

Données nouvelles sur *Rhapydionina* Stache, 1913 et *Fanrhapydionina* n. gen., un groupe de Rhapydioninidae (Alveolinacea, Foraminifera) foisonnant en région périadriatique au Campanien-Maastrichtien

Jean-Jacques FLEURY

118 avenue de Flandre, F-59290 Wasquehal (France)

Fleury J.-J. 2014. — Données nouvelles sur *Rhapydionina* Stache, 1913 et *Fanrhapydionina* n. gen., un groupe de Rhapydioninidae (Alveolinacea, Foraminifera) foisonnant en région périadriatique au Campanien-Maastrichtien. *Geodiversitas* 36 (2): 173-208. <http://dx.doi.org/10.5252/g2014n2a1>

RÉSUMÉ

Rhapydionina gr. *liburnica* et sa variante flabelliforme *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp. représentent les deux plus remarquables composantes d'un groupe, partie de la sous-famille Rhapydionininae, qui se diversifie largement dans les milieux confinés des plates-formes carbonatées de Méditerranée nord-occidentale au cours du Campanien-Maastrichtien. Ce groupe, comme tous les Alveolinacea, comporte des loges divisées par des « cloisonnettes » perpendiculaires à la paroi des loges et un « espace préseptal » ainsi que, comme tous les Rhapydioninidae, une structure compacte occupant la région axiale des loges, « l'endosquelette central ». Il est en outre caractérisé par une forte tendance au « déroulement » (courte partie spiralée involute suivie d'une importante « Partie Rectiligne Unisériée » [PRU]), et surtout par l'existence d'une calotte aperturale criblée d'ouvertures dont les plus périphériques (dites primaires), obliques sur l'axe des loges, isolent apparemment, en section, l'endosquelette central. Ce groupe apparaît et se diversifie à la fin du Crétacé, période pendant laquelle on distingue en Grèce deux biozones fondées sur les membres de la famille Rhapydioninidae: « CsB6 » d'âge campanien p.p.-maastrichtien p.p. et « CsB7 », d'âge maastrichtien p.p. La biozone CsB6 voit le développement de *Rhapydionina* Stache, 1913 à petits proloculus, peu « déroulées » (dont la partie spiralée reste relativement importante). Parmi celles-ci, nommées globalement *Rhapydionina* gr. *dercourti*, sont formellement identifiées trois nouvelles espèces: *R. bulbiformis* n. sp., de petite taille et de proloculus menu, est interprétée comme proche de l'origine du groupe; *R. dercourti* n. sp., de taille moyenne, à proloculus de diamètre encore faible et PRU essentiellement cylindro-conique, est bien répandue; *R. fourcadei* n. sp., peu différente de la précédente

MOTS CLÉS

Plates-formes
adriatico-égéennes,
Grèce,
biostratigraphie,
Campanien-
Maastrichtien,
genre nouveau,
espèces nouvelles.

mais développant une PRU aplatie et de plus nombreuses cloisonnettes, montre la voie empruntée par *Fanrhapydionina* n. gen. La biozone CsB7, dépourvue des espèces précédentes, voit l'abondance des *Rhapydionina* aff. *liburnica*, très comparables au type slovène de l'espèce par leur important déroulement, mais dotées de proloculus plus petits, à peine plus grands que ceux des espèces de la biozone CsB6. En outre, la biozone CsB7 recèle *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp., de même type structural que *R. liburnica* (Stache, 1889), mais dont la génération A est dotée de plus grands proloculus et d'une PRU en forme d'éventail. L'individualité du rameau constitué par ce nouveau taxon est assurée par l'existence d'un prédécesseur moins achevé au sein de la biozone CsB6 (*Fanrhapydionina* aff. *flabelliformis*).

ABSTRACT

New data about Rhapydionina Stache, 1913 and Fanrhapydionina n. gen., a bunch of Rhapydioninidae (Aveolinacea, Foraminifera) expanded in periadriatic area by Campanian-Maastrichtian time.

Rhapydionina gr. *liburnica* and its flabelliform variant *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp. are the most outstanding components of a group, part of the Rhapydionininae subfamily, widely expanded in restricted environments of the carbonate platforms in north-occidental Mediterranean area by Campanian-Maastrichtian time. This group, like all Alveolinacea, comprises chambers divided into "primary chamberlets" by radial secondary partitions ("cloisonnettes") perpendicular to the wall, hollowed out near the septum as to give way to a preseptal undivided volume ("preseptal passage"), crossed only by faint "preseptal buttresses", and like all Rhapydioninidae a compact fabric in the axial part of chambers ("central endoskeleton") irregularly crossed by some "secondary chamberlets". The distinctive features of the group are a marked tendency to "uncoiling" (short involute scroll followed by a large "uniseriate rectilinear part": PRU in the text) and mainly a convex apertural "skull-cap"; the peripheral ("primary") openings of this apertural riddle, oblique to the chamber axis, apparently isolate, in sections, the central endoskeleton from the rest of the test. The group appears and expands by the end of Cretaceous times. In Greece, two biozones, established on the distribution of members of the Rhapydioninidae family are distinguished: "CsB6", partly Campanian-Maastrichtian in age, and "CsB7" partly Maastrichtian. The *Rhapydionina* Stache, 1913 species of the CsB6 biozone, called *R. gr. dercourti* as a whole, are equipped with small proloculus and keep a relatively large involute scroll. Among them, three new species are identified: *R. bulbiformis* n. sp. small in size, with a tiny proloculus, is assumed to be close to the origin of the group; *R. dercourti* n. sp., of medium size, with still a little proloculus, initial scroll relatively large, PRU essentially cylindrical to conical in shape, is well spread; *R. fourcadei* n. sp. close to the preceding, develops flattened chambers and a larger number of cloisonnettes, forecasting the *Fanrhapydionina* n. gen. way. *Rhapydionina* aff. *liburnica* mainly populates the CsB7 biozone, devoid of the previous species; the populations are close to the Slovene type of the species, specially because of their important uncoiling part, but are equipped with smaller proloculus, hardly larger than those of the CsB6 biozone. Moreover, the CsB7 biozone conceals *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp., structurally identical to *R. liburnica* (Stache, 1889) but with a larger proloculus and a fan-shaped evolute part in the A generation. A CsB6 less specialized precursor (*Fanrhapydionina* aff. *flabelliformis*) proves individuality of this branch.

KEY WORDS

Adriatico-Aegean
carbonate platforms,
Greece,
biostratigraphy,
Campanian-
Maastrichtian,
new genus,
new species.

INTRODUCTION

Le présent travail tente de faire le point sur un groupe de foraminifères représentés dans plus de 150 échantillons provenant des plates-formes carbonatées périadriatiques, de Grèce, d'Italie, de Slovénie et d'Albanie. Ces organismes partagent le type structural original illustré par *Rhapydionina liburnica* (Stache, 1889) mais présentent une variété d'organisation de détail qui témoigne d'une grande capacité d'évolution. Cette variété fera l'objet de l'exposé ci-dessous, fondé sur l'examen d'une trentaine de populations, choisies pour leur richesse et la variété des types dont elles témoignent. Une illustration simplifiée de cette diversité se trouve à la fin de cette note (Fig. 20).

Cette diversification se produit à la fin du Crétacé, au cours d'une période de moins de 10 millions d'années, pendant laquelle on distingue deux biozones successives (CsB6 pour la plus ancienne et CsB7 pour la plus récente). Les deux genres étudiés ici évoluent parallèlement au cours de ce laps de temps; ils se distinguent, chez les tests A, par la taille du proloculus et surtout la capacité à développer ou non une morphologie flabelliforme. Ce dernier caractère servira de fil directeur aux descriptions qui suivent, encore que parmi des populations en pleine évolution, il ne soit pas possible de distinguer un enchaînement simple des divers types morphologiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel a été récolté au cours d'une période d'une vingtaine d'années par l'auteur au cours de missions financées en partie par l'Université Lille 1 et plusieurs formations associées au CNRS. Il correspond à des plaques minces taillées au hasard (ou issues de sections ménagées à l'occasion) dans des calcaires résistant à la désagrégation. Il constitue une collection qui sera déposée dans les collections de paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Ces plaques portent des numéros d'échantillons (dont le préfixe de trois lettres correspond à la localité), des numéros de fabrication et des numéros de collection (JJFxxx) consignés sur le Tableau 1. On y adjointra lors du dépôt, après

publication d'une autre note en cours de préparation, celles de Jean Cuveillier (JC), Madeleine Neumann (MN) léguées à l'auteur par M. Neumann et celle de Eric Fourcade (EF), sauvegardée et confiée par Patrick De Wever.

Le matériel étudié se prête à l'examen de plusieurs types de critères, étant entendu que les populations examinées présentent le type structural du genre *Rhapydionina* Stache, 1913.

La taille du proloculus des tests A est un critère universel, en principe toujours disponible et habituellement discriminant, sous son aspect statistique. Les données relatives à chaque population sont réunies et précisées dans le Tableau 1. L'intérêt de ce critère est illustré par les populations de la biozone CsB7 de Grèce (*Rhapydionina* aff. *liburnica*), tout à fait comparables à celles de la région type, mais pourvues de proloculus de tailles considérablement plus petites.

L'importance relative du stade spiralé involute est en principe d'usage limité. Comme dans d'autres groupes de foraminifères, mais ici de manière exacerbée, ce stade est, au sein d'une même population, d'autant plus réduit que le proloculus est de fort diamètre. Il est cependant remarquable qu'il permette de distinguer les espèces de la biozone CsB6 de celles de la suivante, en dehors même de toute autre considération.

La relation entre le nombre de cloisonnettes et le diamètre des loges de la PRU en section transverse (Figs 5; 6; 9) a fait l'objet d'une étude statistique d'ensemble (dans les loges oblongues, la moyenne des deux diamètres extrêmes a été prise en compte). L'accroissement du nombre de cloisonnettes avec celui du diamètre des loges, toujours vérifié mais de valeur variable, est traduit sous la forme d'une droite calculée automatiquement par le logiciel Excel; ce critère sera par la suite cité sous le nom de « Courbe Nc/D ». La dispersion des points représentatifs des mesures est exprimée par le « Coefficient de détermination » (R^2), dont la valeur est d'autant plus proche de l'unité que la dispersion est faible; il est consigné pour toutes les populations dans le Tableau 1. Ce critère n'a de signification que statistique et ne peut servir à la détermination d'une section isolée: un exemple extrême est donné par la population MN2897 (voir Fig. 5): pour un même diamètre de 0,72 mm, le nombre de cloisonnettes varie du simple au double (14 et 28). On notera que, pour

TABLEAU 1. — Éléments d'analyse des populations examinées dans ce travail. Les populations (**N° Échant.**) sont présentées dans l'ordre du texte. Le diamètre du proloculus précise les données du texte. Les coordonnées des courbes de tendance Nc/D sont celles des Figures 5, 6 et 9. Les associations (**Ass**) sont rappelées selon les conventions suivantes : **A**, *Cuvillierinella* sp. A ; **B**, *Cyclopededomia hellenica* ; **C**, *C. smouti* Fleury, 1974 ; **D**, *Fleuryana adriatica* De Castro, Drobne & Gušić, 1994 ; **E**, *Laffitteina mengaudi* (Astre, 1923) ; **F**, *Murciella ovoidea* Fleury, 1979 ; **G**, *Murciella renzi* Fleury, 1979 ; **H**, *Neobalkhania bignoti* Cherchi, Radoičić & Schroeder, 1991. L'âge est donné en fonction de la biozonation CsB adoptée. Les numéros de collection JJF permettront de trouver les échantillons dans la collection de l'auteur. Les astérisques de la colonne « Équation » signalent que ce sont les *R. aff. liburnica* associées qui sont analysées.

	N° Échant.	Diam. proloculus 1/100 mm		Courbes de tendance Nc/D					Ass	Âge CsB	N° coll JJF		
		Dp	Min- Max	Ef	Équation	R2	Extrémités	Ef					
gr. <i>liburnica</i>	<i>liburnica</i> YUA5	19±3	12-28	22	Y=0,22x+5,6	0,74	32-13/104-28	52	-		1073		
	(Slovénie) MN2897	23±4	14-30	13	Y=0,14+10	0,18	32-15/80-21	19	-		-		
	GDD12	10±3	6-16	8	Y=0,20x+7	0,51	40-15/108-28	37	-	7	673		
	XGI44	12±3	8-16	28	Y=0,20x+6,7	0,79	40-15/140-34	37	-	7	1006		
	GDD126	14±6	6-20	5	Y=0,29x+1,5	0,74	36-12/120-36	19	E-H	7	718		
	aff. GDD127	11±4	6-16	10	Y=0,23x+7	0,48	30-14/88-27	37	D-H	7	719		
	<i>liburnica</i> GDD130	-	-	0	Y=0,50x+1	0,63	32-17/64-32	9	E	7	722		
	(Grèce) GDD176	10±2	7-12	3	Y=0,33x+5,5	0,85	32-16/112-42	13	D-E-H	7	683		
	GGB502	13±3	8-20	14	Y=0,19x+8	0,59	48-17/116-30	31	H	7	407		
	GGB152	12±3	8-16	15	Y=0,30x+5	0,68	36-13/148-50	51	E-H	7	350		
	XGP420	13±4	6-21	13	Y=0,25x+4	0,85	30-11/160-42	43	D-E-H	7	1260		
	Rhaptydionina	<i>bulbi- formis</i>	GGB520	5±2	4-8	5	Y=0,13x+1,5	0,54	28-5/84-12	23	C-G	6	413
			GGB514	7±1	5-8	6	Y=0,17x+0,5	0,51	32-6/50-9	6	A-C-D-G	6	402
n. sp. XGP304			8±1	6-10	5	Y=0,04x+7	0,15	12-7/72-10	17	C-G	6	143	
gr. <i>dercourtii</i>		<i>dercourtii</i>	GKL414	9±1	8-11	12	Y=0,22x+1,6	0,76	48-8/98-19	13	A-D-G	6	329
			GKL77	-	-	0	Y=0,19x+0,25	0,86	32-6/56-11	7	A-D	6	286
		n. sp. GKL225	12±3	6-18	15	Y=0,11x+6,5	0,35	36-11/100-18	44	B-D-G	6	314	
		XGP166	8±1	5-9	11	Y=0,08x+4,6	0,28	48-8/88-12	9	C-D-F-G	6	75	
		GGB211	8±1	6-10	20	Y=0,14x+4,4	0,48	36-9/98-16	35	A-D-G	6	1257	
aff. <i>dercourtii</i>		GGB183	10±2	7-16	27	Y=0,15x+4,3	0,34	34-9/68-14	54	B	6	362	
<i>fourcadei</i>		GGB184	8±2	5-12	18	Y=0,13x+7,7	0,45	32-12/88-19	86	A-D-G	6	363	
n. sp.													
sp. 1		XGP303	10±3	6-14	15	Y=0,20x+7	0,36	36-14/116-30	32	D-F	6	148	
sp. 2		GGB23	(13±5)	6-20	8	Y=0,15+4	0,82	36-10/112-23	5	-	6	335	
<i>Fanrhapydionina</i>	XGP300	34±5	24-44	31	Y=0,17x+13*	0,37	40-20/132-35	45	H	7	147		
<i>flabelliformis</i>	XGP235	30±5	20-42	19	Y=0,18x+11*	0,60	34-17/108-30	36	H	7	103		
n. gen., n. sp.	XGP414	31±3	26-34	7	Y=0,18x+10*	0,53	44-18/160-40	24	H	7	1267		
<i>F. aff. flabelliformis</i>	I250	26±5	20-40	16	Y=0,24x+6*	0,30	56-19/100-29	9	A-G	6	214		

ce critère, certaines figurations de la bibliographie n'ont pas été prises en compte lorsqu'il existe des raisons de douter des grandissements indiqués.

Le diamètre absolu des plus grandes loges apparaît relativement significatif de l'âge des populations, les plus grands diamètres étant propres aux plus récentes. Mais ce critère ne peut être déterminant que pour de riches populations, qui livreront par ailleurs des critères plus décisifs.

La forme (circulaire à oblongue) des loges de la PRU en section transverse constitue un critère sans signification chronologique, chacune de ces formes étant exceptionnelle chez certaines espèces et propre à d'autres. On distinguera en particulier les loges « ovales », qui participent à une variété de tests cylindro-coniques, des loges « rectangulaires » (deux côtés parallèles entre eux et à la grande dimension de la loge) qui trahissent des tests flabelliformes.

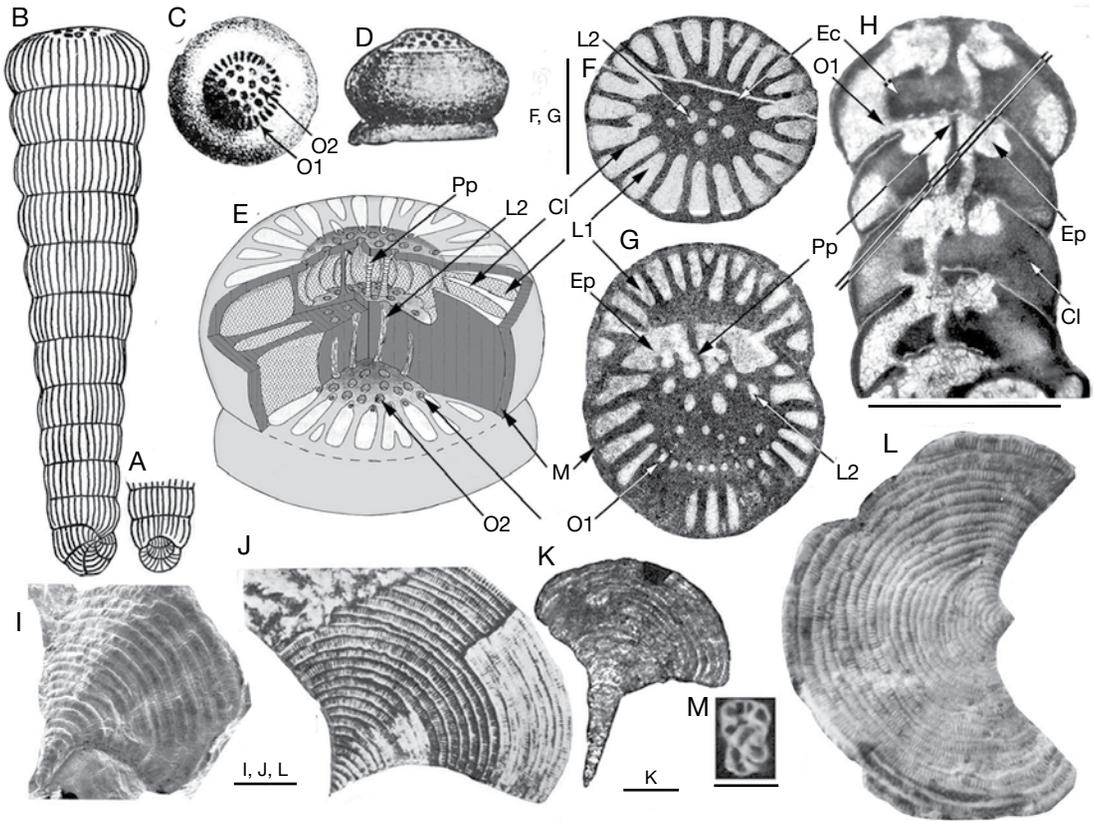


FIG. 1. — Le genre *Rhapydionina* Stache, 1913 : morphologie des tests et endosquelette de *R. liburnica* (Stache, 1889) : **A-H**, génération mégalosphérique (tests **A**) ; **A, B**, vues d'un test dégagé de sa gangue, modifiées d'après Bignot (1971) ; noter que le test n'est pas costulé, ce sont les cloisonnettes internes, parfois visibles, qui sont figurées ; **C, D**, face orale d'une loge terminale montrant les deux types d'ouvertures, d'après Stache (1889), reproduit par Reichel (1984) ; **E**, organisation d'une loge de la Partie Terminale Unisériée (PRU), d'après Fleury (1996), inspiré de Hamaoui & Fourcade (1973) et Reichel (1984) ; **F**, section perpendiculaire à l'axe d'une loge, dite transverse orthogonale (GGB502) ; **G**, section transverse oblique coupant trois loges successives (XGP235) ; **H**, section dans l'axe de la PRU coupant quatre loges (YUA5, section complète sur Fig. 4E). Noter la « couche claire » qui limite la muraille vers l'extérieur. Le double trait situe la section **G** ; **I-L**, génération microsphérique (tests **B**) ; **I**, photographie MEB d'un test gauchi en partie dégagé dont l'extrême pointe ne comporte pas de partie spiralée discernable (YUA5) ; **J**, test en partie décortiqué reproduit par Loeblich & Tappan (1964) d'après Stache (1889) ; **K**, test en surface de roche. Collection Stache conservée à Vienne, d'après Drobne (1981) ; **L**, test en surface de roche de la « Liburnian formation », d'après Jurkovišek *et al.* (1996) ; **M**, népionte microsphérique d'après Reichel (1984: pl. 2, fig. 5). NB : les sections **F** et **G** ne proviennent pas de la localité type de *R. liburnica* mais sont jugées parfaitement représentatives du genre. Abréviations : **M**, muraille ; **S**, septe ; **Cl**, cloisonnettes ; **Ec**, endosquelette central ; **L1**, logettes périphériques ou primaires ; **L2**, logettes centrales ou secondaires ; **O1**, ouvertures périphériques ou primaires ; **O2**, ouvertures centrales ou secondaires ; **Ep**, espace préseptal ; **Pp**, piliers préseptaux. Échelles : **A-E**, sans échelle ; **F-H**, 0,5 mm ; **I, J, L**, 2 mm ; **K**, 1 mm ; **M**, 0,25 mm.

