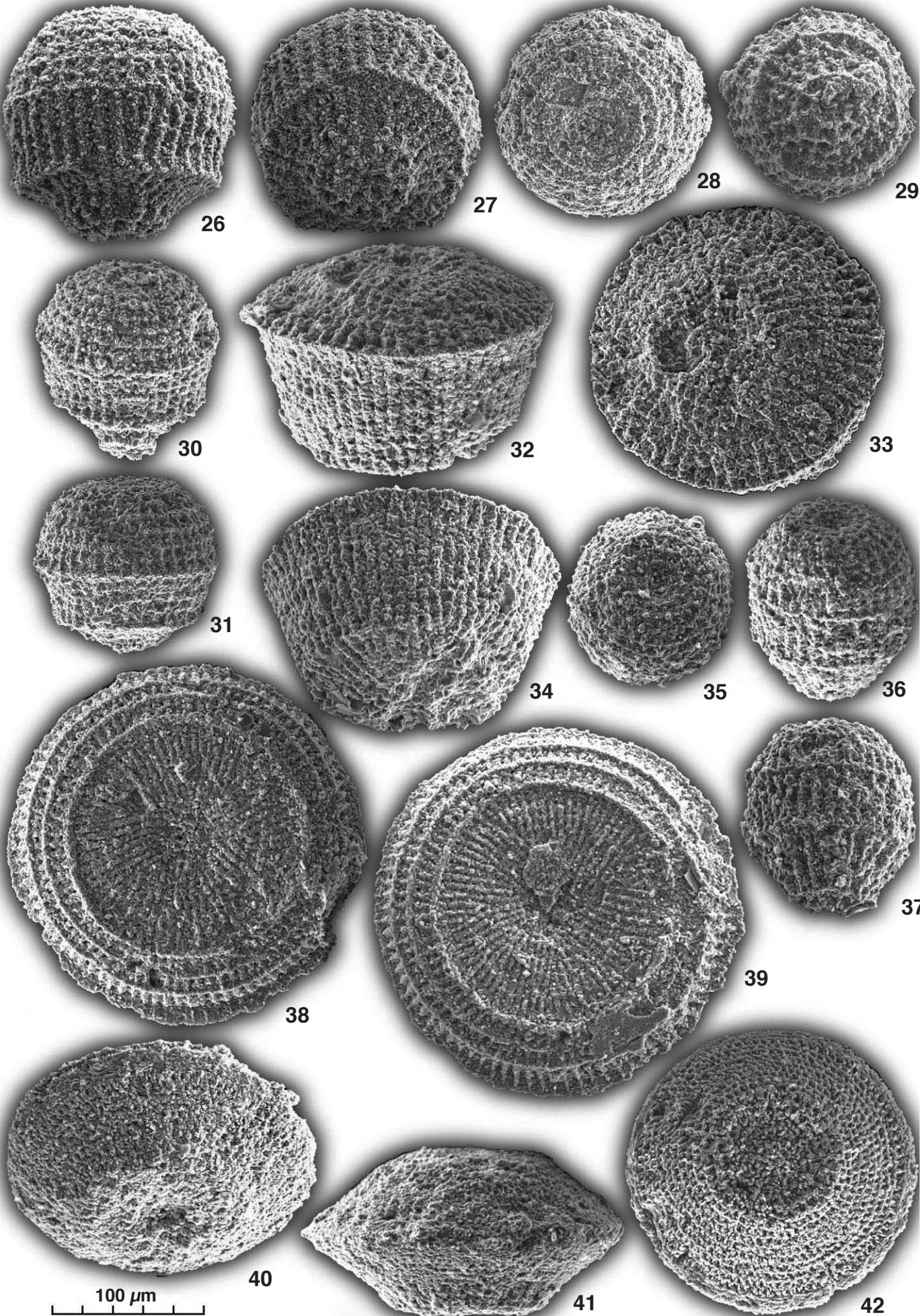
Vues 26-31: *Tercensella carinata* nov. sp.; 26- **holotype**, profil, niveau B-29,5; 27: vue cavalière aborale du même spécimen; 28: vue orale, niveau B-9,6; 29: vue aborale, niveau B-9,6; 30: vue cavalière orale d'un petit spécimen, niveau B-29,5; 31: profil, niveau B-9,6.

Vues 32-34: *Tercensella* sp. A nov. sp., **holotype**, niveau 11,0; 32: vue cavalière orale; 33: vue orale; 34: vue cavalière aborale.

Vues 35-37: *Tercensella* sp. B nov. sp., **holotype**, niveau 109,7; 35: vue orale; 36: vue cavalière orale; 37: vue cavalière aborale.

Vues 38-39: *Numismella tarbellica* du niveau 79,8; 38: vue aborale, avant vers le haut; 39: vue orale, avant vers le haut.

Vues 40-42: *Aturella edentula antecessor* nov. ssp.; 40: **holotype**, vue cavalière aborale, niveau 120,4; 41: profil du même spécimen; 42: vue aborale, niveau 125,5.



par ses particularités nanostructurales, par sa variété morphologique, par les exemples d'évolution rapide que de nombreuses formes illustrent et par le modèle de crise biologique lié au premier exemple fossile connu de commensalisme sinon de parasitisme chez les microfossiles carbonatés.

VIII. REMERCIEMENTS

Sont remerciés : Sebastian MEIR (Kiel) qui a attiré notre attention sur les travaux de nos collègues de Brème (K.-M. BISON, T. HILDEBRAND-HABEL, J. WENDLER, H. WILLEMS) le 8-IV-2008; José Antonio ARZ, pour sa découverte des Gilianelles cubaines qui nous est parvenue le 15-XI-2008; Edwige MASURE (Paris) pour ses informations sur les Dinoflagellés; Jean-Pierre BELLIER pour ses informations sur les foraminifères; Bruno GRANIER pour ses commentaires sur les microproblematica; Pierre LOZOUET pour ses conseils en taxonomie; Alexandre LETHIERS pour son aide à la réalisation de l'illustration; le lecteur anonyme de la revue qui a attiré notre attention sur les informations les plus récentes et sur les points moins convaincants de notre exposé.

