

Le genre *Culicia* (Scléractiniaire): systématique, écologie et biogéographie au Cénozoïque

CHRISTIAN CHAIX¹ & BRUNO CAHUZAC^{2*}

Mots clés: *Culicia* (Scléractiniaire), Aquitaine, Bassin de la Loire, Méditerranée, Néogène, Chattien, systématique, paléobiogéographie, stratigraphie, écologie, répartition mondiale

Key words: *Culicia* (Scleractinia), Aquitaine Basin, Loire Basin, Mediterranean, Neogene, Chattian, systematics, paleobiogeography, ecology, stratigraphy, worldwide distribution

RESUME

Historiquement, le genre *Culicia* (Anthozoa Scléractiniaire) n'était connu, jusqu'à Chevalier (1961), qu'à partir du Burdigalien de Basse-Provence (France). L'examen de récoltes récentes en Aquitaine et de diverses collections montre que l'espèce *Culicia parasita* (MICHELIN 1847) existe en fait dans cette région depuis l'Oligocène (Chattien), ce qui représente une notable extension de l'éventail stratigraphique du genre. Cette espèce est largement illustrée ici, à partir de spécimens de chaque étage où elle a été reconnue, et des données paléocéologiques sont fournies. Par ailleurs, grâce à une révision bibliographique la plus complète possible des références concernant le genre *Culicia*, et à de nouvelles récoltes effectuées dans le Néogène de l'ouest de la France et de Méditerranée, le hiatus stratigraphique existant dans sa répartition entre le Miocène moyen d'Atlantique–Est et le Pliocène–Quaternaire d'Australie est désormais comblé en grande partie. La question des relations phylétiques possibles entre les espèces fossiles et actuelles de *Culicia* est posée. Une carte de migration biogéographique est proposée, incluant tous les taxons du genre.

ABSTRACT

Historically, the genus *Culicia* (Anthozoa Scleractinia) was known (until Chevalier 1961) as beginning in the Burdigalian of Basse-Provence (France). The study of new crops in Aquitaine Basin as well as works in varied collections, show that the species *Culicia parasita* (MICHELIN 1847) has been living in this region since the Oligocene (Chattian), which is a noticeable extension of the stratigraphical range of this genus. This species is here amply illustrated, with specimens from each concerned stage, and paleoecologic data are provided. Otherwise, a whole bibliographic review of references concerning the genus *Culicia*, added to the new collection made in the western France and Mediterranean Neogene, mainly fills the classical stratigraphic hiatus recorded in the distribution of this genus between the Middle Miocene of Eastern Atlantic and the Pliocene–Quaternary of Australia; the question of possible phyletic relations between fossil and extant *Culicia* species is set. A map of biogeographic migration is proposed, including all the taxa of this genus.

I. Introduction

Le genre *Culicia* a appartenu à la famille des Astrangiidae VERRILL 1870, dès la création de celle-ci. Puis il fut rattaché à la famille des Rhizangiidae d'ORBIGNY 1852, qui à l'origine ne contenait que le seul genre type *Rhizangia*. La famille entière des Astrangiidae fut d'ailleurs, à tort, incluse dans le même ensemble que *Rhizangia* (cf. Wells 1956). Par la suite, le genre *Rhizangia* fut transféré, grâce à l'observation de ses caractères squelettiques, dans la famille des Siderastraeidae VAUGHAN & WELLS 1943, et de ce fait, la famille des Rhizangiidae n'est plus reconnue aujourd'hui. *Culicia* appartient donc bien aux Astrangiidae (genre type: *Astrangia* MILNE-EDWARDS & HAIME 1848).

Pendant très longtemps, le genre *Culicia* (espèce type: *C. stellata* DANA 1846, actuelle de Singapour) n'a été connu que par des formes vivantes ou pliocènes. En 1961, Chevalier attribue au genre *Culicia* le *Lithodendron parasitum* MICHELIN

1847, des faluns miocènes du golfe ligérien (Nord-Ouest de la France), et révisé des collections du Burdigalien de Provence où il cite ce taxon. Par la suite, peu de travaux ont concerné les représentants fossiles de ce genre. Dans le cadre de nos études sur les faunes coralliennes tertiaires de la façade est-atlantique, nous avons mené des recherches sur ce groupe. De nombreuses récoltes effectuées récemment en Aquitaine par B. Cahuzac et l'étude des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris) nous permettent de faire reculer la date d'apparition du genre *Culicia* jusqu'à l'Oligocène. Par ailleurs, des récoltes (par C. Chaix) dans le Néogène de l'Ouest de la France et de Méditerranée contribuent à combler en grande partie le hiatus existant jusque-là entre le Miocène moyen du bassin de la Loire et le Pliocène d'Australie, qui est dans l'Indo-Pacifique la période la plus ancienne où le genre est cité *in litteris*.