Les tests **B**, potentiellement significatifs, étant ordinairement plus conservateurs dans leur partie népionique et plus avancés dans leur partie adulte ne sont pas négligés, mais ils sont trop rares et d'identification trop aléatoire pour que de solides conclusions puissent en découler.

ABRÉVIATIONS

Certaines des abréviations utilisées sont d'usage courant. Afin d'exprimer les incertitudes d'attribution des espèces supposées ou considérées comme nouvelles mais trop mal connues pour faire l'objet d'une dénomination formelle, on a usé des formules suivante :

- « aff. » signale des affinités non douteuses ;
- « sp. » (1 ou 2) exprime des affinités incertaines.
- « gr. » : lorsque deux ou plusieurs espèces présentent d'évidentes parentés, on utilise la formule « gr. » (pour groupe) afin d'éviter de les nommer toutes, en rappelant ces affinités.

Par ailleurs, en référence au cycle de reproduction des foraminifères, comme il est habituel, on nomme « A » les tests de génération mégalo-sphérique et « B » les tests de génération microsphérique. À l'occasion, les initiales du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et de l'auteur (JJF) sont utilisées.

Certaines abréviations sont propres à ce travail. Les biozones liées aux milieux confinés des plates-formes adriatico-égéennes sont baptisées « CsB », pour Crétacé supérieur (grand) Benthos. La « courbe Nc/D », qui constitue un critère de distinction des espèces traitées ici exprime statistiquement la relation du Nombre de cloisonnettes au Diamètre des loges de la Partie Rectiligne Unisériée évolutive (PRU) des tests. La localisation des échantillons examinés est signalée par un groupe de trois lettres (sauf pour l'Italie, pour laquelle la lettre I est seule utilisée) dont la signification est donnée dans chaque cas et rappelée en légende du Tableau 1 ; les mêmes conventions sont utilisées dans tous les travaux de l'auteur et en particulier exprimées *in* Fleury (1980).

GENRE RHAPYDIONINA

Rhapydionina liburnica, type du genre, et ses alliés décrits ci-dessous peuplent presque exclusivement les dépôts caractérisant des tendances à l'émersion à la fin du Crétacé dans les domaines très subsidents des plates-formes carbonatées adriatico-égéennes (Fleury 1980). Le type structural particulier qu'illustre ce groupe s'observe en de nombreuses populations provenant des carbonates de plate-forme qui affleurent largement en Grèce occidentale (zone de Gavrovo-Tripolitza). L'analyse de ces populations montre que les variantes de caractères d'ordre secondaire sont nombreuses et que la reconnaissance de ce type structural ne peut suffire à caractériser ni le genre ni son espèce type.

Le matériel ayant servi à la description de *Pavonina liburnica* Stache, 1889, type du genre, étant considéré comme perdu, Hamaoui & Fourcade (1973) ont désigné un « lectotype » dans le matériel figuré ultérieurement par Stache 1913, qui constitue de ce fait un néotype. Conforme au schéma structural donné par De Castro (1972), ce type (reproduit Fig. 4A) est associé dans la figuration d'origine à plusieurs sections qui permettent d'élaborer un concept acceptable, d'autant plus que le gisement type est bien identifié et que de riches échantillons sont accessibles.

MORPHOLOGIE DES TESTS

La génération A se présente ordinairement sous la forme d'un test cylindro-conique (Fig. 1A-H) comprenant une petite spire initiale plane de diamètre proche de celui des premières loges d'une PRU constituée de loges (jusqu'à 25), en forme de sphère aplatie, se succédant selon un axe rectiligne. Le diamètre de ces loges, mesuré perpendiculairement à l'axe de la PRU, croît régulièrement et faiblement d'une loge à la suivante dans la plupart des cas ; mais Hamaoui & Fourcade (1973: pl. 16, fig. 2) ont figuré un exemplaire dégagé vraisemblablement non aplati dont le diamètre d'une loge est presque doublé dans la troisième qui la suit.

La génération B, longtemps connue sous le nom de « *Rhipidionina liburnica* », se présente sous la forme d'un éventail, constitué de loges en forme de banane (Fig. 1I-L), conservant une épaisseur constante ; c'est le « type slovène » cité par la suite. Le stade juvénile est encore énigmatique : les figurations crédibles se rapportent à deux types relativement dissemblables. L'un (Drobne 1981) présente, précédant l'éventail, une suite d'une quinzaine de loges formant un test rectiligne de même aspect que celui de la génération A (Fig. 1K) ; un test dégagé provenant de la localité type s'en rapproche (Fig. 1I). L'autre (Jurkovešek *et al.* 1996) montre une très petite croissance apparemment non spiralisée passant par une courte transition à un large éventail (Fig. 1L). C'est probablement par erreur que Bignot (1971: pl. 4, fig. 3) a attribué à cette génération un test flabelliforme doté d'une crosse initiale d'apparence spiralisée puisque le même échantillon (GB1813)

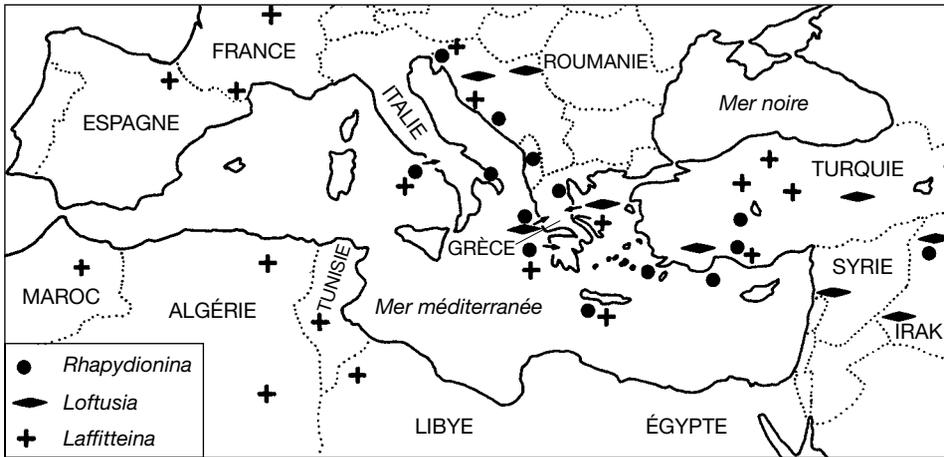


FIG. 2. — Principaux gisements de foraminifères benthiques maastrichtiens propres à la région téthysienne. Les localités à *Rhapydionina* gr. *liburnica* situent approximativement les plates-formes adriatico-égéennes (Irak excepté), très subsidentes au cours du Mésozoïque, où régnaient des conditions marines confinées. Les *Loftusia* Brady, 1870 (à test arénacé) de même âge indiquent des milieux ouverts, peu profonds, où sont également présents les grands foraminifères à test hyalin (*Orbitoides* D'Orbigny, 1848, *Siderolites* Lamarck, 1801, *Omphalocyclus* Bronn, 1852...). *Laffitteina* Marie, 1846 (à test hyalin), accompagne habituellement *Rhapydionina* Stache, 1913, mais doué de plus grandes capacités de dissémination, occupe une aire plus étendue. D'après Fleury *et al.* (1985, 1990) et Bilotte (1984) pour les Pyrénées.

ne renferme que « *Raadshoovenia* » *cuwillieri*, selon le même auteur (Bignot 1972: 216). Le népionte lui-même serait de petite taille et pourrait avoir été figuré par Reichel (1984, reproduit ici Figure 1M); il se trouverait éventuellement à la pointe d'une grande section figurée par Bignot (1971: pl. 3, fig.1), qui serait celle d'un test gauchi, à l'exemple de celui de la Figure 1I. Quoi qu'il en soit, le stade spiralé des tests B, s'il existe, ne peut être que très petit et ne peut se trouver que dans le plan d'étalement de ces tests.

STRUCTURE INTERNE: ENDOSQUELETTE

On sait depuis les premières descriptions que les loges sont divisées par des cloisons radiales, mais c'est De Castro (1972) qui devait montrer que ces cloisons sont associées à une structure située dans l'axe de la loge. Cette structure devait être nommée « épaisseur central » par Hamaoui & Fourcade (1973) qui, tout en conservant le terme de « lames sous-épidermiques » pour désigner les cloisons radiales, prenaient conscience de l'appartenance du genre au groupe des Alveolinacea. Dans cette optique, nous pouvons adopter une nomenclature

inspirée de Reichel (1936-1937), où l'on distingue dans chaque loge adulte (Fig. 1E-H) :

- la paroi externe ou « muraille » (M), qui devient le « septe » (S) dans la région recouverte par la loge suivante, percé d'« ouvertures » (ou apertures) (O1 et O2), assurant la communication d'une loge à l'autre ou avec le milieu extérieur dans la dernière loge formée; la morphologie en est la même dans les deux cas, ce qui rend inutile de nommer différemment ces orifices;
- des cloisons radiales dites « cloisonnettes » (Cl), situées à la périphérie de la loge, perpendiculaires à la paroi (à sa tangente), limitant des « logettes » périphériques dites « primaires » (L1);
- une masse occupant la partie axiale de la loge nommée « endosquelette central » (Ec), percée de canaux plus ou moins réguliers, les « logettes » centrales dites « secondaires » (L2);
- un volume non divisé situé sous le septe, nommé « espace préseptal » (Ep), irrégulièrement traversé par des « piliers préseptaux » (Pp) qui joignent l'endosquelette central au septe.

Ces traits sont ceux de la famille Rhapydioninidae. Mais outre les particularités de la morphologie

des tests, il y a lieu d'insister sur deux caractères de structure tout à fait propres à *Rhapydionina* (et *Fanrhapydionina* n. gen.), qui serviront de ligne directrice pour les examens qui suivent, quelles que soient les variations des autres éléments :

– les cloisonnettes présentent dans la plupart des cas, et en tout état de cause à mi-hauteur de la loge, une dimension radiale considérablement plus forte que leur écartement, induisant la forme subrectangulaire à triangulaire, voire ovale à oblongue (mais jamais circulaire) de la section des logettes primaires, ce qui n'est partagé par aucun autre taxon de la sous-famille Rhapydionininae (voir Fig. 19) ;

– le crible apertural, bien mis en évidence par Reichel (1984), se présente sous forme d'une calotte, plus convexe que ne l'est la partie périphérique du sept, entourée à sa base par une couronne d'ouvertures primaires obliques sur l'axe de la loge, débouchant directement dans les logettes périphériques ; il en résulte que la coupole aperturale et l'endosquelette central semblent isolés du reste du test dans les sections passant par ces ouvertures (Fig. 1H). Ces traits caractérisent un type structural assimilé à un genre, jusqu'à présent admis comme monospécifique. De riches populations permettent cependant de distinguer plusieurs variantes et deux tendances évolutives parmi les formes partageant ces mêmes caractères ; elles seront décrites après que le cadre écologique et stratigraphique ait été présenté.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET PALÉOÉCOLOGIE

Le genre est observé en diverses localités tout autour de la Mer Adriatique (Apulie-Murges, Istrie, Dalmatie s.l., Albanie), en Grèce occidentale surtout (plate-forme de Gavrovo-Tripolitza), dans certaines îles de la mer Egée et jusqu'en Turquie (Bey Daglari et Zone Pisidienne). La Figure 2 illustre ces données et montre que, en principe, on peut opposer ces domaines à ceux qui, plus orientaux en général, sont peuplés au cours du Maastrichtien par diverses espèces du genre *Lofusina* Brady, 1870.

Il s'agit cependant essentiellement d'un l'indice de la répartition des milieux, comme le montrent les observations effectuées au cœur de la Grèce continentale (Mavrikas 1993), dans le massif du Gavrovo (nommé actuellement Ori Valtou). Les deux types de peuplements peuvent en effet se

trouver en grande proximité, mais au sein de faciès différents. À la suite d'un diastrophisme, les marges d'une plate-forme où régnaient depuis longtemps des conditions de mer confinée favorables au développement des Rhapydioninidae sont gagnées à des influences de mer plus ouverte, permettant l'installation de milieux colonisés par les *Lofusina* et même des *Pseudedomia* Henson, 1948, tout aussi rarissimes dans la région méditerranéenne (Mavrikas *et al.* 1994), associés à des Orbitoïdes.

L'étude détaillée (Landrein 2001; Landrein *et al.* 2001) de la sédimentation dans le domaine de plate-forme interne montre en effet que les peuplements à *Rhapydionina* sont liés à des alternances de faciès subtidaux peu profonds, et de faciès inter- à supratidaux soumis sporadiquement à une diagenèse continentale. Il s'agit donc de milieux confinés, impropres à l'établissement d'autres organismes benthiques pourtant mondialement répandus à cette époque, tels que les Orbitoïdes ; ceux-ci ne s'observent qu'en de très rares intercalations et leur association à *Rhapydionina*, parfois signalée, n'est probablement due qu'à des remaniements ou des déplacements postérieurs aux dépôts.

BIOSTRATIGRAPHIE

Les travaux de Fleury (1980), Mavrikas (1993) et Landrein (2001) ont permis l'établissement d'une biozonation des sédiments de plate-forme interne de la zone de Gavrovo-Tripolitza, fondée sur des organismes endémiques propres aux plates-formes adriatico-égéennes (Fig. 3).

Cette biozonation est, dans ses grands traits, reconnue en Dalmatie (Gušić & Jelaska 1990), en Italie méridionale (Reina & Luperto Sinni 1993) et en Albanie (Heba & Prichonnet 2009),

Pour la période qui concerne le genre *Rhapydionina*, la plupart des peuplements significatifs sont constitués par des membres de la sous-famille Rhapydionininae au sens de Fleury & Fourcade (1990).

– La biozone « CsB4 », dont le fossile index est *Murgella lata* Luperto Sinni, 1966, indique la borne inférieure des biozones suivantes, qui serait d'âge santonien élevé à campanien basal.

– La biozone « CsB5 » qui précède l'apparition des Rhapydionininae correspond essentiellement à des sédiments subtidaux ; elle est peu précisément carac-

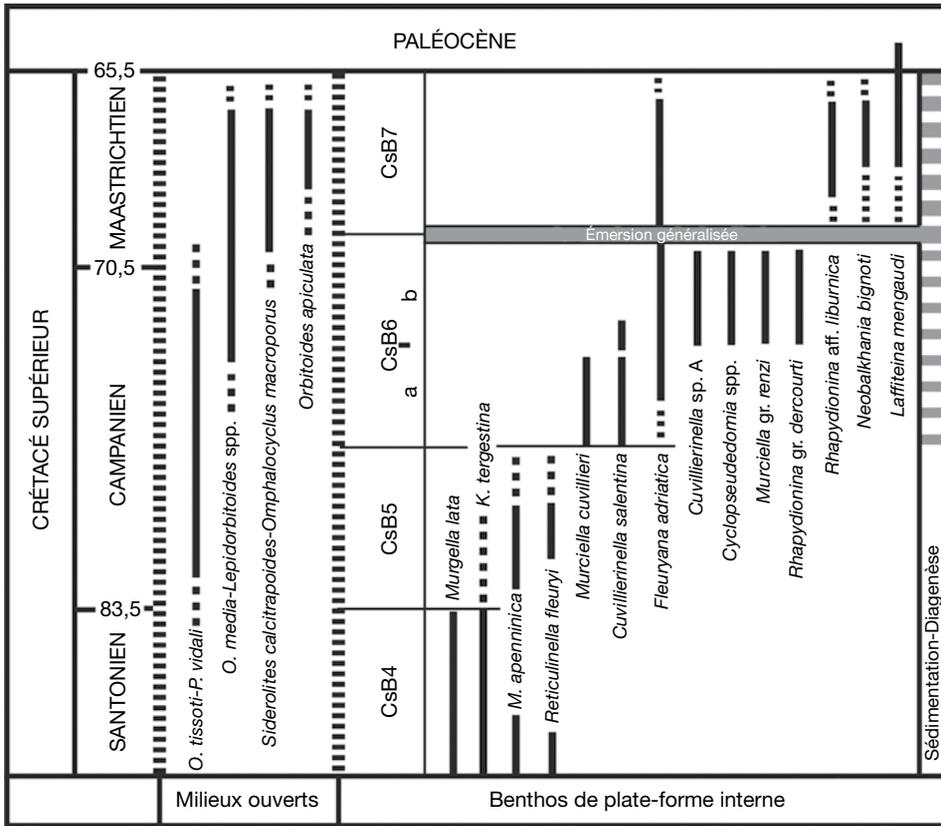


FIG. 3. — Zonation biostratigraphique des faciès de plate-forme interne de la zone de Gavrovo-Tripolizza au Campanien-Maastrichtien, d'après Fleury (1980), Mavrikas (1993) et Landrein (2001). La répartition des associations de foraminifères endémiques (« Benthos de plate-forme interne ») définit des biozones que la confrontation avec de rares intercalations d'organismes benthiques plus ubiquistes (« Milieux ouverts ») permet de tenter de corréliser avec l'échelle chronostratigraphique ; l'incertitude est marquée par les larges traits discontinus encadrant la colonne « Milieux ouverts ». Une colonne « Sédimentation-diagenèse » schématise à l'extrême les conditions qui règnent sur la plate-forme : le blanc correspond aux faciès subtidaux, le gris aux faciès inter à supratidaux, parfois soumis à une diagenèse à l'émersion. *Murciella gr. renzi* correspond ici à *M. renzi* Fleury, 1979 et *M. ovoidea* Fleury, 1979 ; *Cyclopsuedomia* spp. correspond à *C. smouti* Fleury, 1974, *C. hellenica* Fleury, 1979 et *C. klokovaensis* (Fleury, 1979).

térisée par la présence sporadique de *Moncharmontia apenninica* (De Castro, 1966), *Keramosphaerina tergestina* (Stache, 1889) et *Reticulinella fleuryi* Cvetko, Gušić & Schroeder, 1997, déjà présentes dans les biozones précédentes.

– La biozone « CsB6 » correspond à deux associations successives, très rarement mêlées, comprises dans des sédiments subtidaux entrecoupés de faciès inter à supratidaux :

– Une association (« CsB6a ») presque toujours respectée de *Cuvillierinella salentina* Papetti & Tedeschi, 1965 et *Murciella cuvillieri* Fourcade, 1966.

Fleuryana adriatica De Castro, Drobne & Gušić, 1994 (souvent citée comme *Moncharmontia*), encore observée dans la biozone CsB7 s'allie fréquemment à cette association.

– Une association (« CsB6b ») constituée de *Murciella renzi* Fleury, 1979, *M. ovoidea* Fleury, 1979, *Cuvillierinella* sp. A (in Fleury & Fourcade [1990: fig. 6-4]), *Cyclopsuedomia smouti* Fleury, 1974, *C. hellenica* Fleury, 1979, *C. klokovaensis* (Fleury, 1979), et les *Rhapydionina gr. dercourti* décrites plus loin.

– La biozone « CsB7 » est liée à une sédimentation dominée par les faciès d'émersion des milieux

inter et supratidaux. *Rhapydionina* gr. *liburnica* (plus précisément en Grèce sa variante dénommée *R. aff. liburnica* ci-dessous) y abonde, accompagnée parfois de *Neobalkhania bignoti* Cherchi, Radoičić & Schroeder, 1991 (figurée par Fleury 1980: pl. IV, figs 14-18 sous le nom de «*Broeckinella cf. arabica*») et *Laffitteina mengaudi* (Astre, 1923).

Cette biozonation relative peut-être rapportée à l'échelle chronostratigraphique si l'on admet les attributions d'âge retenues généralement pour les organismes benthiques de mer ouverte, plus ubiquistes et donc mieux calés dans l'échelle chronostratigraphique, qui sont parfois intercalés en de minces passées dans les faciès de la plate-forme interne :

– *Orbitoides tissoti* Schlumberger, 1902 et *Pseudosiderolites vidali* (Douvillé, 1906) caractériseraient sensiblement le Campanien selon les données d'une large bibliographie compilée par Gušić & Jelaska (1990) ;

– *Orbitoides media* (D'Archiac, 1837) apparaîtrait vers le milieu du Campanien, selon le même travail ;

– *Siderolites calcitrapoides* Lamarck, 1801, *Omphalocyclus macroporus* Lamarck, 1816 et *Orbitoides apiculata* Schlumberger, 1901 sont par ailleurs habituellement considérés comme maastrichtiens.

Dans ces conditions, *O. tissoti* et *P. vidali*, observées dans des niveaux antérieurs aux premiers Rhapydionininae (Mavrikas 1993), indiqueraient l'âge campanien de la biozone CsB6. En outre, des passées à *O. media* observées dans des niveaux antérieurs ou intercalés avec les organismes de l'association CsB6a (Luperto Sinni & Ricchetti 1978 ; Chiocchini & Mancinelli 2001) en assurent une position élevée dans le Campanien. Enfin, les organismes de la biozone CsB7 sont connus superposés à des passées à *S. calcitrapoides*, *O. macroporus* et *O. apiculata* (Fleury 1973, 1980) ce qui les situe au Maastrichtien. Mais des difficultés peuvent subsister dans le détail : par exemple Cvetko *et al.* (2001) notent la présence de *P. vidali*, *O. tissoti* et *O. media* dans des niveaux antérieurs à *R. fleuryi* et *K. tergestina* en Croatie.

Ces données et hypothèses sont résumées sur la Figure 3 qui donne en outre une image schématique de l'évolution des conditions de sédimentation au cours de la période considérée, d'après Landrein

et al. (2001). Le trait essentiel est constitué par une importante émergence généralisée correspondant à la limite des biozones CsB6-CsB7. Cet événement aurait provoqué la disparition des Rhapydionininae caractérisant la biozone CsB6, et particulièrement des divers représentants du genre *Rhapydionina*, précédemment évoqués par Fleury (1980), Mavrikas (1993), Landrein (2001), sous le nom de «*Rhapydionina* sp.» ; ils sont décrits ci-dessous.