Les prises de vue au microscope électronique à balayage ont été obtenues sur l'appareil de l'université Pierre & Marie Curie.

IX. ANNEXE

Remarques sur le genre *Tubellus* nomen novum (Rhizopode, microproblematica) du Campanien

Parmi les microproblematica n'appartenant pas aux Gilianelles une forme en entonnoir de grand intérêt stratigraphique (forme abondante, très facile à reconnaître, constamment présente jusqu'à la cote 50,25 à Tercis, SO France et constamment absente au-dessus) fut nommée *Tubella hunzikeri* ODIN, 2008a. Mais le nom de genre *Tubella* désigne déjà certaines éponges; il est remplacé ici par le terme *Tubellus* nom. nov., sa position taxonomique est discutée et précisée, un rapprochement est fait avec une forme décrite auparavant comme kyste de Dinoflagellé, une attribution contestée ici.

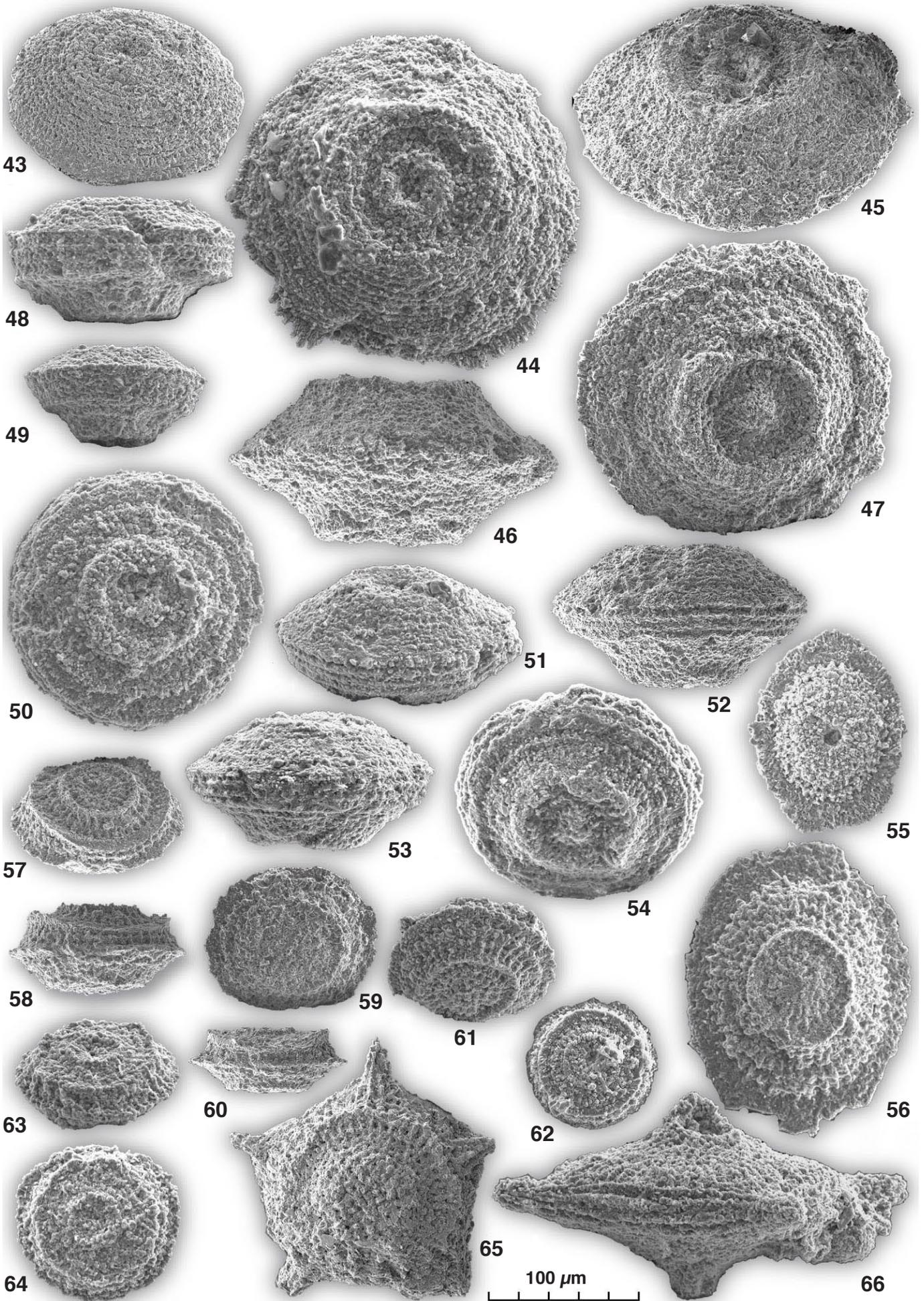
Microproblematica (Rhizopode)

Remarques: Le genre renommé ici est représenté par des tests carbonatés dont les caractéristiques morphologiques sont communes avec celles de beaucoup de Gilianelles et notamment la taille petite (entre 100-200 μm), la présence d'un orifice discret et une morphologie suggérant une forme planctonique. La petite taille est celle d'un organisme unicellulaire. La présence d'un orifice constant dont la taille est de l'ordre de 1/10 de celle du test exclut que ce microfossile représente un kyste ainsi qu'il a été discuté plus haut pour les Gilianelles. Il n'existe aucune indication permettant de supposer qu'il s'agisse d'un Dinoflagellé libre; en particulier, rien ne peut être interprété comme élément de paratabulation ou indice de la présence de flagelle. La présence d'un orifice nous semble peu compatible avec une interprétation en tant qu'algue: un orifice est un lieu d'entrée d'éléments nutritifs figurés alors qu'une algue synthétise ses composants à partir d'ions. L'organisation du test est caractérisée par la présence d'une structure formant quille stabilisant le test dans une position constante dans le milieu liquide; il s'agit donc d'un test

Planche IV

Gilianelles du site géologique de Tercis, barre d'échelle = 100 μm .