¹ Laboratoire de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue Buffon, F-75005 Paris, France. E-mail: chris.chaix@libertysurf.fr.

² Université Bordeaux 1, 351 Cours de la Libération, F-33405 Talence Cedex, France. E-mail: b.cahuzac@ufr-termer.u-bordeaux1.fr

* correspondant

II. Le genre *Culicia* DANA 1846

La diagnose de ce genre a été complétée par Chevalier (1961, 1971). Dans son mémoire de 1961, il vieillit ce genre, connu jusque-là uniquement par des espèces actuelles ou fossiles récentes, jusqu'au Miocène. En 1971, il étudie les espèces actuelles de Nouvelle-Calédonie et compare les différents taxons existants; de plus, il décrit l'espèce type de manière détaillée.

Ainsi, en 1971, à l'exclusion du Miocène moyen (et très partiellement inférieur) du golfe ligérien et de Méditerranée, le genre *Culicia* n'est connu que dans le Pliocène-Actuel de l'Indo-Pacifique.

Rappelons que le genre *Culicia*, qui est ahermatypique et azooxanthellé, est soit solitaire (à morphologie cylindroïde), soit colonial (les individus, isolés, sont reliés entre eux par des stolons, ce qui définit une colonie reptoïde), qu'il possède un squelette compact recouvert d'une épithèque, et que ses septes, dentés sur leurs bords distaux de la même manière que chez tous les Astrangiidae, se rassemblent au centre du calice en une columelle papilleuse. C'est un genre de petite taille dont les calices ne mesurent jamais plus de quelques millimètres de diamètre. Au sein des Astrangiidae, il diffère du genre *Cryptangia*, contrairement à l'opinion défendue par Cadée & McKinney (1994) à la suite de Thomas *in* Lagaij (1952), par ses septes très fins, faiblement dentés et facilement détériorés à l'état fossile, et par sa columelle rudimentaire, réduite à sa plus simple expression, alors que *Cryptangia* a des septes très dentés sauf ceux du premier cycle qui sont glabres, et une columelle papilleuse large et très développée.

Dans le domaine atlantico-méditerranéen, c'est l'espèce *Culicia parasita* qui est présente au Tertiaire.

Présentation de l'espèce fossile *Culicia parasita* (MICHELIN 1847):

Famille Astrangiidae VERRILL 1870

Genre *Culicia* DANA 1846

Culicia parasita (MICHELIN 1847)

Synonymie:

- ? 1826 *Madrepora cariosa* GOLDFUSS, p. 22, pl. 8, fig. 8 a–b
- 1847 *Lithodendron parasitum* MICHELIN, p. 313, pl. 75, fig. 3
- 1849 *Cryptangia parasita* (MICHELIN); Milne-Edwards & Haime, p. 178
- 1852 *Cryptangia parasita* «EDWARDS & HAIME»; d'Orbigny, p. 150, n° 2778'
- 1852 *Cryptangia intermedia* «d'ORBIGNY, 1849» (*sic*); d'Orbigny, p. 150, n° 2778''
- 1854 *Cryptangia parasita* «EDW. & HAIME»; Millet, n° 400, p. 178
- 1854 *Cryptangia astrelioides* MILLET, n° 402, p. 179 (espèce ni décrite, ni figurée)
- 1857 *Cryptangia parasita*; Milne-Edwards & Haime, p. 610
- 1866 *Cryptangia stellatissima* MILLET, p. 35
- 1866 *Cryptangia astrelioides*; Millet, p. 36
- 1871 *Cryptangia parassitica* (*sic*); Sismonda, p. 328