SYSTÉMATIQUE

Sous-ordre MILIOLINA

Delage & Hérouard, 1896

Superfamille ALVEOLINACEA Ehrenberg, 1839

Famille RHAPYDIONINIDAE Keijzer, 1945

Sousfamille RHAPYDIONININAE Keijzer, 1945

Genre *Rhapydionina* Stache, 1913

ESPÈCE TYPE. — *Pavonina liburnica* Stache, 1889 par désignation originale.

ORDRE DES DESCRIPTIONS

On distinguera successivement :

– les *Rhapydionina* gr. *liburnica* de la biozone CsB7, comprenant *R. liburnica* de Slovénie et *R. aff. liburnica* de Grèce ;

– les *Rhapydionina* de la biozone CsB6 : *R. bulbiformis* n. sp., *R. dercourti* n. sp. et *R. fourcadei* n. sp. ;

– les formes affines de même structure, mais dotées de PRU flabelliformes, peuplant les deux biozones ; elles sont soit laissées en nomenclature ouverte (*Rhapydionina* sp. 1 et *Rhapydionina* sp. 2), soit rapportées à *Fanrhapydionina* n. gen.

LES RHAPYDIONINA GR. LIBURNICA DE LA BIOZONE CSB7

Rhapydionina liburnica (Stache, 1889)

dans sa région type (le « type slovène »)

À défaut de disposer d'une étude systématique approfondie des populations slovènes, un concept spécifique vraisemblable sera établi à partir de l'examen de deux échantillons provenant de la région type et de publications disponibles.

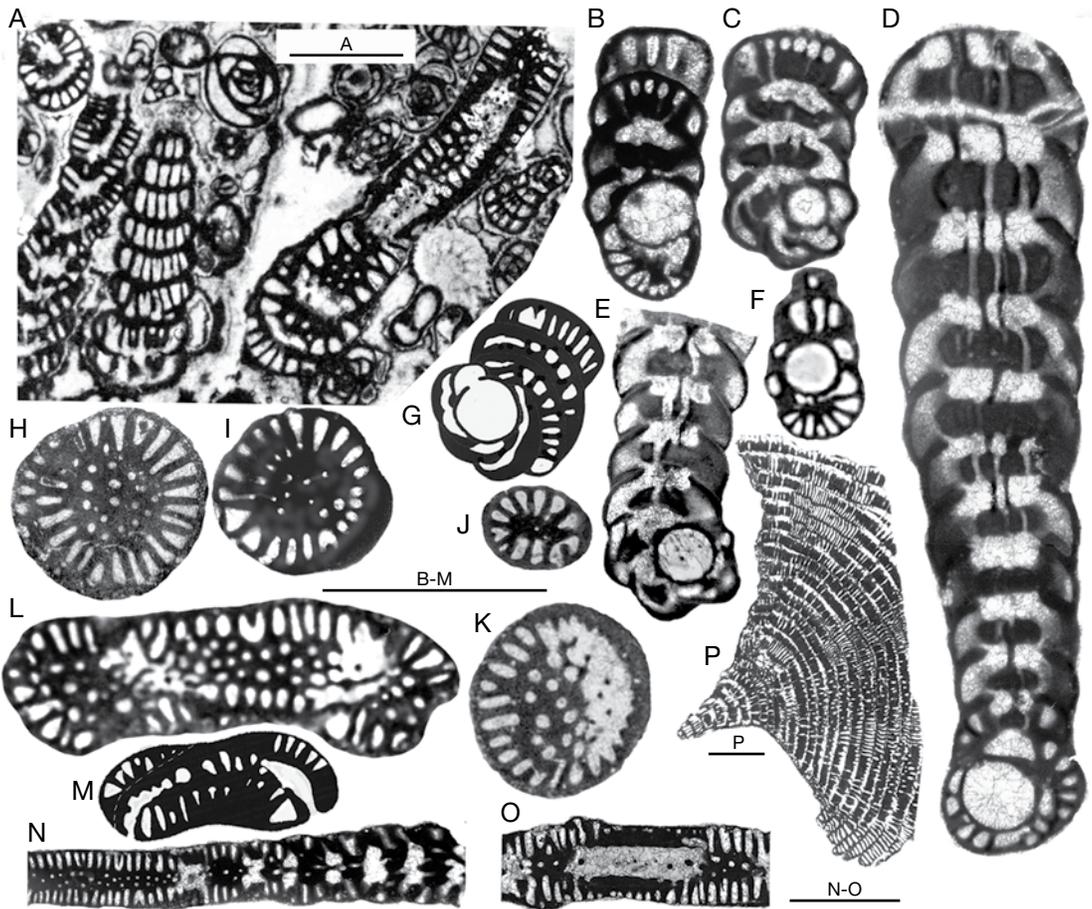


Fig. 4. — *Rhapydionina liburnica* (Stache, 1889) de la région-type : **A-M**, tests A ; **A**, reproduction d'un microfaciès publié par Stache (1913), d'après Bignot (1971: pl. 4, fig. 1). Le néotype de l'espèce désigné par Hamaoui & Fourcade (1973) se trouve à l'extrême droite du cliché, à mi-hauteur. La grande section située à gauche du milieu de la photo correspond à un test A coupé presque parallèlement à l'axe de la PRU (noter la correspondance aléatoire des cloisonnettes des loges successives). Une section presque perpendiculaire à celle-ci (transverse oblique) est située dans l'angle supérieur gauche du cliché. Les deux autres grandes sections correspondent à des tests B présumés. **B-G**, sections centrées, parallèles ou confondues avec l'axe de la PRU, presque axiales (**B** et **F**; noter les nombreuses cloisonnettes) et équatoriales (**C-E** et **G**) par rapport à la partie spiralée. Les loges embrassantes de **G** évoquent une PRU faiblement aplatie. Les sections **C-E** montrent des ouvertures primaires, isolant l'endosquelette central (traversé par les logettes secondaires) et l'échancrure des cloisonnettes limitant l'espace préseptal. Les piliers préseptaux sont visibles dans les sections **D** et **E**. La section **E** est renseignée sur la Figure 1H. **H-I**, **K**, sections transverses orthogonales de loges appartenant à des PRU de type cylindro-conique. **H** est particulièrement typique, comportant des logettes primaires dont la dimension radiale est très importante et des logettes secondaires disposées sans ordre. **I** et **K** correspondent à des variantes liées à la position précise de la coupe dans la loge; **I** montre les ouvertures primaires (vers le haut à gauche) et **K** des piliers préseptaux; **J**, **L-M**, sections transverses de rares loges ovales à oblongues correspondant à des PRU aplatis très exceptionnelles; **N-P**, tests B; **N-O**, portions de sections perpendiculaires à la partie flabelliforme de tests de génération B supposée; **P**, section équatoriale d'un test dépourvu de son extrême pointe juvénile, correspondant à la morphologie des tests dégagés de la Figure 1I-K; **B-D**, **G**, **I**, **K**, **M**, **N**, MN2897; **E**, **F**, **H**, **J**, **L**, **P**, YUA5; **O**, d'après Reichel (1984: pl. 1, fig. 14). Échelles : 1 mm.

La population YUA5 (Figs 1H-I; 4E, F, H, J, L, P) provient du gisement type de l'espèce tel que signalé par Bignot (1971: 225): « 1250 m à l'est de Dolenje Ležce... ». Plusieurs centaines de sections

sont comprises dans 36 lames minces d'un calcaire wackestone-packstone à Miliolidés nombreux et débris de rudistes. La paroi des tests est constituée de deux couches (Fig. 1H), l'une claire externe et

l'autre, plus sombre, de teinte parfois ambrée, souvent grise, doublant à l'intérieur la couche claire et constituant tous les éléments de l'endosquelette.

Les tests A, pour la plupart (Fig. 4E, F, H), correspondent à ce qui est connu de l'espèce. Le proloculus, de section circulaire ($0,19 \pm 0,03$ mm) est suivi d'une courte spire plane de 1 à 2 tours, puis de la PRU cylindro-conique caractéristique; la section transverse de certaines loges est exceptionnellement ovale à oblongue (Fig. 4J, L). La « courbe Nc/D » est très fiable.

Les tests B n'y sont pas rares, représentés par diverses sections de la partie adulte flabelliforme. Le stade initial n'a jamais été observé au cours des usures progressives contrôlées qui ont été tentées (Fig. 4P), mais toutes ont montré que, dans ce gisement, les tests comportent une pointe aigüe du type de celles des tests Fig. 1I et K.

La population MN2897 (Fig. 4B-D, G, I, K, M-N). Il s'agit d'un échantillon de la collection M. Neumann noté « Yougoslavie, 1979 », probablement d'une localité de la région type; deux lames donnent plus de 50 sections. Le proloculus A est d'un diamètre proche du précédent ($0,23 \pm 0,04$ mm). La section transverse des loges est en grande majorité circulaire, mais une section oblongue (Fig. 4M) confirme l'existence de tests aplatis indiquée par de rares sections équatoriales. La « courbe Nc/D » est caractérisée par un coefficient de détermination R^2 , très faible (0,18), indiquant une grande dispersion des mesures. Les sections de tests B supposés y sont rares mais la section de la Fig. 4N est caractéristique.

L'ensemble des données issues de ces 2 échantillons, relativement homogène, permet de définir au moyen des « courbes Nc/D » un domaine caractérisant les populations de Slovénie (Fig. 5). À ces courbes sont ajoutés des éléments ponctuels, tels que les points représentatifs des mesures extrêmes précédentes, d'après Bignot (1971 et 1972, lorsque ces deux publications donnent des informations concordantes entre elles), ou encore d'après Reichel (1984). On définit ainsi un polygone qui permettra la comparaison visuelle directe des droites représentatives des autres populations.

Rhapydionina aff. liburnica à petit proloculus de la biozone CsB7 en Grèce

Les populations dont l'examen suit participent de l'association caractérisant la biozone CsB7. Elles ont en commun une grande ressemblance avec celles de Slovénie, en particulier par leurs « courbes Nc/D » (Fig. 6), mais comportent toutes des proloculus de petite taille, ce qu'exprime la nomenclature adoptée. Les sections évoquant les tests B de type slovène y sont exceptionnelles (GDD127; Fig. 7P).

Les populations GDD et XGI44 proviennent toutes de la région de Vitina, au cœur du Péloponnèse. Seul, l'échantillon GDD12 a été récolté sur une coupe continue (voir Fleury 1980: 130); les autres proviennent des mêmes couches affleurant aux alentours de cette coupe. La précise répartition stratigraphique des organismes du Crétacé supérieur de cette région est donnée par Zambetakakis-Lekkas (1988).

La population GDD12 (Fig. 7I). Les sections (environ 100) se trouvent dans trois lames minces d'une biomicrite packstone à Miliolites. Les tests sont excellentement conservés, de teinte ambrée en lumière transmise. Les sections de proloculus A sont rares: le diamètre moyen en est de $0,10 \pm 0,03$ mm. La partie spiralée comprend 1,5 à 2 tours. La plus grande section mesure 5 mm pour 12 loges déroulées. La « courbe Nc/D » est l'une de celles dont la pente est la plus faible. Toutes les sections transverses de loges sont circulaires.

La population XGI44 (Fig. 7A-H; voir aussi Fleury 1996: pl. 1, figs 6-10) est de même provenance que la précédente; elle est constituée de plusieurs centaines de sections en 10 lames. Ses caractéristiques sont très proches de la précédente: la moyenne des tailles de proloculus est un peu plus élevée ($0,12 \pm 0,03$ mm), mais les « courbes Nc/D » sont confondues. La partie spiralée est de 1,5 à 2 tours de spire. La plus grande dimension des tests est de 4,5 mm pour 10 ou 11 loges déroulées. Aucune section n'évoque la génération B de type slovène. Il existe cependant, outre une petite section équatoriale centrée qui pourrait annoncer un test flabelliforme (Fig. 7C), quelques rares sections décentrées évoquant un type de test aplati, incompatible avec les sections majoritaires (Fig. 7F); il peut s'agir d'une seconde génération A, d'une génération B ou d'une autre espèce.

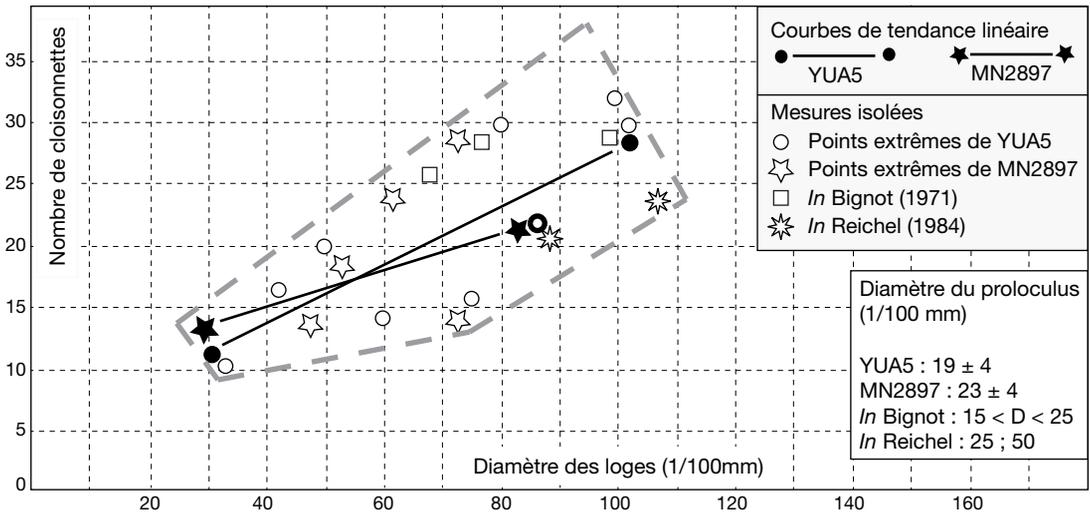


Fig. 5. — Courbes de tendance linéaire de l'« indice Nc/D » (Nombre de cloisonnettes/Diamètre des loges) pour les populations de *R. liburnica* (Stache, 1889) de la région type (Slovénie). Les courbes de tendance linéaire calculées sont complétées par les points extrêmes des mêmes populations et de quelques données accessibles par l'analyse de publications sur la même région. L'enveloppe de ces données constitue un polygone qui est reproduit sur les Figures 6 et 9 pour faciliter les comparaisons avec les autres populations étudiées.

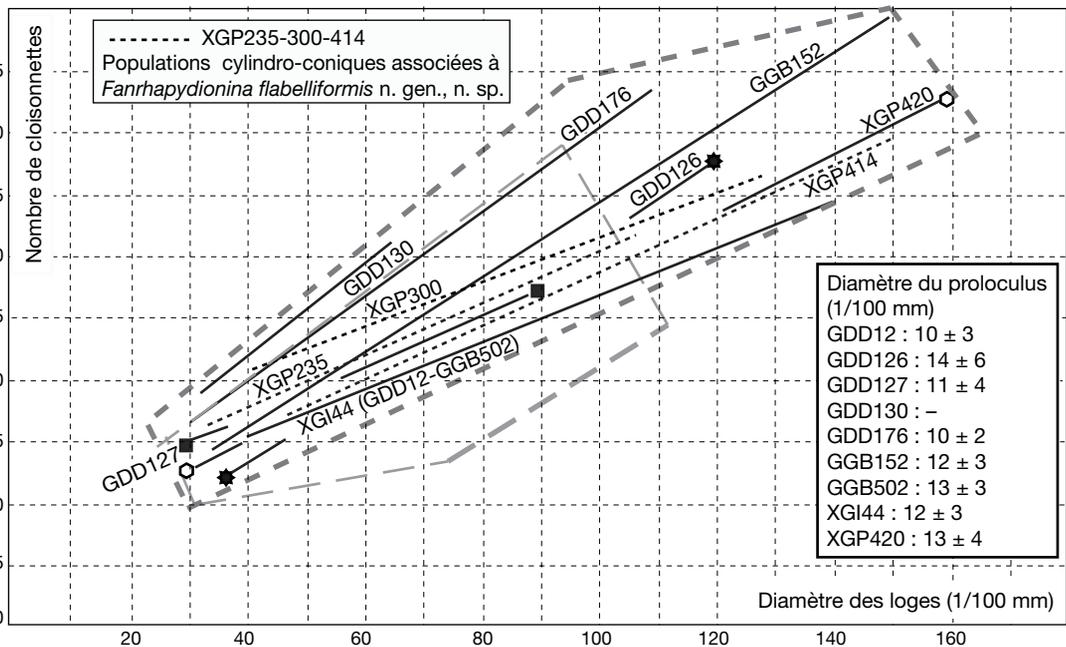


Fig. 6. — Courbes de tendance linéaire de l'indice Nc/D pour les populations de *Rhapydionina aff. liburnica* de Grèce (biozone CsB7). Le polygone représentatif des populations slovènes (Fig. 5), en grisé, renferme toutes, sauf une (GDD130), les courbes pour les petits diamètres ; la prolongation de certaines courbes vers les grands diamètres peut être liée aux effectifs importants des populations correspondantes (voir Tableau 1). Les populations cylindro-coniques accompagnant *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. (CsB7), représentées en pointillés, sont compatibles avec *R. aff. liburnica*. Le nouveau polygone enveloppant ces courbes est reproduit sur la Figure 9.

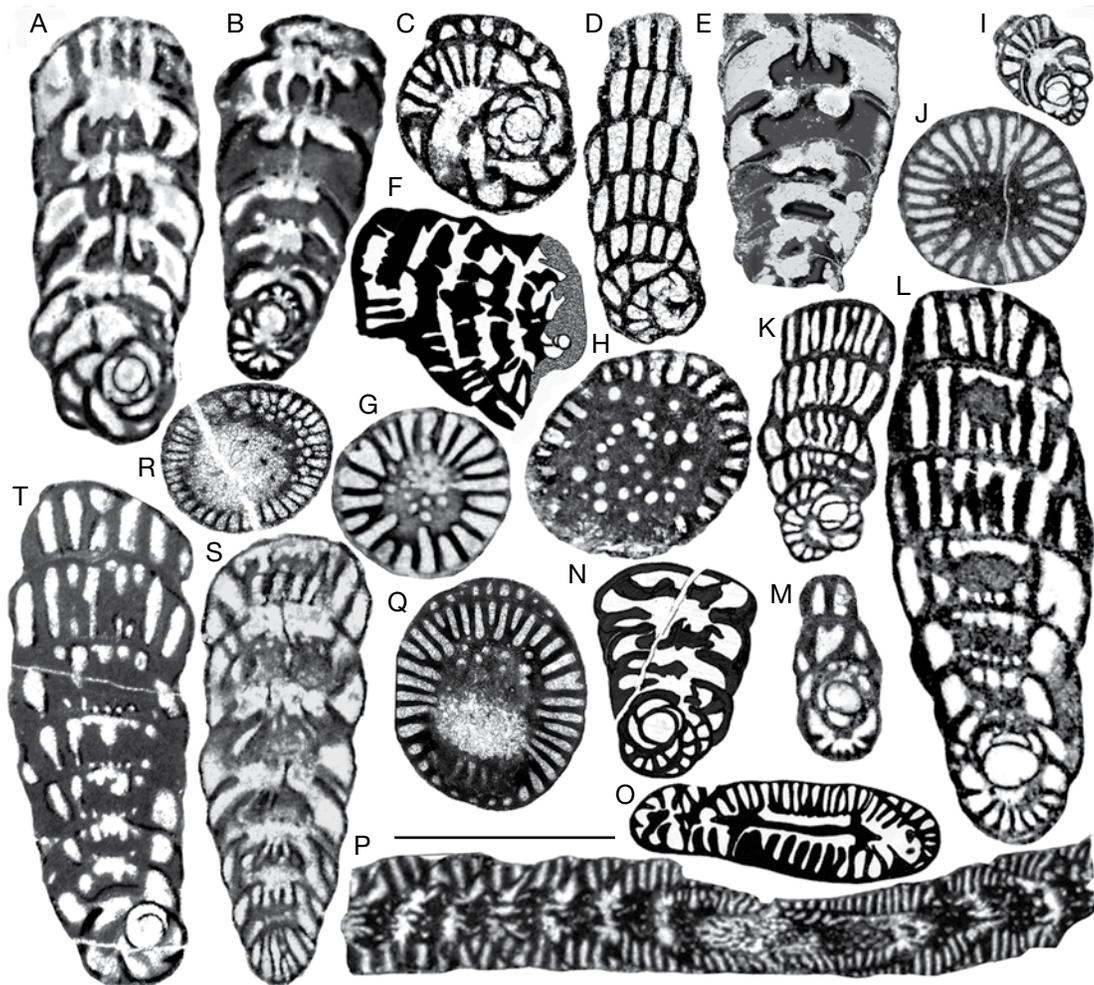


Fig. 7. — *Rhapsydionina* aff. *liburnica* de la biozone CsB7 (Grèce) : **A-H**, population XGI44 (tests A) ; **A-C**, sections centrées passant par l'axe de la PRU. Noter la forme de l'endosquelette central, isolé par les ouvertures primaires en **A** et l'échancrure des cloisonnettes limitant l'espace préseptal en **B** ; **D, E**, sections excentrées parallèles à l'axe de la PRU. Noter en **D** la disposition hasardeuse des cloisonnettes d'une loge à la suivante, en **E** la forme de l'endosquelette central et un pilier préseptal ; **F**, partie de PRU flabelliforme très exceptionnelle dans la population ; **G, H**, loges de PRU en section transverse, **H** est exceptionnelle par la faible dimension radiale des cloisonnettes comme par la taille et la répartition irrégulière des logettes secondaires ; **I**, Population GDD12. Section axiale centrée d'un test A à petit proloculus ; **J-P**, population GDD127 (tests A et B) ; **J**, partie de section transverse d'une loge de type habituel ; **K**, section équatoriale centrée d'un test A, probablement écrasé, dont les cloisonnettes sont disposées sans alignement dans les loges successives ; **L, M**, sections axiales de tests A cylindro-coniques. **L** montre les ouvertures primaires coupées perpendiculairement à leur axe dans la deuxième loge de la PRU ; **N**, section équatoriale centrée d'un test A probablement aplati ; **O**, section transverse de la PRU d'un test aplati, tout à fait exceptionnel ; **P**, partie de test B supposé, coupé perpendiculairement au plan d'étalement de la PRU ; **Q**, population GDD176 (test A). Section transverse oblique d'une loge d'un type commun ; **R, S**, population GDD130 (test A) à bâti léger ; **R**, section transverse d'une loge montrant des logettes secondaires résultant apparemment de l'anastomose des cloisonnettes ; **S**, section décentrée presque confondue avec la PRU ; **T**, population GGB502, section équatoriale centrée peu oblique sur l'axe de la PRU d'un test A montrant, dans plusieurs loges, les ouvertures primaires. Une autre section de la même population sur la Figure 1F. Échelle : 1 mm.