- Vue 43: *Aturella edentula antecessor* nov. ssp., petit spécimen, profil cavalier oral, niveau 125,5.
 Vues 44-47: *Aturella edentula successor* nov. ssp.; 44: vue orale, niveau B-29,5; 45: **holotype**, profil cavalier oral, niveau B-29,5; 46: profil du même spécimen; 47: vue aborale du même spécimen, ride aborale partiellement altérée.
 Vues 48-54: *Scutellella crassa*; 48- profil, niveau 94,2; 49: petit spécimen de profil, niveau 1,1; 50: vue aborale, niveau 145,0; 51: profil cavalier oral, niveau B-38,6; 52: profil, niveau B-38,6; 53: profil, niveau B-38,6; 54: profil cavalier aboral du même spécimen.
 Vues 55-56: *Scutellella longivelifera* (noter le développement de la collerette équatoriale); 55: petit spécimen, vue orale, niveau 47,2; 56: vue aborale, niveau 11,0.
 Vues 57-64: *Tetratropis medicamen* nov. sp.; 57: **holotype**, vue cavalière orale, niveau 65,4; 58: même spécimen, profil; 59: même spécimen, vue sub-aborale; 60: profil, niveau 65,4; 61: vue cavalière aborale avec nanostructure préservée, niveau 65,4; 62: petit spécimen, vue orale, niveau 47,2; 63: vue cavalière orale, niveau 1,1; 64: vue orale du même spécimen.
 Vue 65: *Gilianella stellata*, spécimen à 5 bras, vue aborale, niveau 25,0.
 Vue 66: *Gilianella major*, spécimen à 4 bras, profil, niveau 50,0.



flottant librement dans son milieu. Le genre appartient ainsi aux protozoaires à vie planctonique; sans appareil locomoteur identifié, il relève le plus probablement d'un groupe problématique de Rhizopodes.

Genre *Tubellus* nom. nov.

Fig. 5, vues 1-5

2006. code L1, ODIN & LETHIERS, pl. 5; pl. 8.
 2007. code L, ODIN, fig. 3.
 2008a. *Tubella* ODIN, pl. 15, vues 234, 240-246; pl. annexe 2, vue 51.

Origine du nom: Latin *tuba*, trompette droite qui décrit la forme générale en cône ouvert avec le diminutif «ellus»; genre masculin.

Espèce type: *Tubellus hunzikeri* ODIN, 2008a (description originale de l'espèce inchangée)

Espèces appartenant au genre: *T. hunzikeri* ODIN, 2008a; ?*T. pyramidalis* (WILLEMS, 1994) nouvelle combinaison.

Diagnose du genre: Test carbonaté, uniloculaire, de taille inférieure à 200 μm , à symétrie axiale; corps composé d'un cône renfermant une loge unique; orifice axial sur la face orale, de diamètre 10-15 μm chez les plus grands tests (Fig. 5, vue 4); au pôle aboral, la paroi s'épaissit jusqu'à former une expansion aborale; paroi du test formée de 2 couches (ODIN & LETHIERS, 2006, pl. 8, fig. 6); la première fine (2 à 3 μm), sans arrangement particulier (Fig. 5, vue 5); la seconde, épaisse de 15 μm , formée de cristallites perpendiculaires à la surface; l'épaississement de cette couche par allongement des cristallites conduit à la formation de l'expansion pleine; la surface de cette couche interne présente, sur les spécimens bien préservés, des aspects remarquables différents dans le pied (cristallites allongés axialement, Fig. 5, vue 3), sur les flancs du corps (alignements méridiens de cristallites courts) et sur la face orale (arrangements en croix, Fig. 5, vue 4).

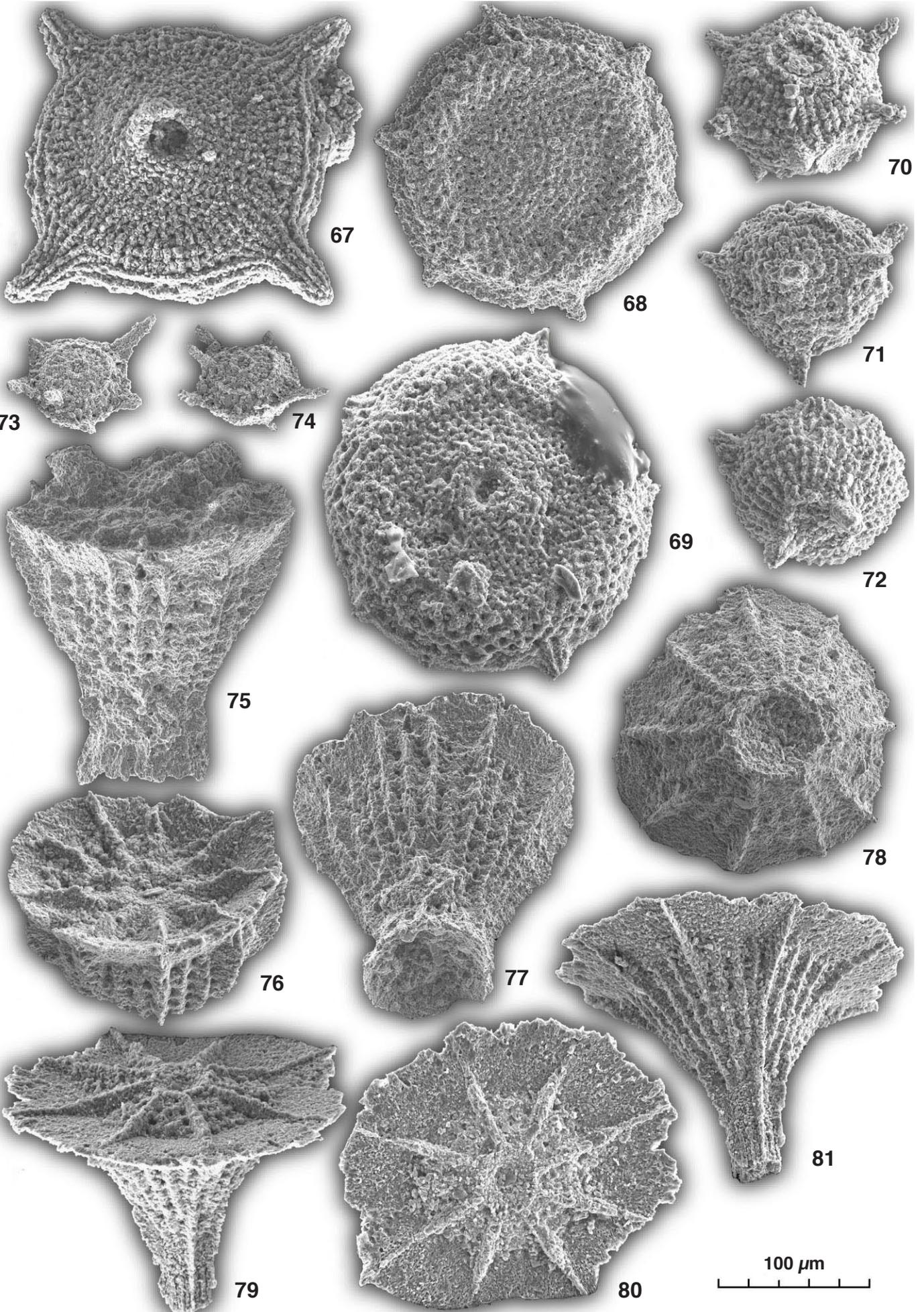
Discussion: La nanostructure de surface diffère de celle des Gilianelles; la morphologie d'ensemble est convergente avec celle des Gilianelles du genre *Corniculum*; mais *Tubellus* nom. nov. n'est pas une Gilianelle car la paroi de son test est **composée de 2 couches**; de plus, l'équivalent de la collerette du genre *Corniculum* à la périphérie de la face orale, n'est pas composé d'une structure ajoutée de type expansion mais d'un **repli du test** dans lequel la cavité de la loge se prolonge.