- ? 1883 *Cryptangia parasitica*; Füchs, p. 52, pl. XVIII, fig. «5–7» (*sic* en légende de planche; fig. 6–7 *tantum* dans le texte, p. 52)
- ? 1903 *Cryptangia parasita*; Felix, p. 18
- 1911 *Cryptangia parasita*; Filliozat, p. 171 (fig. 2 a–c, p. 171; pl. XIV [= pl. «1»], fig. 2 a–e)
- 1912b *Lithodendron parasiticum* MICH.; Couffon, p. 138
- 1932 *Cryptangia parassita* (*sic*) EDW. & H.; Zuffardi-Comerci, p. 102
- 1952 *Lithodendron parasiticum* MICHELIN; Buge, p. 735, fig. 139–141
- 1957 *Cryptangia parasitica* (MICH.); Buge, p. 328, pl. XII, fig. 7–8
- 1961 *Culicia parasitica*; Chevalier, p. 246, pl. XI, fig. 3; text-fig. 88 c, d, 91
- 1973 *Culicia parasitica*; Pouyet, pl. 1, fig. 4; pl. 2, fig. 7; pl. 9, fig. 4; pl. 10, fig. 5; pl. 11, fig. 3, 5, 6, 7; pl. 17, fig. 5
- 1978 *Culicia parasitica*; Pouyet, p. 319, fig. (sans n°)
- 1989 *Culicia parasitica*; Chaix, p. 120, fig. 2–3
- 1993 *Culicia parasitica*; Cahuzac & Chaix, p. 60, 63, 66–68
- 1997 *Culicia parasitica*; Spjeldnaes & Moissette, p. 265, fig. 4B (p. 266)
- 1999 *Culicia parasitica*; Chaix, Cahuzac & Cluzaud, p. 40; fig. 7–13
- 2000 *Culicia parasitica* (*sic*); Forst et al., p. 293; table 1, fig. C (p. 295)
- 2005 *Culicia parasita*; Chaix & Cahuzac, p. 40, 49, 51, 56, 58, 65.

On peut noter que la dénomination «*parasitica*» utilisée par Füchs (1883) – et en partie par Sismonda (1871) – et reprise *in litteris*, e.g. par Chevalier (1961), constitue une «orthographe subséquente incorrecte», et qu'il convient donc de rétablir la graphie originelle «*parasita*» (article 33, notamment 33–3 et 33–5, ICZN 1999), comme il a été récemment indiqué (Chaix & Cahuzac 2005).

Culicia parasita, parfois solitaire, est la seule espèce du genre à être fréquemment associée, lorsqu'elle est coloniale avec ses colonies reptoïdes, au bryozoaire *Celleporaria palmata* (MICHELIN 1847). Dans ce cas, les colonies coralliennes sont souvent trouvées dissoutes, avec quelques rares conservations de septes; des trous cylindriques indiquent l'emplacement du corail. Plus rarement, le corail est parfaitement conservé (cf. *infra*). Cette espèce comporte typiquement 24 septes, les S3 étant peu développés ou abortifs; les granules des faces latérales sont nombreux et fins, rarement spiniformes. Les calices ont un diamètre de 1,5 à 5 mm. Les côtes sont nulles ou obsoletes.

Goldfuss (1826) a décrit *Madrepora cariosa*, dont le dessin figuré montre des ressemblances avec *C. parasita*. L'auteur indique que son exemplaire «se trouve à l'état calcifié près d'Anvers»; ce dernier est malheureusement décrit de manière très vague et ne peut être assimilé de façon certaine, bien que l'excellent dessin soit peu équivoque, à l'espèce de Michelin. C'est pourquoi, en l'absence de spécimens de comparaison, nous



Fig. 1. *Rhabdophyllia intercostata* REUSS 1868; Rupélien de Castelgomberto, Italie [gisement noté «Monte Castellaro» *in schedis*]. Lectotype. Tybothèque du Mus. Hist. nat. Vienne, N° 1868/XXX/7, coll. Reuss, clichés Brigitta Schmid. x 3. a: vue latérale, b: vue de face montrant le calice. La taille du polypierite et la présence de côtes nettes éloignent cette espèce du genre *Culicia*, mais le calice rempli de gangue masque les caractères qui permettraient une attribution générique sûre.

laissons en attente la possible mise en synonymie des deux taxons. On peut noter que dès 1847, Michelin lui-même avait rapproché, avec doute, ces deux espèces. Rappelons que le Miocène marin affleure largement dans la région d'Anvers, Belgique (notamment le faciès de l'«Anversien»), et que l'exemplaire évoqué pourrait dater du Miocène moyen, mais il pourrait très bien aussi être originaire du Pliocène ou du Miocène supérieur connus dans cette région.