La population GDD126 (non figurée). Les sections sont rares (environ 50 pour 7 lames), dans une pelmicrite wackestone à gastéropodes, *N. big-*

noti et *F. adriatica*, sans Miliolites. La moyenne des tailles de proloculus ($0,14 \pm 0,06$ mm) semble peu significative, étant donné l'insolite répartition

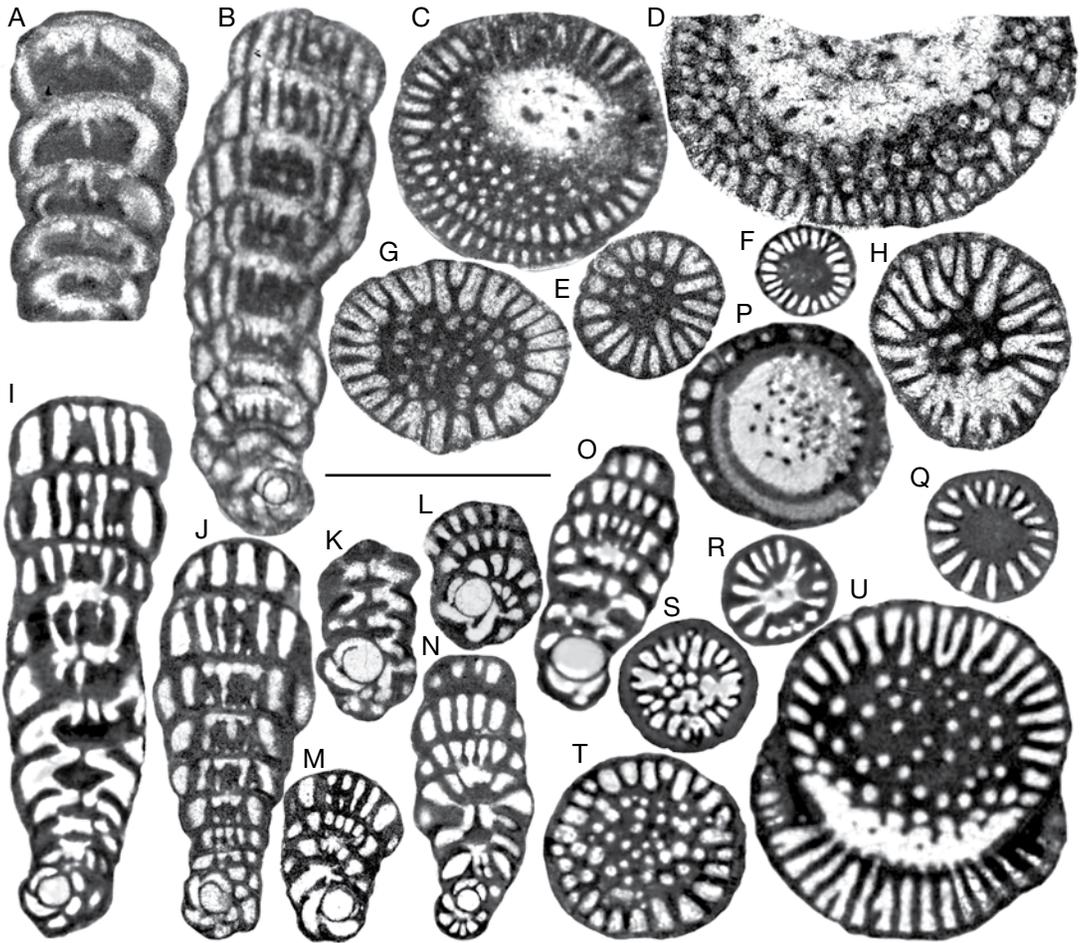


FIG. 8. — *Rhapydionina* aff. *liburnica* de la biozone CsB7 (Grèce) : **A-H**, population GGB152 (tests A) ; **A**, section d'une PRU coupée près de son axe. Le volume de l'endosquelette central et les piliers préseptaux sont bien discernables ; **B**, section équatoriale centrée, coupant les loges dans leur partie périphérique ; **C-H**, sections transverses de loges correspondant à une large gamme d'organisations ; **I-U**, population XGP420 (tests A) ; **I-O**, sections équatoriales et axiales centrées. Partie spiralée d'environ 1 tour, suivie d'une PRU cylindro-conique (**I-K, N**) ou faiblement aplatie de petite taille (**L, M**). L'aspect habituel de l'endosquelette central isolé par les ouvertures primaires apparaît en **I, K et N** ; **P-U**, loges de PRU en section transverse, d'aspects très divers ; nombreux piliers préseptaux en **P**. Échelle : 1 mm.

des mesures en deux groupes distincts (autour de 0,08 et 0,18 mm), *a priori* non attribuable à un quelconque dimorphisme de générations connu. La plus grande section mesure 2,4 mm pour six loges déroulées. La « courbe Nc/D » se situe dans la moyenne des tests de Slovénie.

La population GDD127 (Fig. 7J-P). Les sections, au nombre de plus de 200 pour 11 lames,

s'observent dans une pelmicrite wackestone-packstone à *N. bignoti* et *F. adriatica*, sans Miliolites. Les tailles de proloculus fournissent encore une moyenne peu fiable en raison de leur dispersion et leur petit nombre ($0,11 \pm 0,04$ mm). Le plus grand test A mesure 3,2 mm pour neuf loges déroulées. La « courbe Nc/D » est située dans le domaine des tests slovènes. On note la présence de très rares petites sections de type faiblement

flabelliforme, à proloculus de taille normale pour la génération A (Fig. 7N) et une section transverse de loges oblongues (Fig. 7O) qui confirme cette morphologie. Plusieurs sections de grands tests attribuables à la génération B de type slovène (la section de la Fig. 7P mesure 9 mm dans sa totalité) singularisent cette population.

La population GDD130 (Fig. 7R, S). Une seule lame fournit plus de 30 sections, au sein d'une pelmicite wackestone – packstone à gastéropodes et *L. mengaudi*, sans Miliolles. Les tests présentent un bâti remarquablement fin. Aucune section de proloculus n'est observable. La « courbe Nc/D » est singularisée par sa position en dehors du polygone des populations slovènes (Fig. 6). Cette population fournit en outre un exceptionnel exemple d'endosquelette central apparemment constitué par l'anastomose des extrémités distales des cloisonnettes qui prennent un aspect fourchu très particulier. Une autre population (GDD176), comportant *N. bignoti*, *F. adriatica* et *L. mengaudi*, figurée par une section transverse de loge (Fig. 7Q), présente des caractéristiques proches, pour un proloculus de taille modeste ($0,10 \pm 0,02$ mm).

La population GGB502 (Figs 1F; 7T). Comme tous les échantillons comportant le préfixe GGB, celui-ci provient de la région de Pylos-Methoni, au sud-ouest du Péloponnèse. Il est situé près de la pointe nord du Mont Ay. Nikolaos, vers 250 m d'altitude. Il s'agit d'une biomicrite packstone à *N. bignoti* et Miliolles. Cette population est, du point de vue de la « courbe Nc/D », comparable aux populations GDD12-XGI44, avec un proloculus dont la taille ($0,13 \pm 0,03$ mm) n'approche pas celles de Slovénie. Les plus grandes sections de tests A mesurent 3,8 mm pour 10 loges déroulées. Les sections transverses de loges isolées sont toutes circulaires.

La population GGB152 (Fig. 8A-H). Le gisement se trouve dans l'île de Sphacteria, près du monument des marins russes tombés lors de la bataille de Navarin (1827). Cette population est représentée par plusieurs centaines de sections

observables dans 24 lames minces d'un grainstone à *N. bignoti* et *L. mengaudi*, sans Miliolles. La « courbe Nc/D » est affectée d'une pente parmi les plus fortes; la taille du proloculus A est relativement grande ($0,12 \pm 0,03$ mm) et le bâti mince. La gamme des diamètres de loges est très étendue, probablement en raison du grand nombre de sections disponibles. Les sections transverses des loges, toutes circulaires, montrent des aspects très variés (Fig. 8C-H). Les plus grands tests A avérés présentent une dimension maximale comprise entre 3 et 4 mm pour 9 à 12 loges déroulées.

La population XGP420 (Fig. 8I-U). Comme tous les échantillons comportant le préfixe XGP, celui-ci provient du Massif du Gavrovo (Grèce continentale moyenne), plus précisément de la division « b2 » de l'affleurement d'Ithamos (Mavrikas 1993: 86). Il s'agit d'une biomicrite wackestone à *N. bignoti*, *F. adriatica*, *L. mengaudi* et Miliolles renfermant plus de 100 sections réparties en neuf lames minces. La population se situe encore dans la norme des précédentes et de celles de Slovénie, avec un proloculus de diamètre inférieur à 0,15 mm. Les loges peuvent atteindre un diamètre proche de 1,6 mm et donnent quelques exemples d'endosquelettes particuliers, avec des cloisonnettes parfois très courtes et des logettes secondaires de diamètres très variés, parfois même absentes. Les plus grands tests A atteignent 3,8 mm pour 12 loges déroulées.

Notons enfin qu'en Turquie, Sirel (1976) a signalé des *R. liburnica* compatibles avec *R. gr. liburnica* par leur indice Nc/D, mais dotées de proloculus très petits (0,055 mm).

Cette énumération aura montré une bonne homogénéité des populations de trois localités grecques relativement éloignées les unes des autres, indiquant qu'au cours d'une longue période, rien n'a séparé durablement ces populations. En revanche, la confrontation des peuplements de Grèce à la population slovène incite à imaginer que les deux groupes se sont diversifiés à la faveur d'un isolement durable. La méconnaissance des tests B des populations grecques ne permet cependant pas d'exprimer formellement cette vraisemblable disjonction.

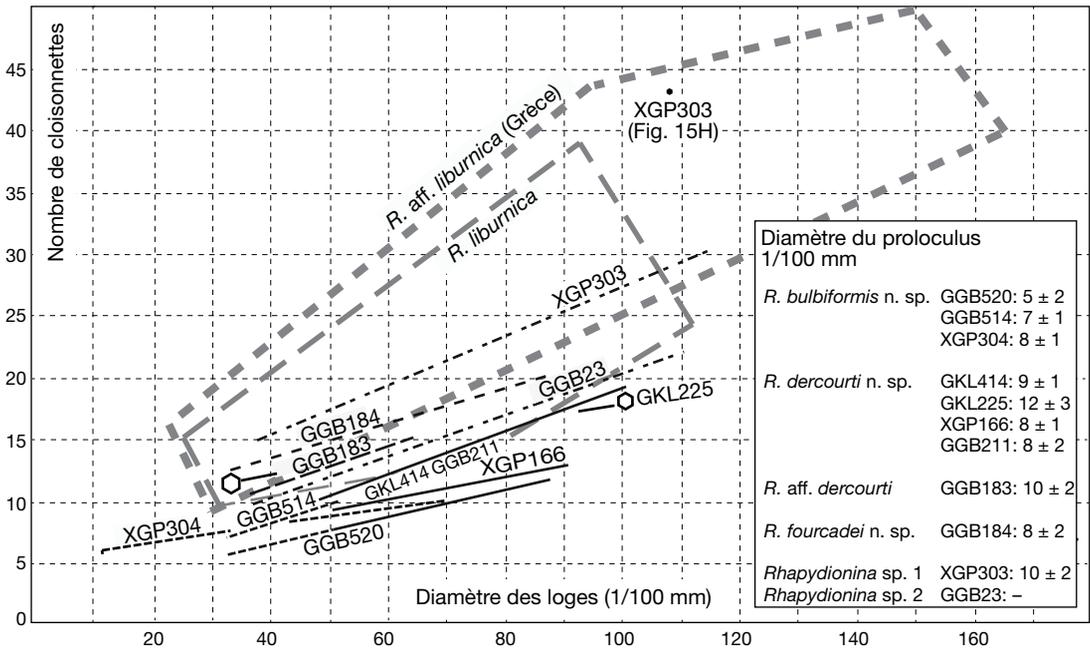


Fig. 9. — Courbes de tendance linéaire de l'indice Nc/D des populations de *Rhapydionina* gr. *dercourtii* et *Rhapydionina* sp. 1 et *Rhapydionina* sp. 2 (Biozone CsB6). Dans l'ensemble, les espèces sont bien différenciées par ce critère : *R. fourcadei* n. sp., *R. sp. 1* et *sp. 2* sont assez proches de *R. aff. liburnica* de Grèce et comprises presque entièrement dans la partie basse du polygone de *R. liburnica* (Stache, 1889) slovène ; *R. dercourtii* n. sp. est presque totalement extérieure à ce polygone et *R. bulbiformis* n. sp. en est complètement isolée. En ce qui concerne *R. bulbiformis* n. sp., la courbe de GGB520 est hétérogène, comprenant des mesures probablement attribuables à *R. dercourtii* n. sp., identifiée dans la population ; la limite permettant de distinguer les deux espèces dans ce type de section se situerait au diamètre 0,50 mm. Globalement, l'absence de loges de diamètre supérieur à 1 mm est soulignée pour les *Rhapydionina* gr. *dercourtii* de la biozone CsB6, mais *Rhapydionina* sp. 1 et *Rhapydionina* sp. 2 font exception. Une loge exceptionnelle de *R. sp. 1* (XGP303) est située près de la limite supérieure des *Rhapydionina* aff. *liburnica* de la biozone CsB7.

LES RHAPYDIONINA DE LA BIOZONE CsB6

Les populations de la biozone CsB6 sont nombreuses et variées, toutes présentant des proloculus de petite taille (presque toujours inférieure à 0,10 mm) et une partie spiralée relativement importante ; les « courbes Nc/D » sont soit situées dans la partie inférieure des polygones de la biozone CsB7, soit en sont exclues pour la plupart (Fig. 9). La PRU en est soit préférentiellement cylindro-conique, soit aplatie.

Rhapydionina à tests A préférentiellement cylindro-coniques.

Le choix morphologique effectué par les populations dont l'étude suit n'est pas absolu. Si plusieurs d'entre elles adoptent la morphologie cylindro-conique stricte, d'autres présentent une tendance minoritaire à développer des loges de section ovale ou oblongue.

On nomme *R. gr. dercourtii* l'ensemble des espèces suivantes, à l'exclusion de *Rhapydionina* sp. 1 et sp. 2, d'affinités douteuses et trop mal connues, mais assez originales pour mériter l'attention.

Rhapydionina bulbiformis n. sp. (Fig. 10)

HOLOTYPE. — Section équatoriale centrée d'un test A comportant un proloculus d'un diamètre de 0,05 mm, d'une partie involute faiblement streptospiralée de 6 loges suivie d'une PRU cylindrique de quatre loges, pour une dimension maximale de 1 mm (Fig. 10A). La section est comprise dans une lame mince portant le numéro d'échantillon GGB520, le numéro de fabrication 5546 et le numéro de collection JJF413 sous lequel on pourra la retrouver dans les Collections de Paléontologie du MNHN.

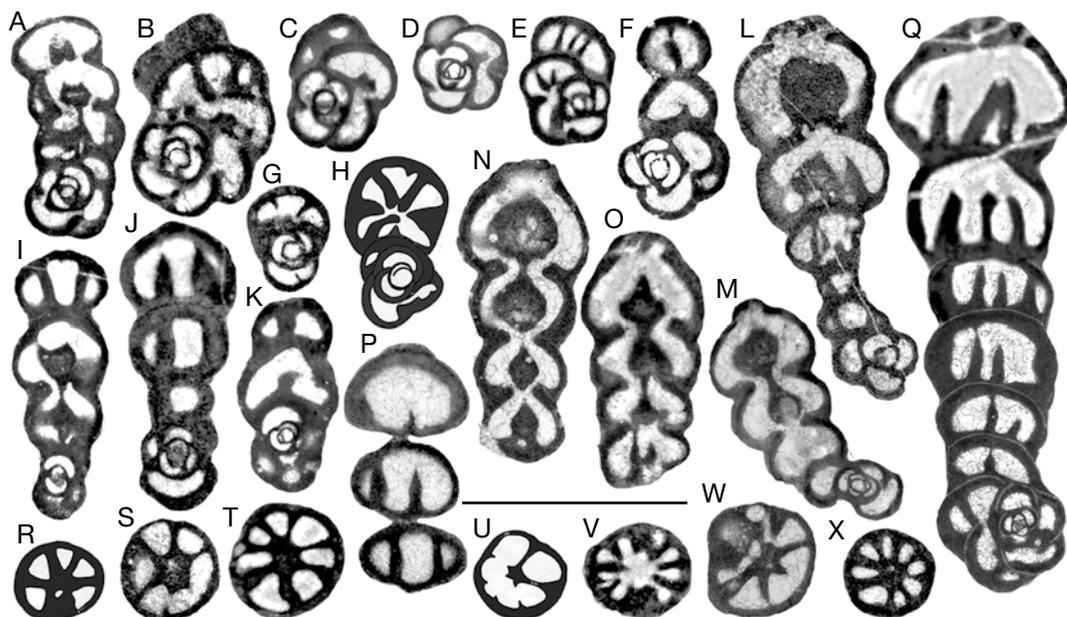


FIG. 10. — *Rhapydionina bulbiformis* n. sp : **A-F, L**, sections équatoriales centrées ou subcentrées de tests A. Noter l'aspect streptospiralé de l'enroulement des premières loges des sections **A** (holotype) et **D** ; l'avant dernière loge de **A** montre l'endosquelette central isolé par les ouvertures primaires. **L** se distingue par une PRU importante, mais ne semble pas comporter une partie initiale comparable à celle du test de génération B (section **Q**) ; **G-K, M**, sections axiales ou presque, centrées ou subcentrées de tests A. Noter l'enroulement streptospiralé des premières loges de **K** et **M**. Les parties spiralées sont démunies de cloisonnettes (sauf **G** ?) ; **N-P**, sections de PRU coupées parallèlement à leurs axes, de l'une ou l'autre génération, montrant l'aspect typique de la forme des loges et de l'endosquelette central isolé par les ouvertures (voir aussi **M**) ; **Q**, section équatoriale centrée d'un test B caractérisé par l'enroulement juvénile de type quinquéoculien et le nombre important de loges de la PRU. Noter les deux couches de la muraille ; **R-X**, sections transverses de loges de PRU, tests A ou B. Noter le petit diamètre de l'endosquelette central et l'extrême rareté des logettes secondaires. **A, C, D, F, I, K, M, O, R, U**, GGB520 ; **H, L, N, W**, GGB514 ; **B, E, G, J, P-Q, T, V, X**, XGP304 ; **S**, GGB521. Échelle : 1 mm.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — L'échantillon type renferme environ 20 sections comprises dans 30 lames minces portant le numéro d'échantillon GGB520 (Coll. JJF413). Une trentaine d'autres sections proviennent des échantillons GGB514, 521 et XGP304 (Coll. JJF402, 414 et 143), également de la biozone CsB6.

LOCALITÉ TYPE. — Région de Pylos-Méthoni, flanc occidental du Mont Ay. Nikolaos, en face de l'îlot Kaliona. Il s'agit d'un calcaire wackestone à débris de rudistes, *M. renzi*, et *C. smouti* A et B; la même association se trouve dans les autres échantillons, avec de rares *F. adriatica*.

ÉTYMOLOGIE. — Évocation du volume en forme de bulbe des loges comme de l'endosquelette central, qui se déduit de l'aspect des sections parallèles à l'axe de la PRU.

DIAGNOSE. — Espèce de petite taille, présentant le type structural de *Rhapydionina*. Tests A: très petit proloculus; courte partie streptospiralé puis planispiralée d'environ deux tours; PRU cylindro-conique de plusieurs loges, les

dernières présentant un diamètre proche de celui de la partie spiralée. Cloisonnettes peu nombreuses apparues tardivement dans la partie spiralée. Loges et endosquelette central en forme de bulbe. Unique test B connu présentant un stade initial quinquéoculien, une partie involute et un stade adulte déroulé de même morphologie que les tests A, mais de plus grande taille.