Parmi les microfossiles du Campanien de Alsen (SO de Lägerdorf, Allemagne du Nord) *Pithonella pyramidalis* WILLEMS, 1994 rappelle notre genre *Tubellus* mais avec un diamètre de l'entonnoir moindre (70 μm pour *P. pyramidalis* et 150 μm pour *T. hunzikeri*). Un «archéopyle» (“a small pore which is expected to be homologous to an archaeopyle”, in WILLEMS, 1994) de 7-8 μm de diamètre est illustré pour *P. pyramidalis*; ceci correspond à notre orifice axial qui, comme pour celui des Gilianelles, ne saurait être interprété comme archéopyle étant donné sa taille de l'ordre de 1/10 de celle du test. Outre cet «archéopyle» dont nous contestons la nature, WILLEMS décrit encore une “concentrically running suture line... possibly separating the epitract from the hypotract” au bord externe de l'entonnoir; plus loin, l'auteur interprète cette fissure équatoriale comme l'homologue d'un paracingulum (empreinte de la gouttière dans laquelle courait le flagelle cingulaire en position équatoriale sur la forme libre). Le même aspect est souvent présent chez *Tubellus* nom. nov. (ODIN, 2008a, vue 243) mais nos observations conduisent à une interprétation différente; c'est un artefact lié à l'altération. En effet, le test, replié et affiné à la périphérie de la face orale est aisément usé lors de la dissociation du sédiment; l'extrémité du pli érodé laisse alors apparaître l'intérieur de la loge sous la forme d'une fente. Cette fente est plus ou moins importante, absente à faible (par exemple WILLEMS, 1994, pl. II, vue 3; ODIN, 2008a, pl. 15, vue 246) ou très franche (ODIN, 2008a, vue 243). La fente n'est pas une gouttière, c'est une fissure plus ou moins distincte réillustrée ici (Fig.

Planche V

Gilianelles du site géologique de Tercis, barre d'échelle = 100 μm .

- Vue 67: *Gilianella major* à 4 bras, même spécimen que la vue 66, vue orale, niveau 50,0.
 Vues 68-69: *Gilianella tenuibrachialis*; 68: vue aborale, niveau 79,8 (niveau type); 69: spécimen à 5 bras, vue orale, niveau B-29,5.
 Vues 70-72: *Coronadinium vitilis* nov. comb. niveau 25,0 (noter les expansions épaissies); 70: vue cavalière orale; 71: profil du même spécimen; 72: vue cavalière aborale.
 Vues 73-74: *Pennigerella*? sp. A nov. sp.; 2 vues cavalières orales du spécimen **holotype**, niveau 50,0
 Vues 75-78: *Coraliella mortarium* nov. sp., niveau 172; 75 et 77: **holotype**, vues cavalière orale et cavalière aborale; 76: vue orale; 78- **paratype**, vue aborale.
 Vues 79-81: *Coraliella cantharella* ssp. c, nov. ssp., **holotype**, niveau 172; 79: vue cavalière orale; 80: vue orale; 81: profil aboral.



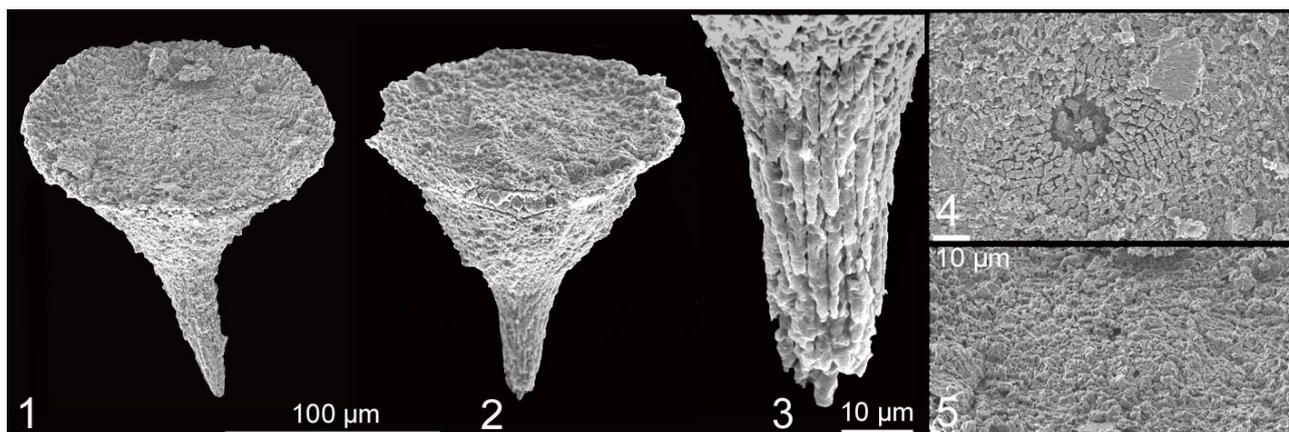


Fig. 5: *Tubellus hunzikeri* nov. comb., vues au microscope électronique à balayage.