Concernant *Cryptangia astrelioides* MILLET 1854, les échantillons originels issus de Sceaux-d'Anjou ont pu être révisés au Musée d'Angers (collection Millet) et sont effectivement identifiables en *Culicia parasita*.

Dans son étude du Pliocène de Saint-Clément-de-la-Place (1903), Couffon a assimilé à tort à *Lithodendron parasitum* l'espèce «*Astrelia rugosula* MILLET 1854», qui se rapporte en fait à *Diplohelix quenstedti* CHEVALIER 1961 (famille des Oculinidae).

Remarque. Lors d'une communication préliminaire (Chaix & Cahuzac 1995), nous avons rapproché le *Rhabdophyllia intercostata* REUSS 1868 (p. 37, pl. 2, fig. 7–8), espèce du Rupélien nord-italien, du genre *Culicia* d'après les dessins originaux (ce taxon fut également cité –en *Culicia intercostata*– dans une liste faunique du Chattien sud-aquitain, Cahuzac & Chaix 1993). Ayant récemment eu accès aux photographies du type, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Vienne, nous infirmons cette hypothèse. Le polypierite de ce taxon est bien trop gros et les côtes sont nettes (Fig. 1), ce qui éloigne cet exemplaire du genre *Culicia*, et le rapproche du genre *Cladocora* (famille Faviidae), sans pouvoir affirmer cette identification car la columelle est ici masquée par la gangue. Pour Frost (1981, p. 531), *R. intercostata* appartient aussi aux Faviidae, et serait très proche, sinon conspécifique, de *Caulastrea pseudo-flabellum* (CATULLO 1847). Pour nous, une telle attribution est

très improbable, le genre *Caulastrea* développant toujours de grosses colonies très puissantes, dont les calices s'individualisent par bourgeonnement intracalical, tandis que *R. intercostata* montre de petites colonies grêles, dendroïdes, à bourgeonnement extracalical.

Le spécimen figuré par Reuss (1868, fig. 8) est ici désigné comme lectotype de l'espèce *R. intercostata*, et aujourd'hui c'est apparemment le seul exemplaire représentatif existant au Muséum de Vienne. Notons que Barta-Calmus (1973) a discuté la mise en synonymie de *R. intercostata* avec *R. tenuis* REUSS 1868, faite par plusieurs auteurs. Selon elle (qui pensait que les échantillons de Reuss de *R. intercostata* avaient disparu), l'identité des deux taxons est peu probable; elle rattache par ailleurs *R. tenuis* à son nouveau genre *Cereiphyllia* BARTA-CALMUS 1973, dont elle constitue l'espèce type (et l'unique espèce) au sein de la famille des Faviidae. De toute évidence, *R. intercostata* n'a rien à voir avec le genre *Cereiphyllia*. En outre, *Rhabdophyllia* ne comprend apparemment que des espèces d'âge mésozoïque.

III. Découverte de *Culicia parasita* dans les terrains paléogènes et néogènes d'Aquitaine

Les recherches récentes sur le terrain ont concerné à la fois des coupes classiques et de nouveaux affleurements, tous échantillonnés de manière systématique. Par ailleurs, des révisions de collections paléontologiques, tant anciennes que modernes, ont été effectuées. Ces investigations ont permis d'identifier pour la première fois l'espèce *Culicia parasita* dans de nombreux gisements aquitains que nous allons détailler par ordre stratigraphique, en les présentant brièvement. Rappelons que ce taxon a été récemment mentionné dans les listes fauniques de quelques-uns de ces niveaux (Cahuzac & Chaix 1996; Chaix et al. 1999).