Morphologie des tests. Les tests A comportent un proloculus de section circulaire ($0,05 \pm 0,02$ mm pour les tests de la population type, jusqu'à $0,08 \pm 0,01$ mm dans les autres) suivi d'un court canal flexostyle et de quelques loges streptospiralées puis planispiralées composant une partie involute biombiliquée d'environ 2 tours; suivent une à cinq loges formant une PRU cylindro-conique, dont les loges croissent régulièrement en diamètre, jusqu'à atteindre approximativement le diamètre de la

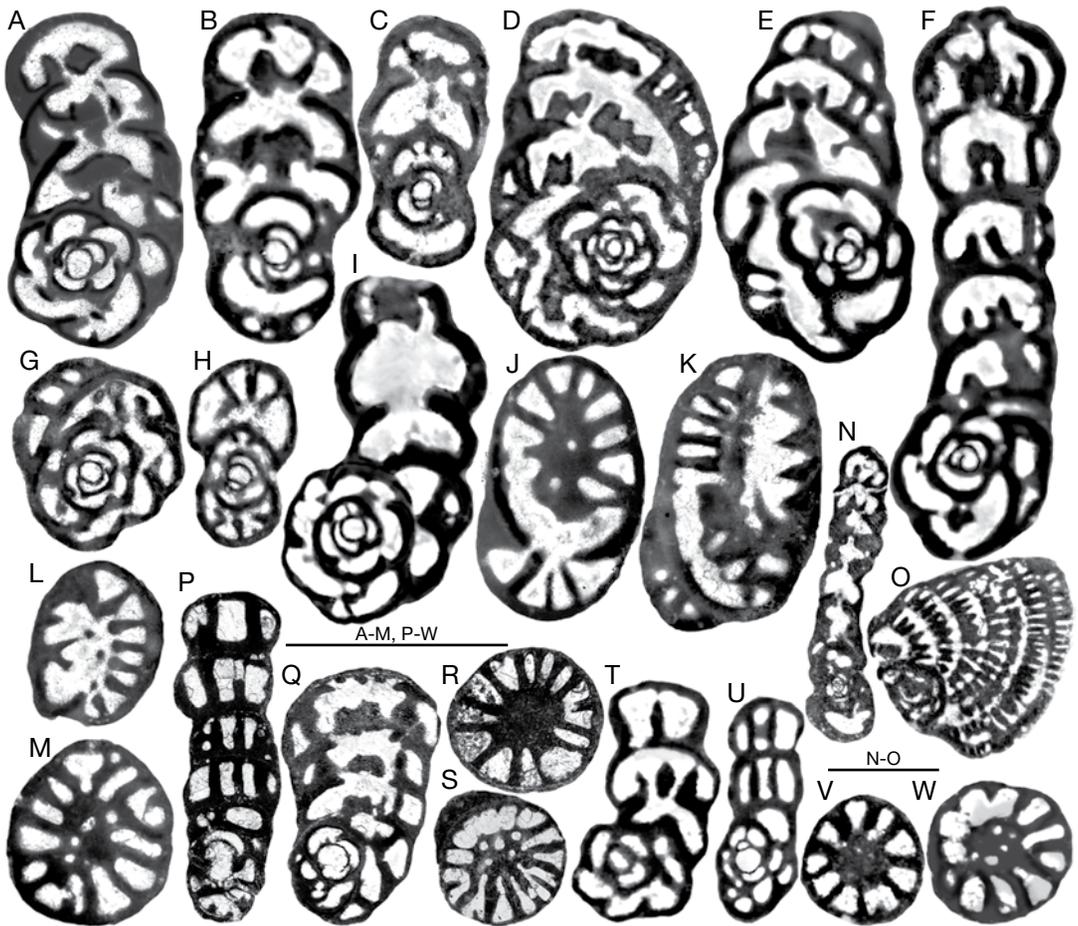


FIG. 11. — *Rhapydionina dercourti* n. sp. (populations GKL414, 225 et 77) : A-O, population GKL414 ; A-I, sections centrées, équatoriales et axiales de tests A. Toutes comportent un proloculus de section circulaire suivi de quelques loges faiblement streptospiralées. Quelques cloisonnettes sont visibles dans la partie spiralée de C et H-I. A (holotype) montre l'endosquelette central en partie isolé par les ouvertures primaires. Les tests D et G sont probablement aplatis ; J-M, sections transverses de loges de PRU circulaires à ovales (tests A probables). Les logettes secondaires sont rares, les piliers préseptaux visibles en L ; N-O, tests B probables. La section O est décentrée mais correspond par ses proportions à N, qui comporte une partie centrale constituée de très petites loges clairement streptospiralées à l'examen direct ; P-S, population GKL225. Deux sections centrées et deux sections transverses de loges compatibles avec celles de la population type ; T-W, population GKL77. Deux sections centrées et deux sections transverses de loges compatibles avec celles des populations précédentes. Échelles : 1 mm.

partie spiralée; les loges, à sutures profondément incisées, présentent un volume en forme de bulbe. La plus grande dimension des tests A avérés peut dépasser 1,5 mm. La génération B n'est connue que par une seule très bonne section équatoriale centrée proche de l'axe de la PRU (Fig. 10Q) comportant une partie spiralée de taille comparable à celle des tests A, organisée autour d'un peloton initial de type quinqueloculin; la PRU comprend six loges dont

la dernière atteint 0,8 mm de diamètre; la grande dimension du test est de 2,5 mm.

Endosquelette. Les cloisonnettes sont très rarement observables dans la partie spiralée, et seulement dans les toutes dernières loges (Fig. 10E). Elles demeurent rares et espacées dans les loges de la PRU, ce que traduisent les « courbes Nc/D » (Fig. 9), extérieures aux domaines des *R. dercourti* n. sp. et *a fortiori*

des *R. aff. liburnica*. L'endosquelette central, bien constitué dans les loges de la PRU, rappelle la forme bulbeuse des loges en section.

Rapports et différences. L'espèce est bien caractérisée par sa petite taille et la forme de ses loges comme de son endosquelette central dans les sections parallèles à l'axe de la PRU. *Rhapydionina dercourtii* n. sp. apparaît comme une version extrapolée, plus grande et plus massive, mais dépourvue de la forme si particulière de la section des loges et de l'endosquelette central. Une confusion est possible entre les sections transverses des loges des deux espèces : l'identification de *R. bulbiformis* n. sp. n'est probable que pour des loges de diamètre inférieur à 0,5 mm.

On aura particulièrement noté la faible différence morphologique entre les tests des deux générations. Cette différence s'accroîtra chez les autres espèces de la même biozone et deviendra extrême dans la biozone suivante.

Rhapydionina dercourtii n. sp.
(Figs 11; 12).

HOLOTYPE. — Section équatoriale centrée d'un test A comportant un proloculus d'un diamètre de 0,12 mm, d'une partie involute planispiralée de 10 loges formant deux tours et d'une PRU cylindrique de quatre loges, pour une dimension totale de 1,48 mm (Fig. 11A). La section est comprise dans une lame mince portant le numéro d'échantillon GKL414, le numéro de fabrication C10 et le numéro de collection JFF329, sous lequel on pourra la retrouver dans les Collections de Paléontologie du MNHN.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Environ 50 sections, dont 12 centrées comprises dans 84 lames minces portant le numéro d'échantillon GKL414 (Coll. JFF329). Une autre partie du matériel fut déposée, lors de la création de *M. renzi* (in Fleury 1979a), auprès de la Faculté des Sciences de Lyon, sous les numéros FSL147824 à 827. Les populations GGB211, GKL77, GKL225, XGP166 (Coll. JFF1257, 286, 314 et 75 respectivement) sont en outre rapportées à la nouvelle espèce.

LOCALITÉ TYPE. — Massif du Klokova, au sud-ouest de la Grèce continentale ; échantillon GKL414, situé In Fleury 1980 (localité « F3 », p. 90, fig. 29). Il s'agit d'un calcaire grainstone à *M. renzi*, *Cuvillierinella* sp. A, rares *F. adriatica*, Miliolites abondantes et *Cuneolina* sp.

ÉTYMOLOGIE. — Espèce nommée en hommage à Jean Dercourt, afin de souligner son action comme pionnier et ardent promoteur de la micropaléontologie à l'appui des études de terrain, qui fut directeur de thèse de l'auteur.

DIAGNOSE. — Espèce à bâti massif comportant l'endosquelette du genre. Tests A : petit proloculus ; premier tour constitué de quelques loges planispiralées à faiblement streptospiralées et de un à deux tours planispiralés involutes de volume subsphérique biombiliqué ; PRU constituée de quelques loges, soit circulaires, soit ovales en section transverse. Cloisonnettes épaisses, apparaissant tardivement, à la fin du premier tour, et relativement peu nombreuses dans les loges adultes. Tests B de type flabelliforme.

Morphologie des tests, arrangement des loges. Les tests A sont bien caractérisés par une partie initiale faiblement streptospiralée involute volumineuse, d'un diamètre proche de la moitié de la plus grande dimension du test (1,5 à exceptionnellement 2,5 mm). Le proloculus, de section toujours circulaire, est petit (0,09 ± 0,01 mm) ; il est suivi d'un canal flexostyle discret (Fig. 11F, H), de quelques loges faiblement streptospiralées puis de 1,5 à 2 tours planispiralés involutes. Les dernières loges, au nombre maximum de cinq, constituent une PRU soit cylindrique, soit un peu aplatie, comme en témoignent les sections transverses de loges, circulaires à ovales (Fig. 11J-M) et l'allure des dernières loges de la Fig. 11D. Les tests B sont connus par une section axiale centrée (Fig. 11N) d'un test flabelliforme montrant un fin peloton streptospiralé typique de cette génération ; une section équatoriale décentrée (Fig. 11O) à partie spiralée de même taille et loges terminales flabelliformes peut être interprétée comme appartenant à cette génération.

Endosquelette. Les tests A ne montrent que de rares cloisonnettes dans la partie spiralée involute et l'endosquelette central reste discret dans ces loges. Les loges de la PRU comportent des logettes primaires de dimension radiale plus grande que leur largeur et des ouvertures primaires obliques sur l'axe de la loge (Fig. 11A, B), traits typiques du genre. L'endosquelette central est de faible diamètre, traversé de logettes secondaires peu nombreuses, dispersées sans ordre et de diamètre relativement constant. Les piliers préseptaux ne sont observés certainement que dans deux sections (Fig. 11F, L). L'espace préseptal occupe entre un tiers et la moitié de la distance entre

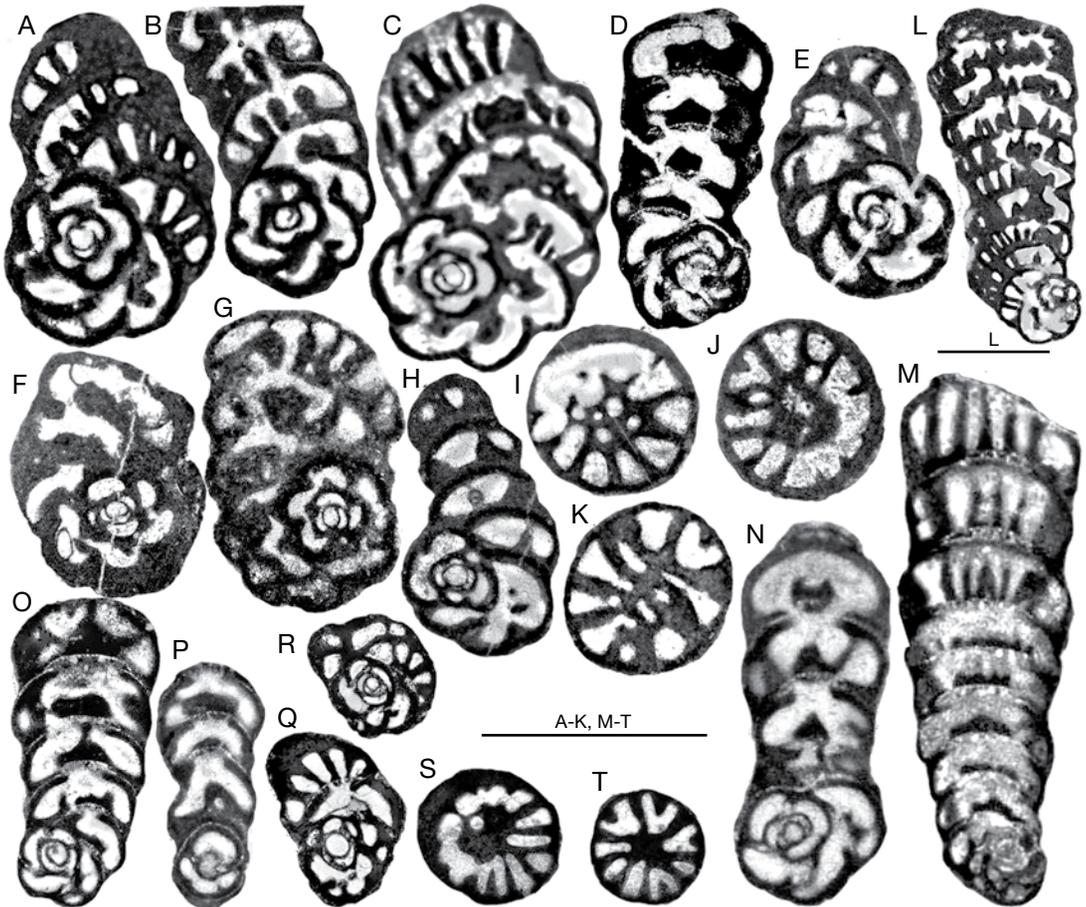


FIG. 12. — *Rhapydionina dercourtii* n. sp. (populations XGP166 et GGB211) : A-L, population XGP166 ; A-H, sections équatoriales centrées de tests A. Les premières loges sont faiblement streptospiralées, quasi miliolines en F. L'absence de sections axiales, seules significatives, ne permet pas de juger de l'abondance des cloisonnettes dans la partie spiralée. Plusieurs tests comportent des PRU aplatis. Les ouvertures primaires s'observent en D et F ; I-K, sections transverses de loges de PRU, à rares logettes secondaires et pilier (en I) ; on ne connaît pas de sections ovales ; L, section décentrée du plus grand test observé, à tendance flabelliforme, de génération indéterminée ; M-T, population GGB211 ; M-R, sections centrées de tests A montrant en N et Q, R une partie initiale streptospiralée. La section M, par la petite taille de sa partie spiralée et les nombreuses loges de sa PRU mime les *R. aff. liburnica* de la biozone CsB7. L'endosquelette central isolé par les ouvertures primaires apparaît clairement sur N, O et P. Noter la « couche claire » qui met en évidence la calotte aperturale plus convexe que le sept sur M et N ; S, T, sections transverses de loges d'un type comparable à celui des populations précédentes. Échelles : 1 mm.

deux septes successifs. La « courbe Nc/D » (Fig. 9) est presque confondue avec la limite inférieure du polygone des *R. liburnica* slovènes, ce qui souligne le petit nombre relatif des cloisonnettes.

Rapport et différences. L'aspect massif du bâti, l'importance du stade spiralé involuté, le petit nombre de cloisonnettes distinguent la nouvelle espèce des *Rhapydionina aff. liburnica* qui peuplent la biozone

CsB7, dont pourtant les proloculus sont de tailles proches. La taille du proloculus est par ailleurs plus faible que celles des *R. liburnica* slovènes comme des *F. aff. flabelliformis* de la biozone CsB6 et *a fortiori* des *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. plus récentes.

Les populations GKL77 (Fig. 11P-S) et GKL225 (Fig. 11T-W) proviennent toutes deux du Massif du Klokova, l'une de la même localité que le type,

l'autre du flanc est du même massif. Les populations, peu abondantes, sont compatibles avec le type de l'espèce. La première comprend *C. smouti*, la seconde *C. hellenica* et *M. renzi*; *F. adriatica* participe aux deux associations. La « courbe Nc/D » de GKL77 est presque confondue avec celle de GGB514, prolongeant celle de GKL414 vers les petits diamètres; celle de GKL225 est caractérisée par une pente très faible et recoupe celle de GKL414.

La population XGP166 (Fig. 12A-L). L'échantillon provient du massif du Gavrovo (localité « Pîrgi 1 » in Mavrikas 1993: 81); il s'agit d'une biomicrite wackestone fenestrée. *R. dercourti* n. sp. y est représentée par une centaine de sections dans 39 lames. *Cyclopseudodomia smouti*, *M. renzi*, *M. ovoidea* et *F. adriatica* sont associées, avec des Miliolites et *Cuneolina* sp.

Cette population ressemble beaucoup à celle du type de l'espèce par: 1) son bâti épais; 2) son petit proloculus ($0,08 \pm 0,01$ mm); 3) son enroulement juvénile non exactement planispiralé (quasiment miliolin Fig. 12F); 4) le volume important de la partie spiralée involute; 5) le petit nombre de loges déroulées; et 6) le petit nombre de cloisonnettes et de logettes secondaires. On ne connaît pas de sections axiales centrées. On ne connaît pas non plus de loges ovales en section transverse, mais l'aspect de certaines sections équatoriales indique l'existence de tests probablement aplatis (Fig. 12G). La « courbe Nc/D » (Fig. 9) se situe franchement en dehors des polygones précédemment délimités. Une grande section non centrée (Fig. 12L) évoque un test de génération B comparable à celle de la population précédente; il pourrait également s'agir d'un test A de taille exceptionnelle.

La population GGB211 (Fig. 12M-T) provient de la région de Pylos-Méthoni. Le calcaire est une biomicrite wackestone fenestrée renfermant *M. renzi*, *Cuvillierinella* sp. A et *F. adriatica*. La population est peu différente du type de l'espèce; la « courbe Nc/D » est proche de celle de GKL414, mais quelques grands tests cylindro-coniques (Fig. 12M) atteignent des tailles avoisinant 2,5 mm, inconnues par ailleurs dans la biozone CsB6.

Rhapydionina aff. *dercourti*
(Fig. 13)

La population GGB183 accompagne *C. hellenica* dans son gisement type (localité « FC » in Fleury 1980: 112, fig. 36). Le sédiment est un calcaire grainstone riche en Miliolites; 56 lames minces livrent plus de 100 sections, dont plus de 50 centrées ou subcentrées. Une autre partie du matériel a été déposé lors de la création de *C. hellenica* auprès de la Faculté des Sciences de Lyon sous les numéros FSL147854 à 870.

Tests A. Le proloculus de petite taille ($0,10 \pm 0,02$ mm) est suivi d'une spire plane de 1,5 à 2 tours et de huit loges au maximum formant une PRU cylindro-conique; une seule section ovale a été observée (Fig. 13M). Comme il est habituel, la spire est d'autant plus courte que le diamètre du proloculus est grand, mais ici de manière exacerbée en raison du large champ de variation de la taille du proloculus (comparer Fig. 13D, H). La « courbe Nc/D » est située en position intermédiaire entre *R. dercourti* n. sp. et *R. fourcadei* n. sp. (Fig. 9); elle souligne le petit diamètre des loges, qui n'atteint pas 0,7 mm. L'unique section axiale observée (Fig. 13B) ne montre que quelques cloisonnettes et aucune trace d'endosquelette central dans la partie spiralée. Celui-ci est cependant bien développé dans les loges de la PRU (Fig. 13A, C, F-H).

Tests B. Bien que trop ténue pour être lisiblement figurée, la partie centrale de la section Figure 13K est de type miliolin à l'examen direct. Il s'ensuit que, selon toutes probabilités, ce test vraisemblablement aplati représente la génération B.

Cette population s'apparente à *R. dercourti* n. sp. par la petite taille de tous ses éléments, son stade déroulé cylindro-conique, ses cloisonnettes peu nombreuses. Elle s'en distingue cependant par son bâti léger, son stade involute relativement réduit, presque parfaitement planispiralé chez les tests A et sa « courbe Nc/D » (Fig. 9).

Rhapydionina à tests A cylindro-coniques
et/ou aplatis

Pas plus que dans les cas précédents, les types de PRU ne sont précisément fixés. On décrira ci-dessous trois populations qui n'ont probablement rien en

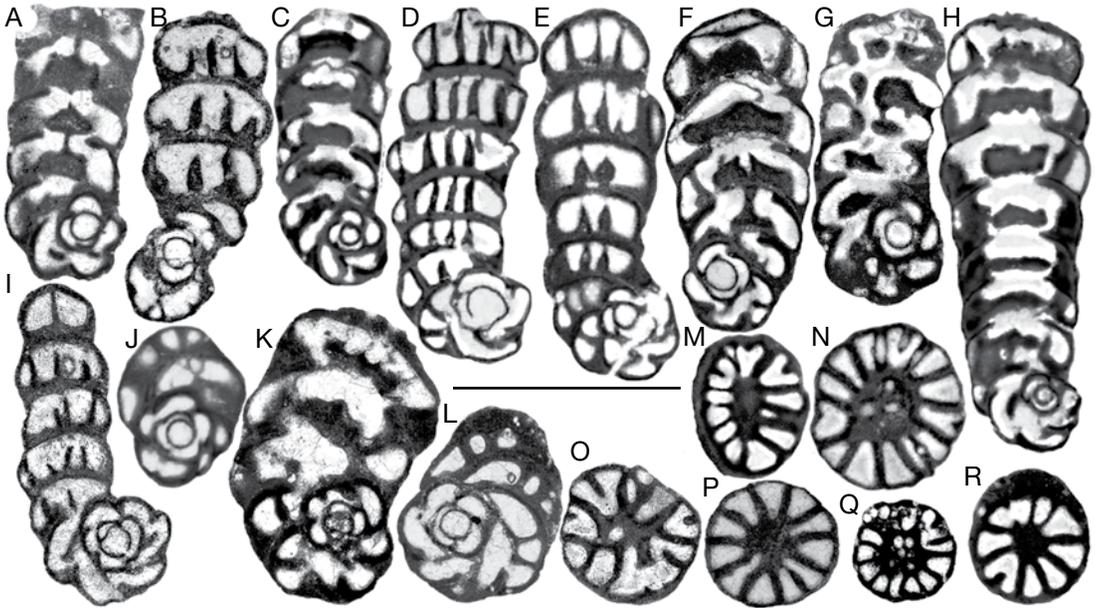


FIG. 13. — *Rhapydionina* aff. *dercourti* (population GGB183) : **A-J, L**, sections centrées de tests **A**. La partie involute est sensiblement planispiralée, d'autant plus courte que le proloculus est grand (comparer **D** et **H**). Les cloisonnettes sont rares dans les loges spiralées (**B** est la seule section axiale observée). L'endosquelette central apparaît isolé par les ouvertures primaires en **A, C** et **F-H** ; **M-R**, sections transverses de loges montrant de rares logettes secondaires ; **M** est la seule section ovale observée ; **K** : section équatoriale presque centrée d'un test à partie initiale streptospiralée et loges vraisemblablement aplaties qui pourrait représenter la génération **B**.

commun, sinon soit de présenter les deux types de configurations, soit de laisser planer un doute sur la morphologie de leur PRU. L'une d'elles est assez bien connue pour fixer un type de référence.