Vue 1: vue cavalière orale, niveau 50,05, noter le bord de face légèrement altéré; Vue 2: vue cavalière orale, niveau 11,0, noter le bord de face très altéré souligné d'une fissure; Vue 3: même spécimen, pied grossi; Vue 4: vue orale, niveau 50,05; spécimen dont le feuillet externe est desquamé, orifice au centre; Vue 5: même vue que 1 grossie, spécimen à feuillet externe du test présent, orifice au centre.

5, vues 1-2). En bref, aucun critère morphologique ne peut être interprété comme élément de paratabulation chez *P. pyramidalis* pas plus que chez *T. hunzikeri* et la description objective de ces formes doit éviter les termes propres aux Dinoflagellés.

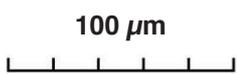
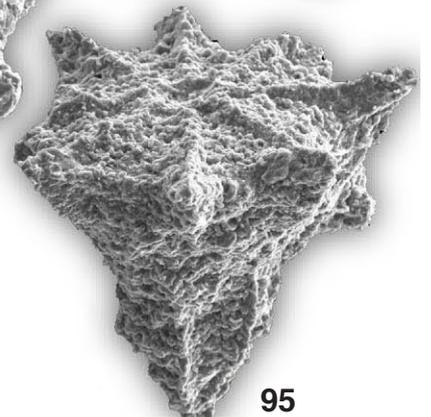
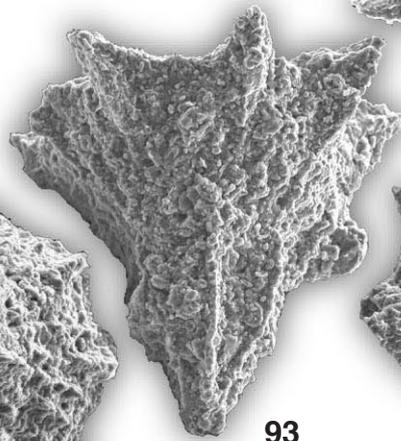
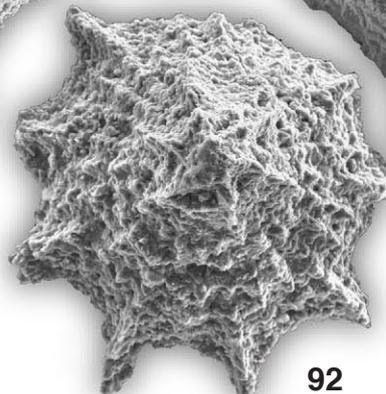
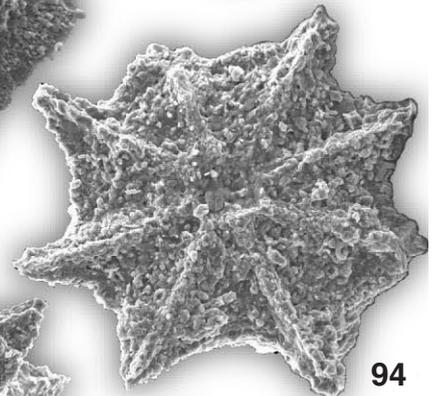
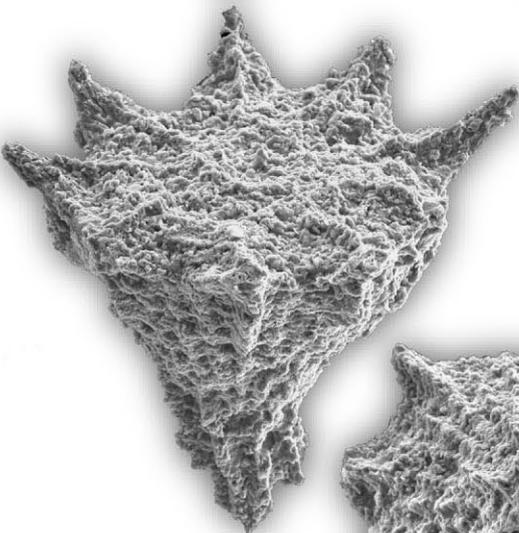
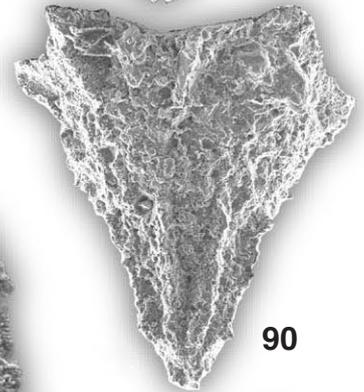
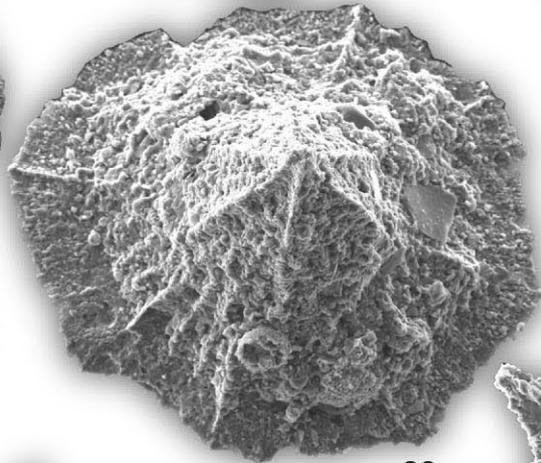
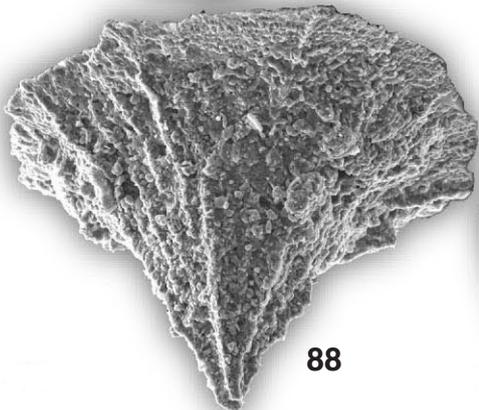
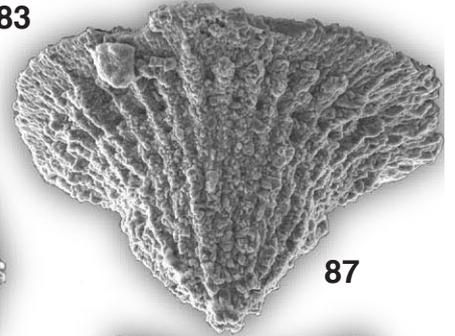
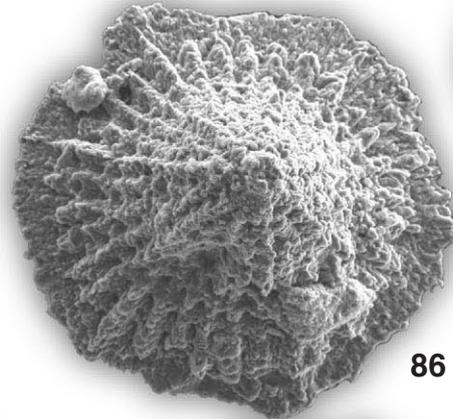
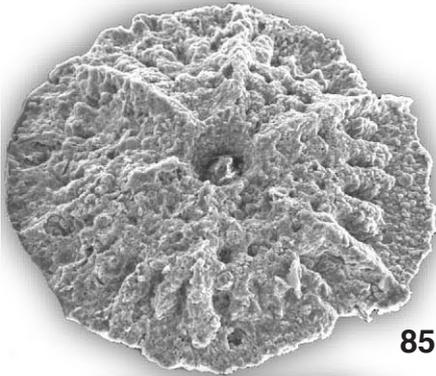
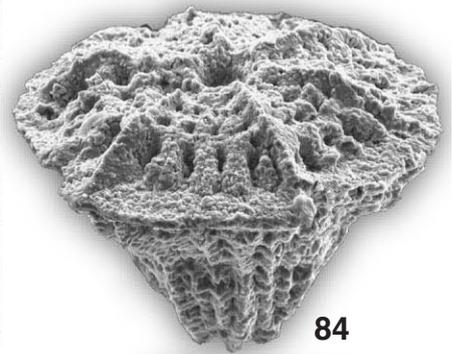
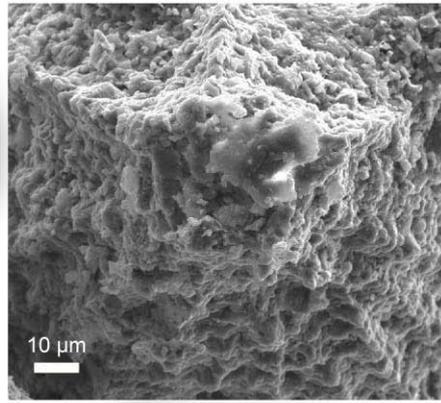
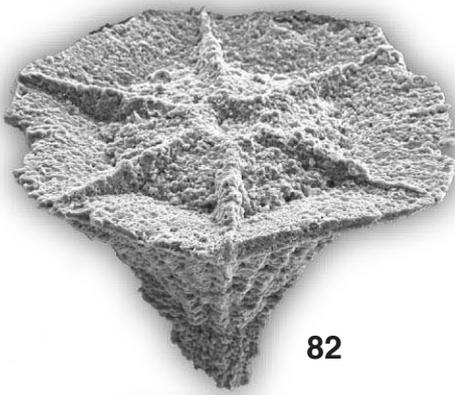
La nanostructure mise en évidence pour *T. hunzikeri* (code L1 de ODIN & LETHIERS, 2007, pl. VIII) avec ses 2 couches dans la paroi est semblable à celle de *P. pyramidalis*. Mais l'arrangement très particulier de la couche interne et, surtout, le développement du pied plein, formé de fibres