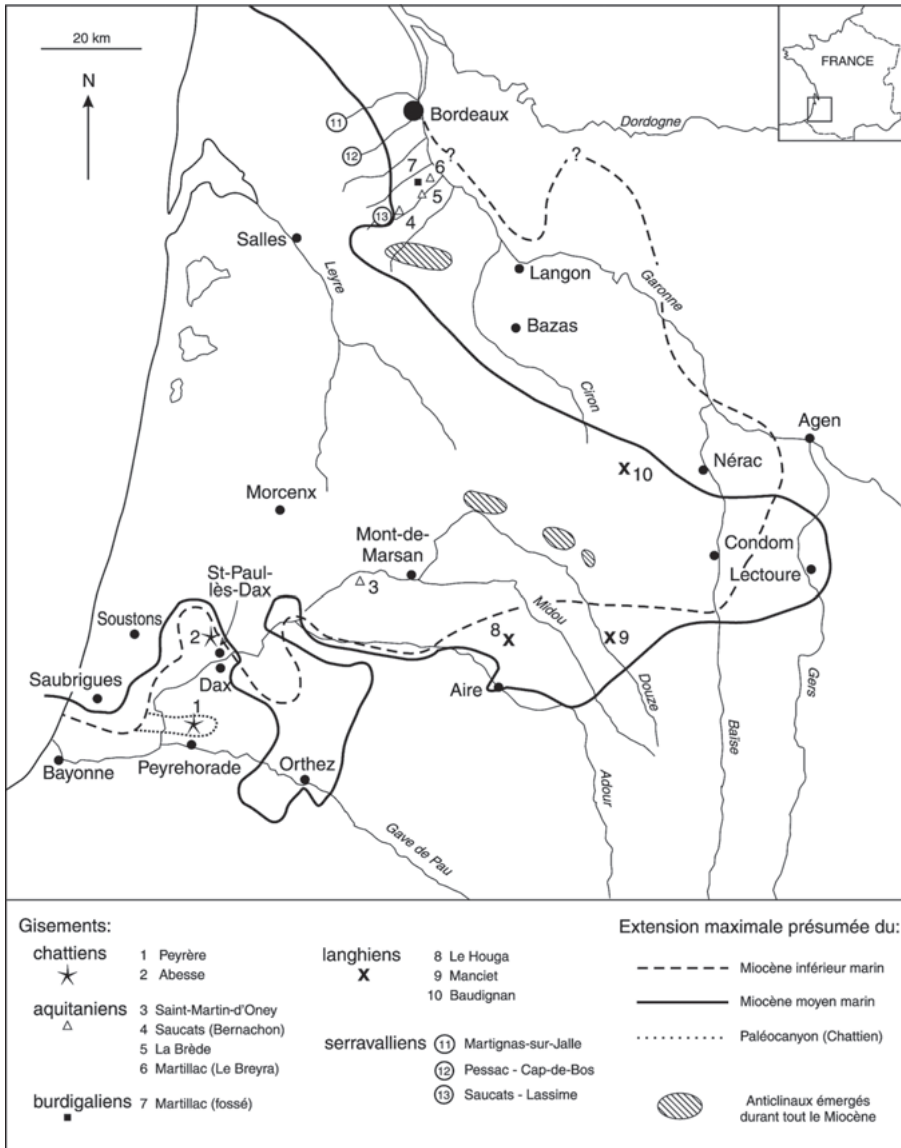


Fig. 2. Carte paléogéographique schématique de l'Aquitaine au Miocène, avec localisation des gisements cités (chattiens et miocènes), d'après Cahuzac et al. (1995); Cahuzac & Chaix (1996).

Abréviations: Coll.: collection; ex.: exemplaire; MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. GPTS: geomagnetic polarity time scale (établie en 1992); les estimations d'âges fondées sur les isotopes du Sr (cf. *infra*) sont basées sur cette échelle géomagnétique (cf. Cahuzac et al. 1997). Pour alléger le texte, les auteurs/années des taxons cités sont regroupés en Annexe 1. De même, le détail des spécimens examinés et diverses données géologiques sur les gisements figurent en Annexe 2.

1. Chattien

Trois gisements chattiens d'Aquitaine (département des Landes, Fig. 2), de faciès côtier à littoral, ont livré de rares exemplaires solitaires de *Culicia parasita*: Peyrère à Peyrehorade et deux niveaux d'Abesse (ruisseau et falaise) à Saint-

Paul-lès-Dax. Ce sont les plus anciens spécimens de ce taxon connus jusqu'ici. L'apparition du genre *Culicia* en Aquitaine paraît s'intégrer dans le renouvellement faunique important observé à l'Oligocène supérieur au sein de nombreux groupes, notamment les Scléractiniaires, qui comptent alors dans ce bassin environ 150 taxons au total (cf. discussion et données complémentaires in Cahuzac & Chaix 1994, 1996; Chaix 1999; Chaix & Cahuzac 2001).