Rhapydionina fourcadei n. sp.
(Fig. 14)

HOLOTYPE. — Section équatoriale centrée d'un test **A** comportant un proloculus d'un diamètre de 0,08 mm, un canal flexostyle, huit loges planispiralées involutes et cinq loges formant une PRU subcylindrique ou faiblement aplatie, pour un diamètre total de 1,32 mm (Fig. 14A). La section est comprise dans une lame mince portant le numéro d'échantillon GGB184, le numéro de fabrication E4 et le numéro de collection JJF363, sous lequel on pourra la retrouver dans les collections de paléontologie du MNHN.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Plusieurs centaines de sections, dont 18 centrées, comprises dans 60 lames minces portant le numéro d'échantillon GGB184 (Coll. JJF363).

Une autre partie du matériel a été déposée auprès de l'Université de Lyon lors de la création de *M. renzi* (in Fleury, 1979a), sous les numéros 147801 à 831.

LOCALITÉ TYPE. — Région de Pylos-Méthoni, Île de Skhiza, échantillon GGB184 (localité « FB » in Fleury 1980: 112, fig. 36). Le sédiment est un calcaire biomicrite packstone à *M. renzi* dont c'est la localité type, *Cuvillierinella* sp. A, rares *F. adriatica*, *Milioles* et *Cuneolina* sp.

ÉTYMOLOGIE. — En souvenir de Éric Fourcade, trop tôt disparu, fidèle compagnon de l'exploration des Rhapydioninidae et ami de l'auteur.

DIAGNOSE. — Espèce de bâti léger, présentant le type structural de *Rhapydionina*. Tests **A** : petit proloculus ; partie involute planispiralée à streptospiralée de un à deux tours ; PRU de quatre à cinq loges de section circulaire, ovale ou rectangulaire. Cloisonnettes apparues en nombre important dès le premier tour de spire. Tests **B** flabelliformes.

Morphologie du test, arrangement des loges. Tests **A** : Le proloculus de petite taille

(0,08 ± 0,02 mm) est suivi de quelques loges formant un à deux tours de spire et d'une PRU comprenant ordinairement quatre à cinq loges. La spire involute est parfois planispiralée (Fig. 14A, H), parfois clairement streptospiralée (Fig. 14E-F, J). Les loges de la PRU apparaissent soit de section circulaire (Fig. 14N-R), ce qui semble correspondre à la plupart des tests connus par des sections proches de l'axe de la PRU (Fig. 14B-F, J-L), soit de section ovale à rectangulaire (Fig. 14M, S-X), ce qui correspond à des exemples plus rares de tests vraisemblablement aplatis (Fig. 14A, G). Tests B: On connaît plusieurs sections qui, comme celle de la Figure 14Y, présentent une partie juvénile streptospiralée constituée de très petites loges et une partie adulte flabelliforme. La section décentrée de la Figure 14Z correspond au même type de test; par ailleurs la partie flabelliforme étant d'un angle peu ouvert, certaines des sections transverses de forme rectangulaire pourraient appartenir à cette génération.

Endosquelette. Les cloisonnettes sont toujours présentes en grand nombre dès la partie involute (Fig. 14A-F, K-L) mais l'endosquelette central n'est bien développé que dans les loges de la PRU. La « courbe Nc/D » (Fig. 9), bien distincte du domaine de *R. dercourti* n. sp, est située dans le polygone des *R. aff. liburnica* de la biozone CsB7 de Grèce.

Rapports et différences. Les *R. liburnica* de Slovénie, *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. et même *F. aff. flabelliformis* de la biozone CsB6 se distinguent par la taille plus grande de leur proloculus. Les *R. aff. liburnica* de la biozone CsB7 en Grèce, dont le proloculus est de taille parfois comparable, sont bien distinctes par la très faible importance de leur stade spiralé. *Rhapydionina dercourti* n. sp. est distincte par son bâti plus lourd, son stade spiralé plus volumineux, son absence de PRU aplatie, ses cloisonnettes moins nombreuses dans la partie spiralée comme dans la PRU, à diamètre égal (Fig. 9). Il reste que *R. aff. dercourti* (GGB183), bien que non aplatie, sera difficile à distinguer en l'absence d'un effectif nombreux.

Rhapydionina sp. 1
(Fig. 15A-J)

L'échantillon XGP303 provient de la coupe décrite du massif du Gavrovo, sous le nom de « Pirgi 1 » par Mavrikas 1993 (82-83). Les sections sont rares (une cinquantaine en 18 lames) dans un biomicroite wackestone renfermant *M. ovoidea*, de rares Miliolites et des débris de mollusques. La plupart des sections témoignent d'une morphologie cylindro-conique mais quelques sections transverses de loges ovales ont été observées (Fig. 15I) et plusieurs sections de petits tests planispiralés indiquent un aplatissement dans le plan équatorial (Fig. 15C, D). La taille du proloculus (0,10 ± 0,03 mm) est ordinaire pour une population de la biozone CsB6, mais la « courbe Nc/D », du type de celle des espèces de la biozone CsB7, est exceptionnelle, comme l'est la section de la Figure 15H, très éloignée de cette courbe (Fig. 9: 43 cloisonnettes pour un diamètre de 1,08 mm). En outre, un grand test de 2 mm en section équatoriale (Fig. 15J) montre un proloculus de même taille que celui des autres tests, suivi d'une spire plane de plus de deux tours et un grand stade flabelliforme. Une telle particularité ne correspond à rien de connu et pourrait aussi bien signaler une deuxième génération A qu'une autre espèce explorant la morphologie flabelliforme. Une telle ambiguïté mérite d'être signalée mais l'indigence de notre matériel ne permet que de poser la question et oblige à la nomenclature ouverte. En tout état de cause la petite taille du proloculus A indique que ce matériel ne peut pas être attribué au rameau de *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp. sans les plus grandes réserves.

Rhapydionina sp. 2
(Fig. 15K-P)

L'échantillon GGB23 provient du pied nord occidental de la forteresse de Pylos. Il est stratigraphiquement situé à environ 15 m au dessus du gisement type de *C. smouti* et 2 m au dessus d'un échantillon à *M. renzi* et *Cuvillierinella* sp. A; il correspondrait à la biozone CsB6,

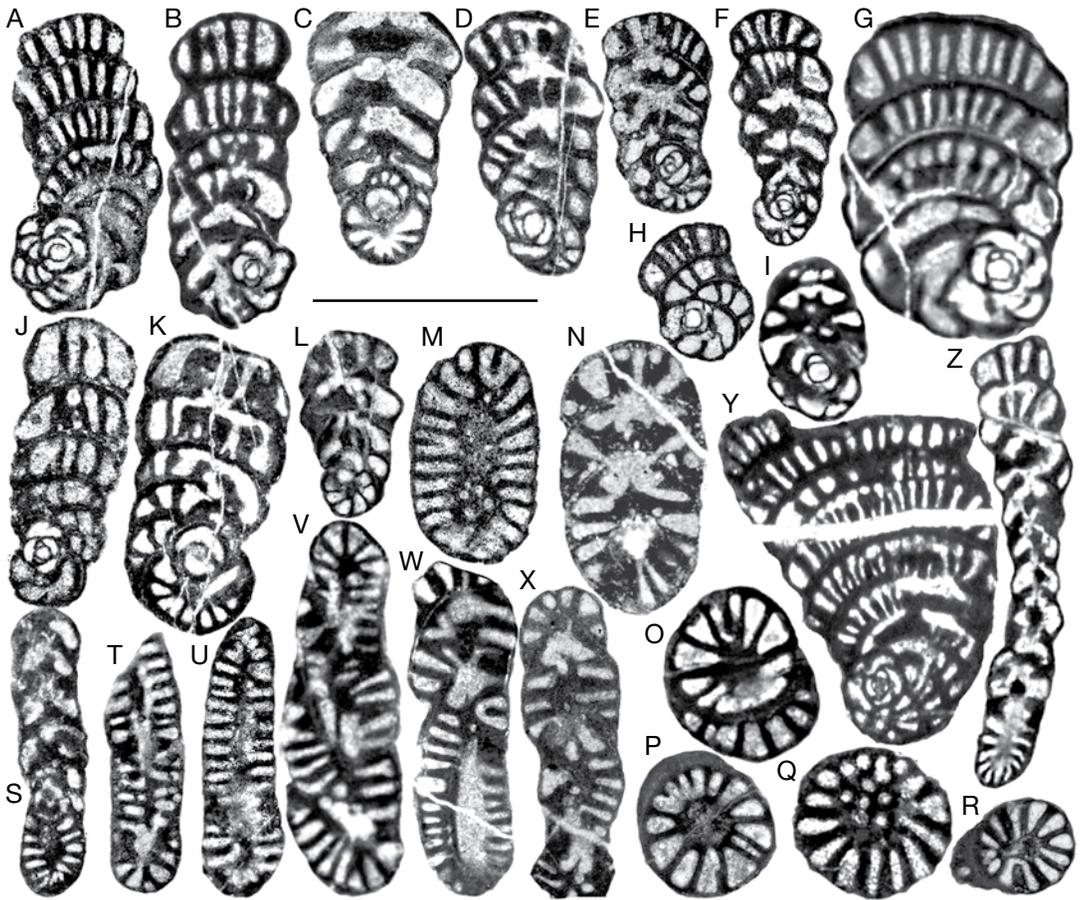


FIG. 14. — *Rhapydionina fourcadei* n. sp. (population GGB184) : A-L, sections centrées ou subcentrées de tests A. La partie initiale apparaît streptospiralée dans la plupart des sections (en particulier E, F et J) mais pas dans A (holotype de l'espèce). Les ouvertures primaires sont rarement visibles, sauf en C (dernière loge). La PRU de G est probablement constituée de loges ovales ou rectangulaires. Noter les cloisonnettes nombreuses dans la partie spiralée (A, C-F et K) ; M, section transverses d'une loge ovale ; N-R, sections transverses de loges circulaires ; S-X, sections transverse de loges appartenant à des PRU aplaties de tests A (ou B pour les plus typiquement rectangulaires) ; Y, Z, sections de tests B. La partie initiale constituée de très petites loges streptospiralées et la PRU flabelliforme assignent Y à la génération B ; Z, décentrée, est compatible. Échelle : 1 mm.

ou l'extrême base de la biozone CsB7. Les sections sont rares (environ 50 sections pour 23 lames) dans une micrite wackestone à rares *Cuneolina* et *Miliolae*. Trois types de tests s'y trouvent. Les plus petits comportent un grand proloculus (0,16 et 0,20 mm), une courte partie spiralée et quatre à cinq loges vraisemblablement aplaties (Fig. 15L) ; ils ressemblent aux *Rhapydionina* sp. accompagnant *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. (Fig. 16O-R). Les tests de taille moyenne ont des proloculus de petite taille (0,06 à 0,08 mm), une spire involute

d'environ deux tours et une grande PRU cylindroconique (probablement aplatie, comme le test de la Fig. 15K) comportant jusqu'à septloges ; les sections de loges isolées sont subcirculaires à ovales (Fig. 15N-O). Les plus grands tests (Fig. 15P) comportent, après une très petite partie juvénile indistincte, une crosse spiralée initiale plane de plus d'un tour suivie d'un grand stade flabelliforme comprenant jusqu'à 16 loges pour un diamètre de 3,5 mm. On peut admettre que les tests de taille moyenne et grande puissent appartenir à une

même espèce, cependant trop incomplètement connue pour donner lieu à une caractérisation formelle. Comme la précédente, cette population est intéressante en ce qu'elle montre que la tentation de développer une PRU flabelliforme est largement répandue dans la sous-famille, et n'est pas propre à la lignée *Fanrhapydionina* n. gen. dont la description suit.

Genre *Fanrhapydionina* n. gen.

ESPÈCE TYPE. — *Fanrhapydionina flabelliformis* n. sp.

ÉTYMOLOGIE. — Le préfixe *fan*, éventail en langue anglaise, évoque la morphologie flabellée de la PRU propre aux tests A d'un rameau évolutif distinct de celui de *Rhapydionina*.

DIAGNOSE. — Genre présentant les attributs de la famille Rhapydioninidae, au sens de Fleury & Fourcade (1990) et en particulier ceux du genre *Rhapydionina*: réduction extrême de la partie initiale spiralée au profit d'une grande PRU, logettes primaires de grande dimension perpendiculaire à la paroi et surtout ouvertures primaires obliques sur l'axe des loges, isolant apparemment l'endosquelette central dans les sections. Se distingue par un proloculus A de grande taille et le développement d'une PRU flabelliforme dans la génération A; en outre, et à titre d'hypothèse, la génération B comporterait une partie juvénile en forme de crosse spiralée dans la génération B, sans équivalent connu chez *Rhapydionina* gr. *liburnica* de même âge.

REMARQUE

Plusieurs échantillons de la biozone CsB7 provenant du Massif du Gavrovo recèlent de riches populations caractérisées par leur endosquelette de type *Rhapydionina*; il y coexiste divers types de tests, parmi lesquels se distinguent des tests A à très grand proloculus et PRU flabelliforme qui sont distingués sous le nom de *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. Il existe en outre, en Italie dès la zone CsB6, une espèce de caractéristiques proches mais incomplètement connue qui est nommée *F. aff. flabelliformis*. Ces espèces ne peuvent être confondues avec celles qui ont été examinées précédemment et sont trop remarquables pour ne pas constituer un rameau indépendant, individualisé sous le nom de *Fanrhapydionina* n. gen.

On commentera le nouveau genre après la description des deux espèces qui lui sont rapportées.

Fanrhapydionina flabelliformis n. sp. (Fig. 16A-N?)

HOLOTYPE. — Section équatoriale d'un test A comportant un proloculus d'un diamètre de 0,32 mm, suivi d'un canal flexostyle de grande taille et 10 loges planispiralées dont 6 constituent une PRU flabelliforme (Fig. 16A), pour un diamètre total de 1,92 mm. La section est observable dans une lame mince comportant le numéro d'échantillon XGP300, le numéro de fabrication 7932 et le numéro de collection JJJF147; c'est sous ce dernier numéro qu'on pourra la retrouver dans les collections de paléontologie du MNHN.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Plusieurs dizaines de sections, dont 30 centrées, comprises dans 9 lames minces portant le numéro d'échantillon XGP300 (Coll. JJJF147). Deux autres populations de la biozone CsB7 et de la même région (XGP235 et 414) sont rapportées à l'espèce. Elles portent les numéros de collection JJJF103 et 1267.

LOCALITÉ TYPE. — Massif du Gavrovo, Grèce continentale moyenne. Affleurement « Ithamos » décrit par Mavrikas (1993, p. 86; localité « M2 » in Deloffre *et al.* 1991). Biozone CsB7.

BIOZONE. — CsB7 (Grèce).

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *flabellum*, éventail, décrivant la morphologie des tests de génération A certaine et de génération B supposée de la nouvelle espèce.

DIAGNOSE. — Espèce comportant un endosquelette du type *Rhapydionina*. Tests A seuls formellement identifiés: proloculus de grande taille et canal flexostyle de grand volume; partie spiralée involute d'environ 1 tour; PRU flabelliforme d'épaisseur proche du diamètre du proloculus. Cloisonnettes nombreuses dans les loges de la partie spiralée. Tests B éventuels comportant une crosse initiale planispiralée d'au moins deux tours, inconnue chez le type du genre *Rhapydionina*, et grande PRU flabellée. Espèce type du genre *Fanrhapydionina* n. gen.

POPULATION TYPE

La population XGP300 est comprise dans un calcaire packstone où de rares *N. bignoti*, quelques Miliolites et des débris de rudistes voisinent avec plusieurs centaines de sections comportant le type structural de *Rhapydionina*. Quatre types de tests s'y distinguent:

– Des tests de petite taille relative, cylindro-coniques (Fig. 16S, T), pourraient être rapprochés des *R. aff. liburnica* précédemment décrites, ce que ne démentent ni les rares proloculus observables

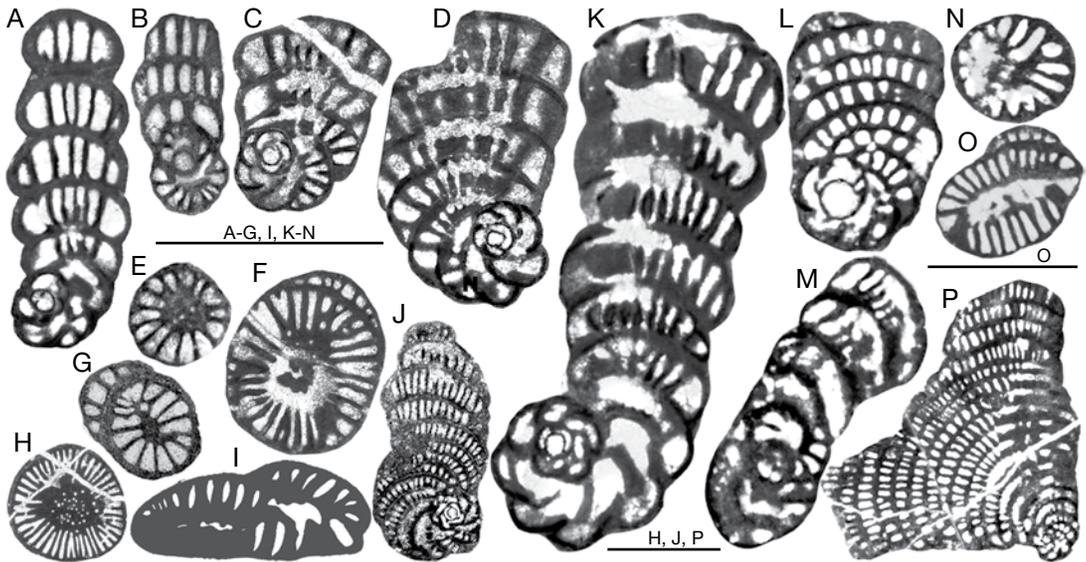


FIG. 15. — *Rhapydionina* sp. 1 et *Rhapydionina* sp. 2 : **A-J**, population XGP303 (*Rhapydionina* sp. 1) ; **A-D**, sections centrées de petits tests cylindro-coniques (**A, B**) et faiblement flabelliformes (**C, D**). Noter les cloisonnettes nombreuses dans la partie involute planispiralée ; **E-I**, sections transverses de loges appartenant à des PRU de tests cylindro-coniques et flabelliformes ; **J**, section d'un grand test flabelliforme présentant une spire initiale plane autour d'un proloculus de même taille que **A-D** ; **K-P**, population GGB23 (*Rhapydionina* sp. 2) ; **K, L**, sections équatoriales centrées de deux tests très différents par la taille du proloculus, l'importance du stade planispiralé et la forme probable de leurs PRU, cylindro-conique à faiblement aplati pour **K**, vraisemblablement flabelliforme pour **L** ; **M**, section décentrée d'un test susceptible de correspondre à **K** ; **N, O**, sections transverses de loges correspondant éventuellement à **K** ; **P**, grande section équatoriale décentrée d'un test de génération indéterminée (partie initiale indistincte). Échelles : 1 mm.

en connexion avec ces sections (*c.* 0,12 mm) ni la « courbe Nc/D » compatible (Fig. 6).

– Des tests de petite taille (*Rhapydionina* sp., Fig. 16O-R), à bâti plus fin et proloculus petits à moyens (0,10 à 0,16 mm), apparemment comprimés dans le plan sagittal ou flabelliformes, pourraient constituer une espèce particulière ; ils évoquent des populations de la biozone CsB6 telles que *Rhapydionina* sp. 1 et sp. 2 précédemment décrites (Fig. 15C, D, L).

– Des tests de grande taille, flabelliformes et d'épaisseur constante (Fig. 16N), évoquant les tests B des *R. liburnica* de Slovénie ; la partie initiale spiralée du seul test connu en section équatoriale presque centrée l'en distingue cependant sans ambiguïté (comparer les Figures 4P et 16M). On admettra, sans certitude, qu'il puisse s'agir de la génération B de *F. flabelliformis* n. gen., n. sp.

– Des tests A à très grand proloculus et PRU flabelliforme, seuls formellement attribués à la nouvelle espèce, qui sont décrits ci-dessous.

DESCRIPTION

Tests A

Le proloculus est circulaire à ovale en section, parfois si bosselé qu'il défie la mesure, de grande taille ($0,34 \pm 0,05$ mm). Il est suivi d'un canal flexostyle volumineux, non divisé, occupant plus du quart de sa circonférence, apparaissant dans certaines sections comme une deutéroconque. La partie spiralée comprend environ quatre loges entourant complètement le proloculus, divisées dès le premier demi-tour par des cloisonnettes en nombre bien supérieur à ce que montrent les *R. liburnica* de Slovénie : on en compte 15 chez la nouvelle espèce pour la demi-circonférence des premières loges. La PRU est constituée le plus souvent d'un petit nombre de loges (environ cinq) dont la première participe à la partie involute ; les suivantes, embrassantes, forment un éventail plat dont l'épaisseur est proche du diamètre du proloculus. Le diamètre des tests est ordinairement inférieur à 2 mm, mais certains d'entre eux, à proloculus de taille ordinaire, développent jusqu'à 12 loges pour

une dimension approchant 4 mm (Fig. 16I). Il n'a pas été observé de test avéré de l'espèce dont l'angle d'ouverture dépasse 60°.