longitudinales suggère que les deux taxons sont distincts bien que proches. Dans l'hypothèse de cette parenté entre les deux taxons, *P. pyramidalis* ayant été décrit avant *Tubellus hunzikeri*, le nom de genre *Pithonella* serait prioritaire. Cependant, le genre *Pithonella* LORENZ, 1902 utilisé par WILLEMS avec pour espèce type *P. ovalis* (KAUFMAN) LORENZ désignait des formes globuleuses sphériques ou ovoïdes. Ceci n'est absolument pas le cas de notre *Tubellus* ni de *P. pyramidalis* WILLEMS, 1994 et l'utilisation d'un nom de

genre distinct de *Pithonella* chargé de son interprétation comme kyste de Dinoflagellé paraît indispensable. Celui de *Tubellus* proposé pour l'espèce *T. hunzikeri* est alors recommandable pour *P. pyramidalis* WILLEMS, 1994. Ce *Tubellus pyramidalis* (nouvelle combinaison) ne représente pas un kyste de Dinoflagellé et sa description doit être revue. WILLEMS (1994) hésite lui-même de façon répétée sur cette hypothèse; il note que dans la sous-famille des Pithonelloideae KEUPP, 1987 "most tests do not show any externally visible marks of orthoperidinoid paratabulation" et "their lack of typical peridinoid characteristics hardly allows to include the Pithonelloideae (sous-famille) into the Calciodinellaceae (famille) without hesitation." et ceci, s'ajoute à ses autres hésitations au sujet de l'orifice «archéopyle» et de la fissure équatoriale «paracingulum». L'absence de critère morphologique caractérisant un Dinoflagellé et la présence de critères absents chez les Dinoflagellés demande une redescription du taxon de WILLEMS.