La morphologie cylindroïde générale des polypierites, leur muraille entourée d'une forte épithèque, et leur petite taille générale (Fig. 3.1-4) permettent une attribution au genre *Culicia*, bien qu'ils ne soient pas associés au bryozoaire *Celleporaria palmata*. Ce dernier point est d'ailleurs logique puisque *Celleporaria palmata* n'est connu qu'à partir de l'Aquitainien. Le nombre de septes (24) et le fait que les septes du 3^e cycle sont toujours rudimentaires, sont des caractères de l'espèce

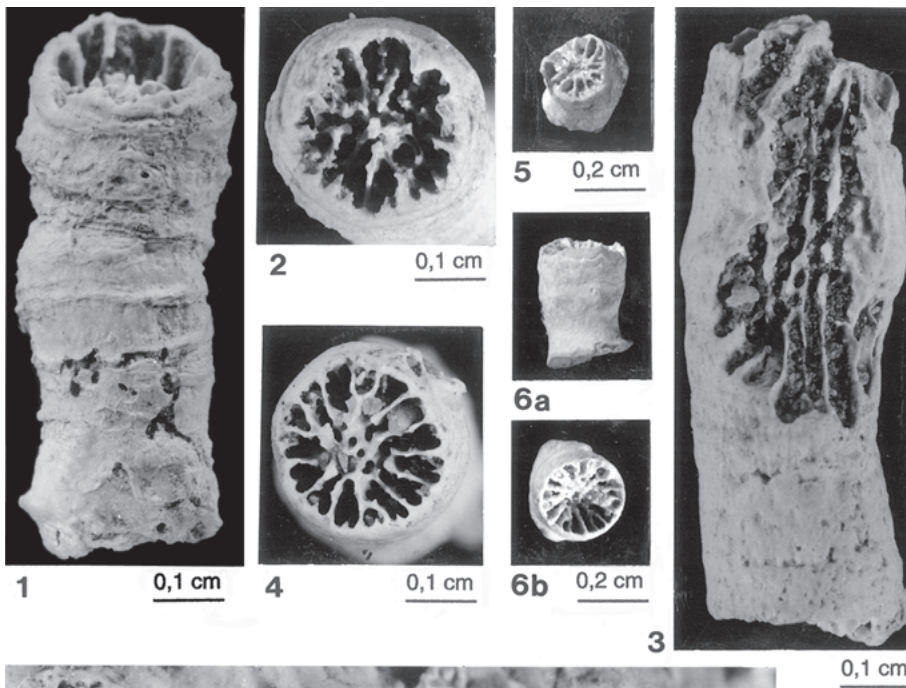
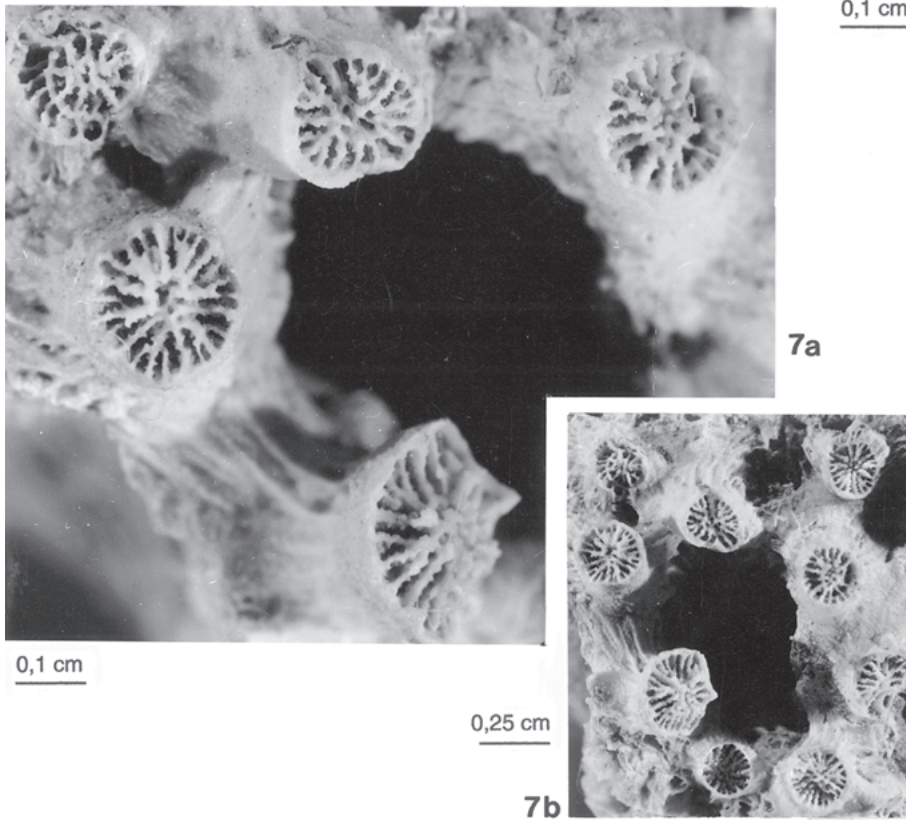