Tests B

Une section presque centrée, équatoriale (Fig. 16M), est susceptible de représenter la génération B de l'espèce. La partie flabelliforme et la taille (2,5 mm de plus grande dimension) en sont comparables aux grands tests A. La crosse planispiralée initiale, d'un diamètre proche de 0,5 mm pour plus de 10 loges, entoure une région peu claire, vraisemblablement constituée de petites loges streptospiralées. Cette crosse est habituelle dans les tests B d'autres genres de la famille, mais diffère fortement de la pointe rectiligne propre à *R. liburnica* de Slovénie. En outre, des sections de grands tests flabelliformes (Fig. 16N), dont certaines d'un diamètre atteignant 13 mm, seraient attribuables à cette génération mais pourraient appartenir à de grands tests A.

L'échantillon XGP235 (Fig. 17A-K) renferme une population comparable à celle des tests A précédents, en compagnie de *N. bignoti* et *Cymopolia tibetica* Morelet, 1916, dans un calcaire wackestone-packstone à débris de rudistes et gastéropodes. Les sections attribuables à *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. (Fig. 17A-C) sont peu nombreuses, mais quasi identiques aux précédentes et dotées de proloculus dont le diamètre approche celui du type de l'espèce (0,30 ± 0,05 mm). Des loges de section ovale à oblongue (Fig. 17D, E) sont éventuellement attribuables à la nouvelle espèce mais pourraient également appartenir à une variété de *R. aff. liburnica* cylindro-conique (Fig. 17F-I) qui participent au peuplement (« courbe Nc/D » sur Fig. 6). En outre, quelques rares sections correspondent à des tests à bâti léger, à tendance flabelliforme (Fig. 17J, K), sont proches des « *Rhapydionina* sp. » de la population XGP300 (Fig. 16O-R).

L'échantillon XGP414 (Fig. 17L-S) correspond à d'une biomicrite packstone sans Miliolites, à rares débris de rudistes et *N. bignoti*, provenant de l'affleurement « Pirgi 2 » décrit par Mavrikas (1993, p. 84; localité « M1 » in Deloffre *et al.* 1991). Les tests de la nouvelle espèce sont peu nombreux mais encore typiques par leur proloculus (0,31 ± 0,03 mm), et leur courte PRU

(Fig. 17L, N); il existe en outre quelques sections (Fig. 17O) qui évoquent les plus grands tests A du type de l'espèce (Fig. 16I, J) mais à proloculus plus petit. Par ailleurs, des sections de tests cylindro-coniques attribuables à *R. aff. liburnica* (« courbe Nc/D » sur Fig. 6), dont certaines loges atteignant un diamètre supérieur à 1 mm présentent une profusion de logettes secondaires (Fig. 17Q, R). Des sections décentrées de grandes PRU plates (Fig. 17S), rappelant la section de la Fig. 16N, demeurent d'identification douteuse.

Fanrhapydionina aff. *flabelliformis* (Fig. 18)

BIOZONE. — CsB6 (Italie).

DESCRIPTION

La population I250 provient d'Italie, de la région située entre Bari et Taranto, au sud-ouest de Gioia del Colle, aux abords d'un puits proche du bord de la route conduisant de Laterza à Santamero, à mi distance des lieux dits Mass. Di Santo et Sabbettoli. Il s'agit de calcaires packstone-grainstone renfermant, *M. renzi*, *Cuvillierinella* sp. A, des Miliolites et *Cuneolina* sp. Les sections sont rares (moins de 100 pour 40 lames minces). Le proloculus, d'un diamètre de 0,26 ± 0,05 mm est suivi de loges parfois volumineuses participant à une spire involute de 1 à 1,5 tour. La PRU flabelliforme présente une épaisseur presque égale au diamètre axial de la partie spiralisée, c'est-à-dire plus forte que le diamètre du proloculus. Les loges de la PRU sont ovales ou subrectangulaires en section transverse (Fig. 18H-K), à l'exception d'une seule, subcirculaire (Fig. 18L). L'endosquelette est de type *Rhapydionina*. Les cloisonnettes des loges du premier tour sont moins nombreuses que chez *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. La plus grande section observée mesure plus de 4 mm pour une PRU de 18 loges. Rien n'indique la présence de tests B.

COMMENTAIRES SUR LE NOUVEAU GENRE

Les espèces du nouveau genre, caractérisées par leurs tests A à grand proloculus et de morphologie

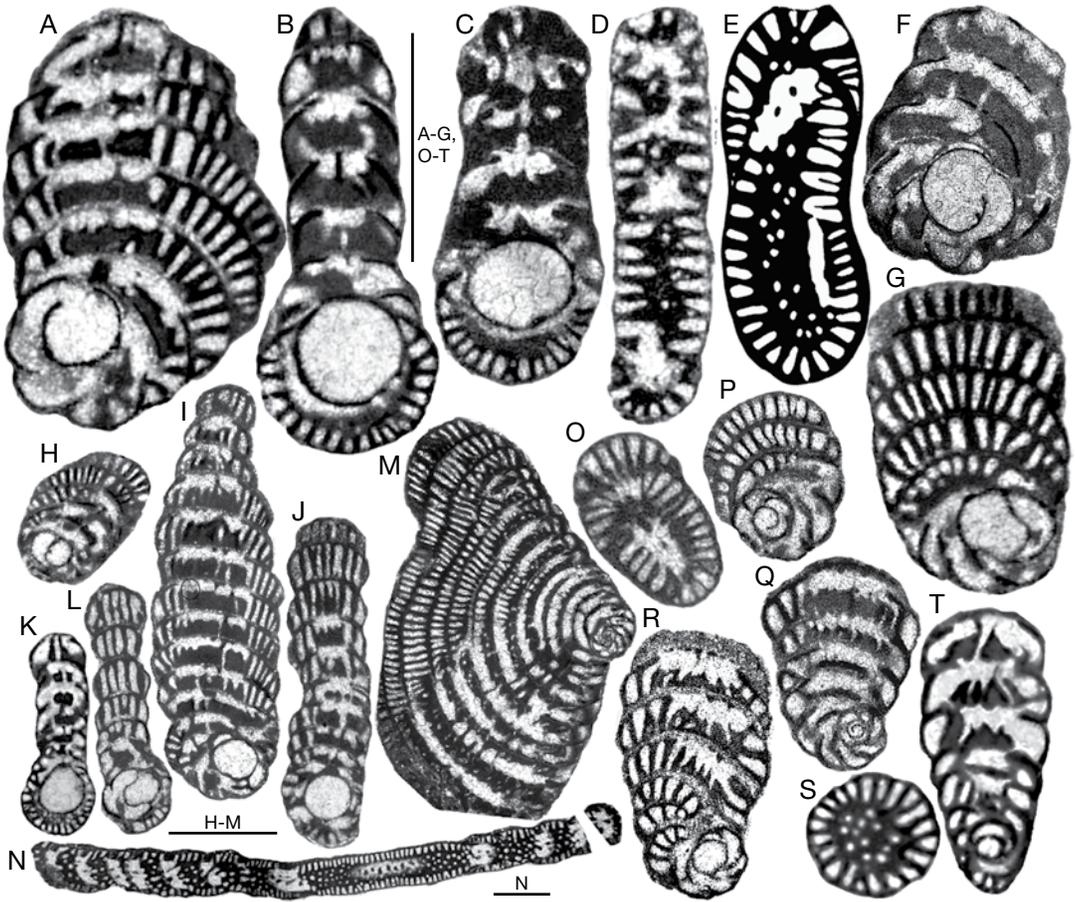


FIG. 16. — *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp. et *Rhapydionina* Stache, 1913 associées de la biozone CsB7 (XGP300) : **A-L**, *F. flabelliformis* n. gen., n. sp., tests **A** ; **A**, **F-H**, **I-J**, sections centrées, équatoriales ou presque ; **A**, (holotype), présente un proloculus d'un diamètre de 0,32 mm suivi d'un canal flexostyle de fort volume ; l'endosquelette est de type *Rhapydionina*, avec des cloisonnettes mal alignées, un endosquelette central massif à rares logettes secondaires et des ouvertures primaires discernables dans les deux dernières loges ; **F-H** montrent également le volumineux canal flexostyle ; **I**, **J**, sont des exemples de tests à nombreuses loges ; **B**, **C**, **K**, **L**, sections axiales ou presque, montrant les nombreuses cloisonnettes du stade involute. Noter les ouvertures primaires dans l'avant-dernière loge de **B**, dont la « couche claire » de la paroi (comme en **A-C** et **F**), souligne la convexité de la calotte aperturale ; **D-E**, Sections transverses de la PRU montrant l'endosquelette du type *Rhapydionina* ; **M-N**, *F. flabelliformis* n. gen., n. sp., deux sections de tests éventuellement susceptibles de représenter la génération B de *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. ; **M**, présente une crosse juvénile incompatible avec les tests B connus de *R. liburnica* (Stache, 1889) ; la partie initiale est indistincte mais trop petite pour être organisée autour d'un grand proloculus ; **N**, d'un type ordinaire chez *R. liburnica* pourrait appartenir aussi bien à un grand test A qu'à un test B de l'une ou l'autre des espèces associées ; **O-R**, *Rhapydionina* sp. Tests à bâti léger, proloculus petit et PRU aplatie présentant l'endosquelette typique du genre ; **S**, **T**, *Rhapydionina* aff. *liburnica*. Sections comparables à celles des Figures 7 et 8. « Courbe Nc/D » sur la Figure 6. Échelle : 1 mm.

flabelliforme ne peuvent être confondues avec aucune autre du genre *Rhapydionina*. C'est avec certaines espèces du genre *Cyclospuedomia*, également dotées de grands proloculus et de

grandes PRU flabelliformes, que la confusion est possible. En particulier, les sections équatoriales et axiales centrées de *C. smouti*, *C. hellenica* et *C. klokovaensis* (voir par exemple Fleury &

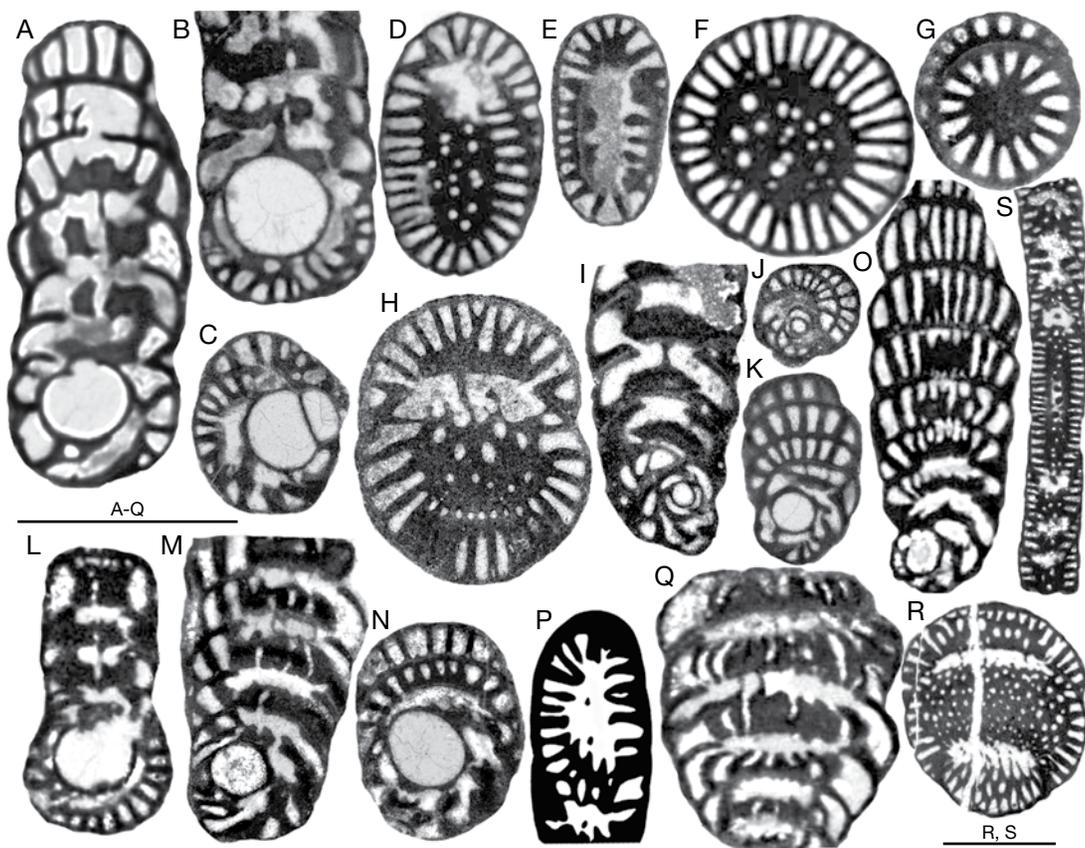


FIG. 17. — *Fanrhapydionina flabelliformis* n. gen., n. sp. et *Rhapydionina* Stache, 1913 associées de la biozone CsB7 : **A-K**, population XGP235 ; **A-E**, *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. ; **A-C**, sections centrées comportant l'endosquelette du type *Rhapydionina* et la taille du proloculus des tests **A** de *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. (large canal flexostyle en **C**) ; **D, E**, sections transverses de loges ovales ; **F-I**, *Rhapydionina* aff. *liburnica*. Sections circulaires de loges appartenant à des tests comparables à celui de la section équatoriale centrée **I**, typique de la forme grecque, bien que la partie spiralée soit formée de 2 tours. **H** est commentée sur la Figure 1G ; « courbe Nc/D » sur la Figure 6 ; **J, K**, *Rhapydionina* sp., sections équatoriales centrées de petits tests à bâti léger et à tendance flabelliforme ; **L-S**, population XGP414 ; **L-P**, *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. Ensemble de sections présentant les principales caractéristiques des tests **A** de la nouvelle espèce ; **Q, R, R**, aff. *liburnica*, sections de loges de grand diamètre comportant une profusion de logettes secondaires. « Courbe Nc/D » sur Figure 6 ; **S**, section transverse de PRU flabelliforme de « type Slovène » d'une espèce non identifiée. Échelles : 1 mm.

Fourcade 1990: figs 6A, 8-10) sont particulièrement peu discernables si l'on néglige d'observer l'endosquelette. Un simple critère de distinction réside dans l'importance de la zone marginale des loges, c'est-à-dire dans la forme des logettes primaires en section perpendiculaire à leur axe : elles sont subcirculaires à faiblement ovales chez tous les Rhapydionininae (Fig. 19) autres que *Rhapydionina* et *Fanrhapydionina* n. gen., chez qui elles

présentent un fort allongement perpendiculaire à la paroi, comme il a été illustré précédemment. Cette distinction est particulièrement significative à âge égal : *F. aff. flabelliformis* et les espèces représentées sur la Figure 19 appartiennent toutes à la biozone CsB6 et ne sauraient être confondues.

Le nouveau genre tire sa légitimité du fait que les deux espèces qui lui sont attribuées couvrent le même espace de temps que les différentes espèces

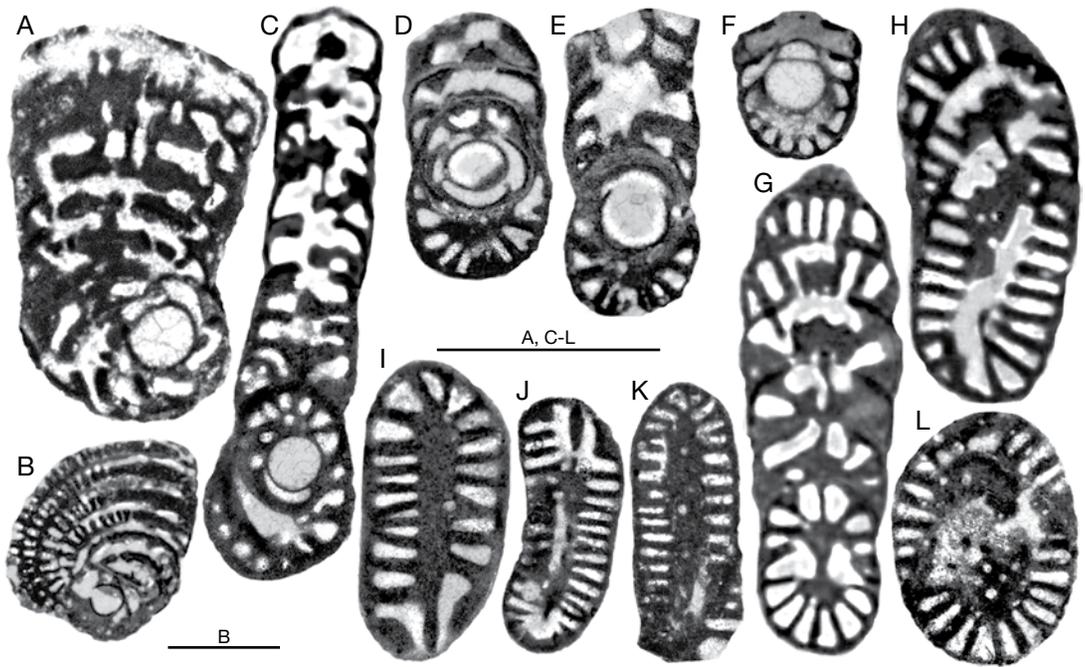


FIG. 18. — *Fanrhapydionina* aff. *flabelliformis* d'Italie, biozone CsB6 (l250): **A, B**, sections équatoriales centrées de test **A**; **C-F**, sections axiales centrées montrant le proloculus plus petit et les cloisonnettes des loges du premier tour moins nombreuses que chez *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. de la biozone CsB7; **G**, section décentrée montrant particulièrement les cloisonnettes peu nombreuses dans la partie spiralée; **H-K**, sections transverses de loges de type ovale à rectangulaire montrant des variations de proportions; les cloisonnettes, en petit nombre, présentent leur grande dimension perpendiculaire à la paroi (comparer avec Figure 19); **L**, section transverse oblique presque circulaire de loge d'une PRU. Échelles : 1 mm.

du genre *Rhapydionina* (zones CsB6 et CsB7). Il représente donc une voie évolutive parallèle à celle de *Rhapydionina*, la commune origine des deux genres étant assurée par leur commune organisation endosquelettique.

Le développement d'une PRU flabelliforme chez le nouvel organisme ne peut pas être attribué à des influences écologiques puisque d'autres espèces du même groupe partagent son habitat en conservant la morphologie cylindro-conique. Ce critère ne peut cependant suffire à lui seul à justifier la distinction d'un nouveau genre puisqu'il pourrait correspondre à une ultime variation de *R. aff. liburnica* à la fin de la période CsB7. La perspective temporelle fournie par l'existence du type flabelliforme achevé dont témoigne *F. aff. flabelliformis* au sein de la biozone CsB6 est, dans ces conditions, tout à fait significative. Le nouveau genre témoigne donc

de l'existence d'un rameau original du groupe de *Rhapydionina*, caractérisé par sa PRU flabelliforme, mais aussi par l'acquisition précoce d'un grand proloculus, sans équivalent dans la biozone CsB6 chez les espèces de même type structural.

Par ailleurs, l'interprétation qui est proposée de la morphologie des tests B de la population type, serait de nature à accentuer l'individualité du rameau *Fanrhapydionina*, si l'on compare la crosse initiale de la Fig. 16M à la pointe effilée des tests B de *R. liburnica* de Slovénie (Figs 11-K; 4P; 21). Il s'agit sans doute d'une interprétation incertaine, mais l'existence même de cette crosse indique que, quelque soit l'espèce à laquelle on l'attribue, de grandes divergences se sont produites au sein du groupe « *Rhapydionina-Fanrhapydionina* » pourtant resté très homogène du point de vue de son organisation endosquelettique.

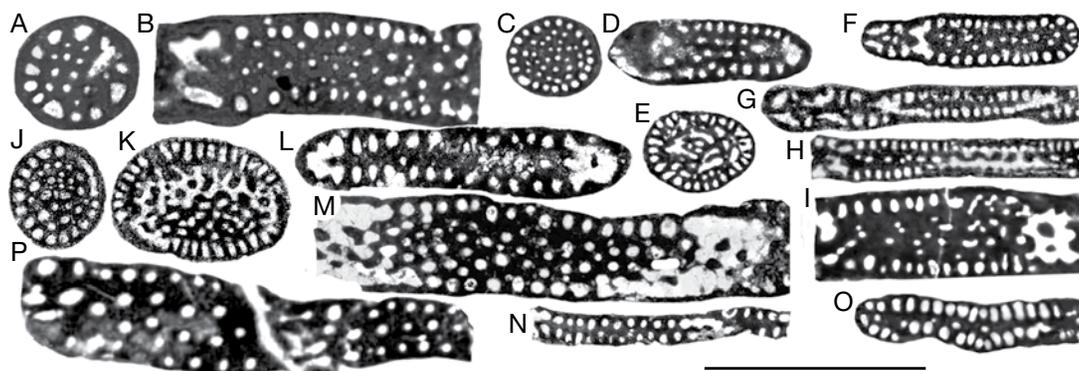


FIG. 19. — Éléments de comparaison de la taille et la forme des logettes primaires de quelques espèces de la sous-famille *Rhapydionininae* ; on notera la forme toujours subcirculaire des logettes primaires, qui ne peut être confondue avec celle des espèces des genres *Rhapydionina* Stache, 1913 et *Fanrhapydionina* n. gen ; **A, B**, *Cuvillierinella salentina* Papetti & Tedeschi, 1965 et *C. aff. salentina* (respectivement tests A et B) ; **C, D**, *Murciella cuvillieri* Fourcade, 1966 (tests A) ; **E**, *Murciella renzi* Fleury, 1979 (tests A) ; **F-I**, *Cyclopseudedomia smouti* Fleury, 1974 (tests A et B) ; **J, K**, *Cyclopseudedomia klokovaensis* (Fleury, 1979) (tests A) ; **L-O**, *Cyclopseudedomia hellenica* Fleury, 1979 (tests A et B) ; **P**, *Pseudochubbina philippsoni* (Fleury, 1977) (tests A) ; **A, F, I-K, M, O**, JJF, sections non publiées ; **B, G-H**, Fleury (1974: pl. 50, fig. 11, pl. 51, fig. 12, pl. 52, fig. 4) ; **C**, Fourcade (1966: pl. 2, fig. 3) ; **D**, EF436 (matériel E. Fourcade, section non publiée) ; **E**, Fleury (1979a: pl. 1, fig. 9) ; **L, N**, Fleury (1979b: pl. 1, fig. 18 et 23) ; **P**, Fleury (1977: pl. 2, fig. 6). Échelle : 1 mm.