Planche VI

Gilianelles du site géologique de Tercis, barre d'échelle = 100 µm.

- Vues 82-83: *Coraliella cantharella* ssp. c, nov. ssp., 82: vue cavalière orale, niveau 172; 83: détail de la pointe aborale, niveau 120,4.
 Vues 84-87: *Coraliella apedata*, nov. sp.; 84 & 85: **holotype**, vue cavalière orale et vue orale, niveau B-38,6; 86 & 87: **paratype**, vue aborale et vue cavalière aborale, niveau B-38,6.
 Vues 88-89: *Coraliella apedata*, forme évoluée du niveau B-16,5; 88: profil aboral; 89: vue aborale du même, noter les restes du commensal (*Convictorella pusula*) attaché au sud.
 Vues 90-95: *Coraliella delicata* nov. sp., niveau B-16,5; 90: profil cavalier aboral; 91: vue cavalière orale; 92: vue aborale; 93 à 95: **holotype**, vues cavalière aborale, orale et cavalière orale.



***Tubellus pyramidalis* nouvelle combinaison**

1994. *Pithonella pyramidalis*, WILLEMS, 1994, pl. 2, vues 1-7.

Holotype, paratypes, localité type comme dans le travail original.

Diagnose: (Repris de Willems, 1994) test formé d'un feuillet externe très fin et d'un feuillet interne épais; forme conique avec une face plane à légèrement convexe et une face conique; cristaux du feuillet interne orientés orthogonalement à obliquement et inclinés à la pointe du cône; (le reste de la diagnose de WILLEMS, 1994 comporte essentiellement une attribution aux pithonelles et une interprétation de la morphologie en termes de Dinoflagellé, ce qui n'informe pas sur, voire déforme, la morphologie objective des restes). Holotype de diamètre 74 μm ; hauteur, 70 μm ; orifice 8,8 μm ; épaisseur du feuillet (interne ?) à peu près 10 μm s'épaississant vers la pointe du cône jusqu'à 23 μm ; feuillet externe d'au plus environ 2 μm .

Discussion: Par comparaison avec *T. hunzikeri*, les tests d'Allemagne du Nord laissent supposer que la face orale, ainsi nommée de par la présence de l'orifice, s'orientait vers le haut et que la face conique s'orientait vers le bas en raison de la présence du pied faisant quille; l'épaississement du feuillet interne du test au pôle aboral équivaut à ce qui a été nommé pied chez *T. hunzikeri* mais l'expansion ne se serait pas encore exprimée complètement. Ce critère comme la petite taille de l'espèce de WILLEMS laisse penser qu'il pourrait s'agir d'un ancêtre de *T. hunzikeri*.

Répartition: La répartition de *T. pyramidalis* nov. comb. citée par l'auteur: sommet du Campanien inférieur-base du Campanien supérieur tels que compris en Allemagne du Nord à cette époque, correspond à des âges de 82 à 79 Ma d'après la proposition de LEWY & ODIN, (2001, p. 179). De son côté, *T. hunzikeri* est connu à Tercis dans les sédiments dont l'âge est compris entre 77 et 75 Ma (ODIN, 2008a) ce qui est compatible avec la parenté proposée plus haut.

X. RÉFÉRENCES

- ALEGRET, L., I. ARENILLAS, J. A. ARZ, C. DIAZ, J. GRAJALES-NISHIMURA, A. MELÉNDEZ, E. MOLINA, R. ROJAS & A. R. S (2005) - Cretaceous-Paleogene boundary deposits at Loma Capiro, central Cuba: evidence for the Chicxulub impact. *Geology* 33: 721-724.
- BISON, K.-M., J. WENDLER, G. J. M. VERSTEEGH & H. WILLEMS (2004) - *Tetratropis terrina* sp. nov., a new calcareous dinoflagellate cyst from the Upper Campanian polyplacum zone of Lägerdorf (NW Germany). *Journal of Micropalaeontology*, 23: 127-132.
- ELBRÄCHTER, M., M. GOTTSCHLING, T. HILDEBRAND-HABEL, H. KEUPP, R. KOHRING, J. LEWIS, S. K. J. MEIR, M. MONTRESOR, M. STRENG, G. J. M., VERSTEEGH, H. WILLEMS & K. ZONNEVELD (2008) - Establishing an Agenda for Calcareous Dinoflagellate Research (Thoracosphaeraceae, Dinophyceae) including a nomenclatural synopsis of generic names. *Taxon*, 57 (4): 1289-1303.
- HILDEBRAND-HABEL, T. & H. WILLEMS (1997) - Calcareous dinoflagellate cysts from the Middle Coniacian to Upper Santonian chalk facies of Lägerdorf (N Germany). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 201: 177-199.
- KEUPP, H. (1979) - Lower Cretaceous Calcisphaerulidae and their relationship to dinoflagellate cysts. *Bulletin Centre Recherche Exploration-Production Elf-Aquitaine*, Pau, 3 (2): 641-663.
- KEUPP, H. (1984) - Revision der kalkigen Dinoflagellaten-Zysten G. Deflandre, 1948. *Paläontologische Zeitung*, 58 (1/2): 9-31.
- KEUPP, H. (1995) - Vertical distribution of calcareous dinoflagellate cysts of the Middle Aptian core section Hoheneggelsen KB 3 borehole, Lower Saxony, Germany. *Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abhandlungen*, Stuttgart 196 (2): 221-233, 3 Abb.
- LEWY Z. & ODIN, G. S. (2001) - Magnetostratigraphy across the Campanian-Maastrichtian boundary at Tercis les Bains in comparison with northern Germany, the Apennines (Central Italy) and North America; biostratigraphical and geochronological constraints. In: ODIN G. S. (éd., 2001a), chap. B2d: 175-183.
- ODIN, G. S. (1994) - Geological time scale, 1994. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 318: 59-71
- ODIN, G. S. Rédacteur (2001a) - The Campanian - Maastrichtian stage boundary. Characterisation at Tercis les Bains (France) and correlation with Europe and other continents. IUGS Special Publication (monograph) Series, 36; *Developments in Palaeontology and Stratigraphy Series*, 19, Elsevier Sciences Publ. Amsterdam, xxviii + 881 pp.
- ODIN, G. S. Rédacteur & the Maastrichtian Working Group members (2001b) - The Campanian-Maastrichtian boundary: definition at Tercis (Landes, SW France) principle, procedure, and proposal. In: ODIN G. S. (éd., 2001a), chap. F3: 820-833.
- ODIN, G. S. (2001c) - Descriptive lithostratigraphy of the Campanian-Maastrichtian succession at Tercis les Bains (SW France). In: ODIN G. S. (éd.), chap. B1a: 85-109.
- ODIN, G. S. (2007) - Sur des microfossiles calcaires problématiques du stratotype de la limite Campanien-Maastrichtien de Tercis (Sud-Ouest, France): les gilianelles. *Comptes Rendus Palevol*, 6 (3): 181-188.
- ODIN, G. S. (2008a) - Description et illustration de quarante-quatre gilianelles (microproblematica) et dix autres microproblematica du Crétacé de la section stratotypique de Tercis (limite Campanien-Maastrichtien), Sud-Ouest France. *Carnets de Géologie*. Brest, Mémoire 2008/01, 82 p., 16 pls., 1 animation, supplément 33 p. 16 pls. colorées. en ligne (accès libre). http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2008_M01/
- ODIN, G. S. (2008b) - Biostratigraphie de *Radotruncana calcarata* (foraminifère), des gilianelles et autres microproblematica dans le Campanien-Maastrichtien du domaine péri-pyrénéen occidental. *Comptes rendus Palevol*, 7, 4: 195-203.
- ODIN, G. S. (2008c) - Présentation des microfossiles extraits par acétolyse dans le Campanien supérieur du Mont Juandehaco (Navarre, Espagne); potentiel chronologique global et vis à vis du stratotype de limite Campanien-