CONCLUSION

La variété et la richesse des populations de type *Rhapydionina* avaient longtemps paru constituer un ensemble indéchiffrable. Les analyses précédentes, dont le détail apparaît sur le Tableau 1, permettent cependant de discerner un certain ordre, étant entendu que de nombreuses questions demeurent sans réponses.

Globalement, certains traits d'ensemble peuvent être reconnus. Ils ne sont pas vraiment nouveaux ni originaux pour la super-famille, mais confirment ou étayent d'autres données, parfois teintées de précarité. De la biozone CsB6 à la suivante et pour les deux genres, on assiste à diverses modifications d'ensemble, telles que : 1) l'accroissement de la taille du proloculus ; 2) l'accroissement moyen de la taille des tests et en particulier du diamètre des plus grandes loges ; 3) l'accroissement de l'importance de la partie déroulée au détriment de la partie spiralee involute ; 4) l'accroissement du nombre de cloisonnettes dans les loges ; 5) l'accroissement des différences morphologiques entre les générations ; et 6) l'accroissement de la différence entre les groupes principaux.

On notera encore que pour significative qu'elle puisse apparaître dans l'ensemble, la distinction

des deux morphologies de PRU n'est pas absolue : presque chaque population, quel que soit son type dominant de PRU, admet quelques représentants de l'autre type ; on en déduira au moins la certitude que le milieu n'est pas nécessairement responsable du type de déroulement.

Finalement, trois niveaux évolutifs peuvent être distingués (Figs 20 ; 21) :

– L'origine du groupe ne peut être recherchée nulle part ailleurs que près de *R. bulbiformis* n. sp. et en particulier nullement chez *Cuvillierinella* comme Fleury & Fourcade (1990: fig. 6A, B) l'avaient supposé. Cette espèce possède toutes les caractéristiques de *Rhapydionina*, mais à échelle réduite et peut donc passer pour un témoin des premières réalisations du genre. Le caractère streptospiralé de l'enroulement initial des deux générations renvoie à un Miliolidé qui, comme pour tous les membres de la super-famille, reste à identifier.

– La période CsB6 correspond à la diversification du groupe. *Rhapydionina dercourti* n. sp. et *R. aff. dercourti* dominant alors par le nombre des populations ; leur morphologie cylindro-conique prépondérante en fait les prédécesseurs des diverses *Rhapydionina* de la période suivante. *Rhapydionina*

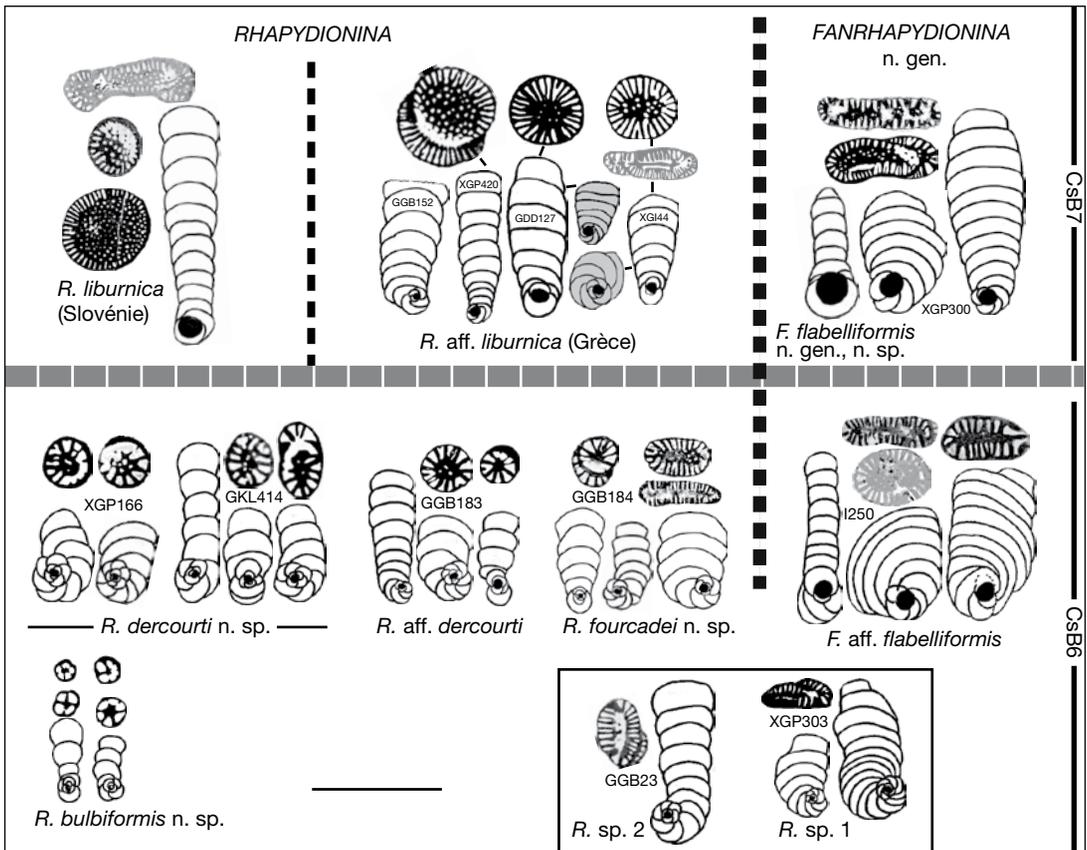


FIG. 20. — Vue d'ensemble sur les principales variantes de *Rhapydionina* gr. *liburnica*, et ses alliés (tests A). La seule indication d'ordre chronologique est donnée par la limite CsB6-CsB7 : à l'intérieur de chacune des biozones, l'étagement des différentes variétés et espèces n'est pas connu. La disposition des groupes dans la biozone CsB6 en 2 rangées superposées n'est liée qu'aux contraintes de la surface disponible : si *R. bulbiformis* n. sp. est supposée proche de l'origine des diverses espèces et donc d'apparition précoce, *Rhapydionina* sp.1 et sp.2 ne sont *a priori* nullement antérieures aux autres, ce que souligne leur place dans un cadre particulier. On notera encore que *R. liburnica* (Stache, 1889) de Slovénie n'est située dans la biozone CsB7 qu'en raison d'une simple vraisemblance. Les sections en grisé indiquent une faible représentativité relative du type de morphologie correspondante. Les divisions verticales illustrent les disjonctions intervenues au sein du groupe : certaine entre *Rhapydionina* Stache, 1913 et *Fanrhapydionina* n. gen., vraisemblable entre *R. liburnica* et *R. aff. liburnica*. Échelle : 2 mm.

fourcadei n. sp., plus rare, représenterait une tentative d'adoption de la morphologie flabelliforme sans que la différenciation soit manifeste au niveau de la taille du proloculus. *Rhapydionina* sp. 1 et sp. 2, seraient à rapprocher de *R. fourcadei* n. sp., comme témoins d'autres tentatives de remplacement du modèle cylindro-conique par le modèle flabelliforme. *Fanrhapydionina* aff. *flabelliformis* est franchement engagée dans une voie différente, avec le plus grand proloculus connu au cours de cette période et l'adhésion entière à l'option flabelliforme.

— La période CsB7 est à la fois celle de l'homogénéité et de la diversité. En Grèce, les nombreuses populations de *R. aff. liburnica*, en grande partie fidèles au modèle cylindro-conique et plus déroulées que les prédécesseurs de la biozone CsB6, forment un ensemble très homogène et gardent un proloculus de petite taille. Mais en Slovénie, une même morphologie dominante s'accompagne d'un proloculus de plus grande taille. Et en Grèce même, et dès la période CsB6 en Italie, le genre *Fanrhapydionina* n. gen. marque son extrême différence.

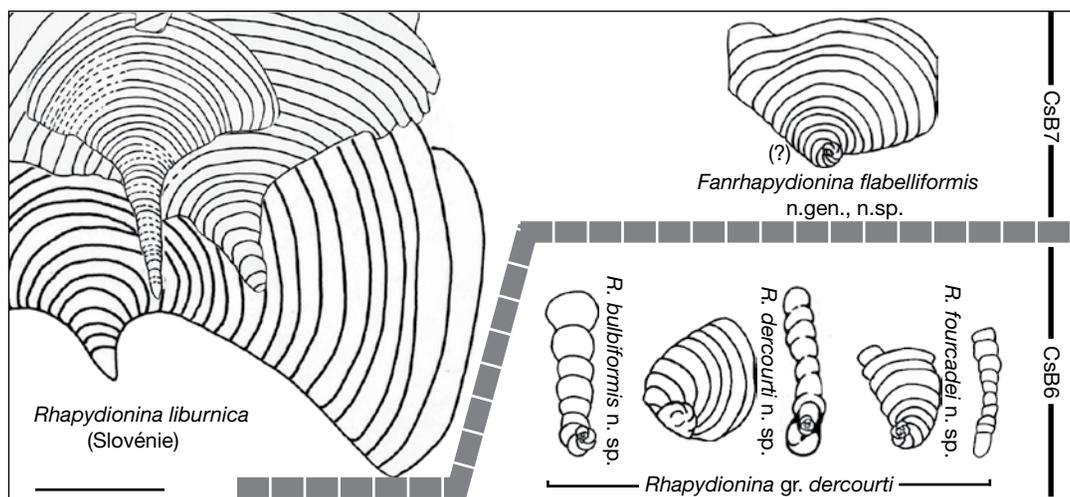


FIG. 21. — Vue d'ensemble sur les principales variantes de *Rhapydionina* gr. *liburnica* et ses alliés (tests B). La figure reprend les principes de la Figure 20 mais souffre en particulier de la méconnaissance des tests B des *R* aff. *liburnica* de Grèce et de l'incertitude relative à *F. flabelliformis* n. gen., n. sp. La taille des tests et la morphologie du stade juvénile des tests B des *Rhapydionina* Stache, 1913 slovènes sont aussi remarquables que la taille du proloculus de leurs tests A. Échelle : 2 mm.

Dans l'ambiance d'instabilité tectonique qui affecte les plates-formes péri-adriatiques vers la fin du Crétacé (Mavrikas 1993), on songe à des phénomènes évolutifs guidés par la multiplication des bassins indépendants, c'est-à-dire à diverses cladogénèses. Le présent travail n'a fait qu'un premier tri parmi des données trop éparées ou fragmentaires et la solution aux questions posées viendra de ceux qui auront la patience de récolter et étudier plus systématiquement les populations qui dorment dans les montagnes.

Remerciements

Le matériel de cette note est le fruit de maintes campagnes de terrain en Grèce, en Italie, en Slovénie et en Albanie, accomplies en compagnie de collaborateurs ou accompagnateurs, parmi lesquels Philippe Bourbouze, Irfan Cibaj, Philippe Landrein, Spiros Lekkas, Jean-Paul Loreau, François Thiébaud, Pandélis Tsoflias ont tous exercé leurs loupes à la sélection d'échantillons représentatifs ; particulièrement, doit être cité Georges Mavrikas à qui je dois la plupart des riches échantillons du massif du Gavrovo et qui, s'il n'avait suivi une

autre voie après sa thèse, serait co-auteur de ce travail. J'ai également une dette envers Piero De Castro, dont les travaux et la correspondance ont toujours été un support de réflexion et un modèle de probité sans égal, en dépit de nos divergences d'interprétation. Les photos, dont celles qui sont publiées ne représentent qu'une faible proportion, sont dues aux soins de Jean Carpentier qui, au sein de l'UFR des Sciences de la Terre de l'Université Lille 1, pendant plusieurs décennies, les a toujours traitées quand et comme il fallait. Michel Bilotte, Jean-Pierre Margerel associé à Guy Tronchetti, Annemarie Ohler ont lu attentivement le manuscrit et participé à la mise au point de la version finale.

RÉFÉRENCES

- BIGNOT G. 1971. — Contribution à l'étude des espèces liburniennes des genres *Rhapydionina* Stache, 1913 et *Rhipidionina* Stache, 1913. *Revue de Micropaléontologie*, Paris, 13 (4): 222-236.
- BIGNOT G. 1972. — *Recherches stratigraphiques sur les calcaires du Crétacé supérieur et de l'Éocène d'Istrie et des régions voisines*. Thèse, Université Paris VI, Travaux du laboratoire de Micropaléontologie, n°2: 1-354.

- BILOTTE M. 1984-85. — *Le Crétacé supérieur des plates-formes est-pyrénéennes*. Actes du Laboratoire de Géologie Sédimentaire et Paléontologie de l'Université Paul Sabatier, Toulouse, *Strata*, Série 2: 1-438 (1985) et Atlas (1984).
- CHIOCCHINI M. & MANCINELLI A. 2001. — *Sivasella monolateralis* Sirel & Gundunz, 1978 (Foraminifera) in the Maastrichtian of Latium (Italy). *Revue de Micropaléontologie* 44 (4): 267-277.
- CVETKO B., GUŠIĆ I., JELASKA V. & BUCKOVIĆ D. 2001. — Stratigraphy and microfacies of the Upper Cretaceous Pucisca Formation, Island of Brač. *Cretaceous Research* 22: 591-613.
- DE CASTRO P. 1972. — Osservazioni sui generi *Rhapydionina* Stache e *Rhipidionina* Stache (Foraminifera). «*Atti Accademia Pontaniana*, Napoli, n.s., 21, (1971-1972): 1-4.
- DELOFFRE R., FLEURY J.-J. & MAVRIKAS G. 1991. — Les algues calcaires du Maastrichtien-Paléocène de la plate-forme de Gavrovo-Tripolitza (Grèce): une floraison liée à un diastrophisme. *Geobios* 12 (2): 149-185.
- DROBNE K. 1981. — Characteristical foraminifers and their associations in the base of the danian beds. Symposium on problems of danian in Yugoslavia. *Zbornik referatov-proceedings*: 85-403.
- FLEURY J.-J. 1973. — Sur l'âge crétacé terminal (maastrichtien) des couches à *Rhapydionina liburnica* de la zone de Gavrovo-Tripolitza (Grèce continentale et Péloponnèse). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France*: 125-127.
- FLEURY J.-J. 1974. — Contribution à la connaissance des Rhapydionininae (Foraminifères, Alveolinidae) crétacés. *Geobios* 7 (4): 307-322.
- FLEURY J.-J. 1977. — Deux Rhapydionininae (Foraminifères, Alveolinidae) d'affinités américaines dans le Crétacé supérieur de Grèce (zone de Gavrovo-Tripolitza). *Revue de Micropaléontologie* 20 (2): 77-90.
- FLEURY J.-J. 1979a. — Le genre *Murciella* (Foraminifère, Rhapydionininae), dans le Crétacé supérieur de Grèce (zone de Gavrovo-Tripolitza). *Geobios* 12 (2): 149-185.
- FLEURY J.-J. 1979b. — À propos d'une nouvelle espèce du Crétacé terminal de Grèce. Place du genre *Cyclospuedomia* parmi les Rhapydionininae (Foraminifères, Alveolinidae). *Revue de Micropaléontologie* 22 (1): 19-28.
- FLEURY J.-J. 1980. — Les zones de Gavrovo-Tripolitza et du Pinde-Olonos (Grèce continentale et Péloponnèse du Nord). Evolution d'une plate-forme et d'un bassin dans leur cadre alpin. *Société géologique du Nord, Lille, Publication* 4: 1-651.
- FLEURY J.-J. 1996. — Convergence morphologique Alveolinacea-Soritacea: les genres *Rhapydionina* Stache et *Rhabdorites* n. gen. *Revue de Micropaléontologie* 39 (1): 41-51.
- FLEURY J.-J. & FOURCADE E. 1990. — La super-famille Alveolinacea (foraminifères): systématique et essai d'interprétation phylogénétique. *Revue de Micropaléontologie* 33 (3-4): 241-268.
- FLEURY J.-J., BIGNOT G., BLONDEAU A. & POIGNANT A. 1985. — Biogéographie de Foraminifères téthysiens du Sénonien à l'Éocène supérieur. *Bulletin de la Société géologique de France* (8) I (5): 757-770.
- FLEURY J.-J., MAVRIKAS G. & BAUDIN F. 1990. — Paléobiogéographie du genre *Lofustia*, foraminifère du Crétacé terminal de la Téthys. *Bulletin de la Société géologique de France* (8) VI (3): 487-495.
- FOURCADE E. 1966. — *Murciella cuvillieri* n. gen., n. sp., nouveau foraminifère du sud-est de l'Espagne. *Revue de Micropaléontologie* 9 (3): 147-155.
- GUŠIĆ I. & JELASKA V. 1990. — *Upper Cretaceous Stratigraphy of the Island of Brač*. Jugoslaneska akademija znanosti i umjetnosti, Institut za geološka Istraživanja, OOUR za geologiju, Zagreb, 160 p.
- HAMAOU M. & FOURCADE E. 1973. — Révision des Rhapydionininae (Alveolinidae, Foraminifères). *Bulletin du Centre de Recherche SNPA* 7 (2): 361-435.
- HEBA G. & PRICHONNET G. 2009. — L'instabilité finicrétacé-Éocène de la marge passive d'Apulie en Albanie (plate-forme carbonatée de Kruja) et ses impacts sur la sédimentation. *Bulletin de la Société géologique de France* 180 (5): 431-448.
- JURKOVŠEK B., TOMAN M., OGORELEC B., ŠRIBAR L., DROBNE K., POLJAK M. & ŠRIBAR L. 1996. — *Geological Map of the Southern part of the Trieste-Komen Plateau*. Institut za geologiju, geotehniko in geofiziko, Ljubljana, 95 p., 23 pls, 1 carte.
- LANDREIN PH. 2001. — *Fonctionnement sédimentaire et diagenèse d'une plate-forme carbonatée isolée du Crétacé supérieur: la zone de Gavrovo-Tripolitza (Grèce)*. Thèse Doctorat, Université de Bourgogne, Centre des Sciences de la Terre, Dijon: 1-154.
- LANDREIN P., LOREAU J.-P. & FLEURY J.-J. 2001. — Émersion généralisée intra-maastrichtienne de la plate-forme de Gavrovo-Tripolitza (Grèce), effets sur les populations de foraminifères Rhapydionininae. *Bulletin de la Société géologique de France* 172 (1): 85-98.
- LOEBLICH A. R. & TAPPAN H. 1964. — Sarcodina chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera, in MOORE R. C. (éd.), *Treatise in Invertebrate Paleontology, Part C, Protista 2*. The Geological Society of America and The University of Kansas Press, 900 p.
- LUPERTO SINNI E. & RICCHETTI G. 1978. — Studio micropaleontologico-stratigraphico di una successione carbonatica del Cretaceo superior rilevato nel sottosuolo delle Murge sud-orientali. *Rivista Italiana Paleontologica* 84 (3): 561-666.
- MAVRIKAS G. 1993. — Évolution Crétacé-Éocène d'une plate-forme carbonatée des Héliénides externes. La plate-forme des Ori Valtou («massif du Gavrovo»), zone de Gavrovo-Tripolitza (Grèce continentale). *Société géologique du Nord, Lille, Publication* 20: 1-239.
- MAVRIKAS G., FLEURY J.-J. & FOURCADE E. 1994. — Implications paléobiogéographiques de la présence de *Pseudomia* (Foraminifère) dans le Maastrichtien

- méditerranéen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 318, II: 849-855.
- REICHEL M. 1936-37. — Étude sur les Alvéolines. *Mémoires de la société paléontologique suisse* 57 (4):1-93; 59 (3): 95-147.
- REICHEL M. 1984. — Le crible apertural de *Rhapydionina liburnica* Stache du Maastrichtien de Vremski-Britof, Yougoslavie. *Benthos* 83, 2nd International Symposium on Benthic Foraminifera (Pau, Avril 1983). Elf Aquitaine, Esso REP, Total CFP, Pau, Bordeaux: 525-532.
- REINA A. & LUPERTO SINNI E. 1993. — Considerazioni chronostratigrafiche e paleogeografiche sui calcari a *Rhapydionina liburnica* affioranti nei dintorni di Veglie (Salento, Puglia). *Bolletino Societa Geologica Italiana*, Roma 112: 273-279.
- SIREL E. 1976 — Description of the species of *Rhapydionina liburnica* Stache, *Rhapydionina malatyaensis* n. sp. and new observations on the genus *Rhapydionina* Stache. *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey* 86: 101-106.
- STACHE G. 1889. — Die Liburnische Stufe und deren Grenzhorizonte. *Abhandlungen der Geologische Reichsanstalt* 13 (1): 1-170.
- STACHE G. 1913 — Über *Rhipidionina* St. und *Rhapydionina* St. *Jahrbuch des Geologischen Reichsanstalt* (1912) 62: 659-680.
- ZAMBETAKIS-LEKKAS A. 1988. — Biostratigraphie de la série crétacée de la zone de Tripolitza dans le massif du Mainalon (Péloponnèse central, Grèce). *Revue de Paléobiologie*, Vol. spéc. n° 2, *Benthos*'86: 477-482.

Soumis le 14 avril 2012;
accepté le 12 novembre 2012;
publié le 27 juin 2014.