- Maastrichtien à Tercis (Sud-Ouest France). *Revista Española de Micropaleontología*, 40, (1/2): 115-133.
- ODIN, G. S. (2009) - Découverte d'un micro-organisme commensal impliqué dans une crise biologique chez les gilianelles du Crétacé de Tercis (Landes, France): *Convictorella pusula*, nov. gen., nov. sp. (microproblematica). *Comptes Rendus Palevol*, 1, (8): 39-48.
- ODIN, G. S., J. M. HANCOCK, E. ANTONESCU, M. BONNEMAISON, M. CARON, W.A. COBBAN, A.V. DHONDT, D. GASPARD, J. ION, J.M. JAGT, W. J. KENNEDY, M. MELINTE, D. NÉRAUDEAU, K. VON SALIS & P. WARD (1996) - Definition of a Global Stratotype Section and Point for the Campanian-Maastrichtian boundary. *Bulletin Institut Royal Sciences naturelles de Belgique*, 66 (Supplément): 111-117.
- ODIN, G. S. & M. A. LAMAURELLE (2001) - The global Campanian-Maastrichtian stage boundary at Tercis les Bains, Landes, SW France. *Episodes*, 4: 229-238.
- ODIN, G. S. & A. LETHIERS (2006) - Nouvelles études micropaléontologiques sur le stratotype de la limite Campanien-Maastrichtien à Tercis (SO France): les gilianelles (microproblematica) extraites par acétolyse. *Carnets de Géologie*, Brest, Article 2006/05, 28 p., 7 fig., 9 Pl., 3 vidéos. en ligne (accès libre) sur internet.
- ODIN, G. S. & P. ODIN (1994) - Première description d'une coupe dans la localité aturienne de Tercis (Landes): contribution à l'étude de la limite Campanien-Maastrichtien. *Géologie de la France*, 2: 31-37.
- ODIN, G. S. & I. WALASZCZYK (2003) - Sur les inocérames de Tercis (Landes, France): le meilleur outil corrélatif entre Europe et Amérique du Nord autour de la limite Campanien-Maastrichtien. *Comptes Rendus Geosciences*, 335: 239-246.
- REMANE, J. (1998) - Les calpionelles; possibilités biostratigraphiques et limitations paléobiogéographiques. *Bulletin de la Société Géologique de France* 169 (6): 829-839.
- ROBASZYNSKI, F., M. CARON, J. M. GONZALEZ DONOSO & A. WONDERS (1983) - Atlas of Late Cretaceous Globotruncanids. *Revue de Micropaléontologie* 26 (3-4): 145-305.
- SMIT, J., T. B. ROEP, W. ALVAREZ, A. MONTANARI, P. CLAEYS, J.M. GRAJALES-NISHIMURA & J. BERMUDEZ (1996) - Coarse-grained, clastic sandstone complex at the K/T boundary around the Gulf of Mexico: Deposition by tsunami waves induced by the Chicxulub impact? In: RYDER, G. *et al.*, (eds.), The Cretaceous-Tertiary event and other catastrophes in Earth history. *Geological Society of America Special Paper*, 307: 151-182.
- STRENG, M., T. HILDEBRAND-HABEL & H. WILLEMS (2004) - A proposed classification of archeopyle types in calcareous Dinoflagellate cysts. *Journal of Paleontology*, 78 (3): 456-483.
- WENDLER, J. & H. WILLEMS (2004) - Pithonelloid wall-crystallite orientation of the Upper Cretaceous calcareous dinoflagellate cyst genus *Tetratropis*. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129: 133-140.
- WILLIAMS G.L., J. K. LENTIN, J.K. & R. A. FENSOME (1998) - The Lentin and Williams Index of fossil dinoflagellates 1998 edition. *American Association of Stratigraphic Palynologists*, Contributions Series 34: 817 p.
- WILLEMS, H. (1990) - *Tetratropis*, eine neue Kalkdinoflagellaten-Gattung (Pithonelloideae) aus der Ober-Kreide von Lägerdorf (N-Deutschland). *Senckenbergiana Lethaea*, 70: 239-257.
- WILLEMS, H. (1992) - Kalk-Dinoflagellaten aus dem Unter Maastricht der Insel Rügen. *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften* 20: 155-178.
- WILLEMS, H. (1994) - New calcareous dinoflagellates from the Upper Cretaceous white chalk of northern Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology* 84: 57-72.

Accepté juin 2009