Fig. 3. *Culicia parasita* (MICHELIN 1847). [Les spécimens illustrés (Fig. 3–5) sont conservés, sauf indications contraires, dans les typhothèques de l'Université Bordeaux 1 (UB) et du MNHN Paris, avec indication de leurs numéros d'inventaire ou de référence TYFIPAL («Types et Figurés en Paléontologie»). Clichés D. Serrette et P. Loubry]. 1–2. Chattien de Peyrère (Peyrehorade, Landes); coll. Tournouer (legs abbé Tauzin); N° MNHN B49265. 1: vue latérale montrant l'épithèque épaisse qui, jointe à la petite taille du squelette, est caractéristique de cette espèce. x 10. 2: vue du calice; les septes ont été plus ou moins érodés. x 10. 3–4. Chattien d'Abesse (Saint-Paul-lès-Dax, Landes; niveau du ruisseau, GA 38522); coll. Cahuzac, N° Tyfipal UB: 51-6-26. 3: vue latérale; exemplaire à muraille partiellement érodée. x 10. 4: vue du calice; la columelle papilleuse peut être ici soupçonnée, et les 24 septes sont tous conservés. x 10. 5. Aquitainien de La Brède, Gironde (coupe Cante, niveau 4, GA 39100bis); coll. Cahuzac, N° UB: 76-6-1. Vue du calice. La petite taille du polypierite, l'épithèque épaisse et le nombre de septes sont des critères distinctifs de l'espèce. x 5. 6a–b. Aquitainien supérieur de Saucats, Gironde (coupe de Bernachon, niveau 4, falun); coll. Cahuzac, N° UB: 28-6-8. 6a: vue latérale. x 5. 6b: vue du calice. x 5. Noter la similitude entre cet exemplaire et celui de la Fig. 3.5. 7a–b. Aquitainien supérieur de Saint-Martin-d'Oney, Landes (niveau falunien, GA 38527); coll. Lesport, N° UB: 52-6-7. Les *Culicia* croissent ici sur une colonie de *Siderastraea radians* (PALLAS 1766) (non visible sur le cliché); les caractères calicinaux, l'épithèque, et la présence de stolons reliant les bases des polypierites sont bien visibles. 7a: vue de détail des calices de *Culicia*. x 10. 7b: vue d'ensemble de la colonie de *Culicia*. x 4.



Culicia parasita, telle qu'elle a été révisée par Chevalier en 1961. Les spécimens de ces gisements ont été trouvés isolés, sans leur support de fixation, s'il existe. Le diamètre des calices varie de 1,5 à 4 mm.

Le Chattien marin est bien connu dans le SW du bassin aquitain; il a récemment été révisé, notamment d'un point de

vue stratigraphique. Il est en général riche en microfaunes et macrofaunes témoignant d'un climat chaud de type tropical. Ces niveaux se rattachent aux zones planctoniques P22 Blow (foraminifères) et NP25 Martini (nannoflore), et à la biozone SB 23 Cahuzac & Poignant 1997 (grands foraminifères benthiques), cf. Cahuzac et al. (1995).

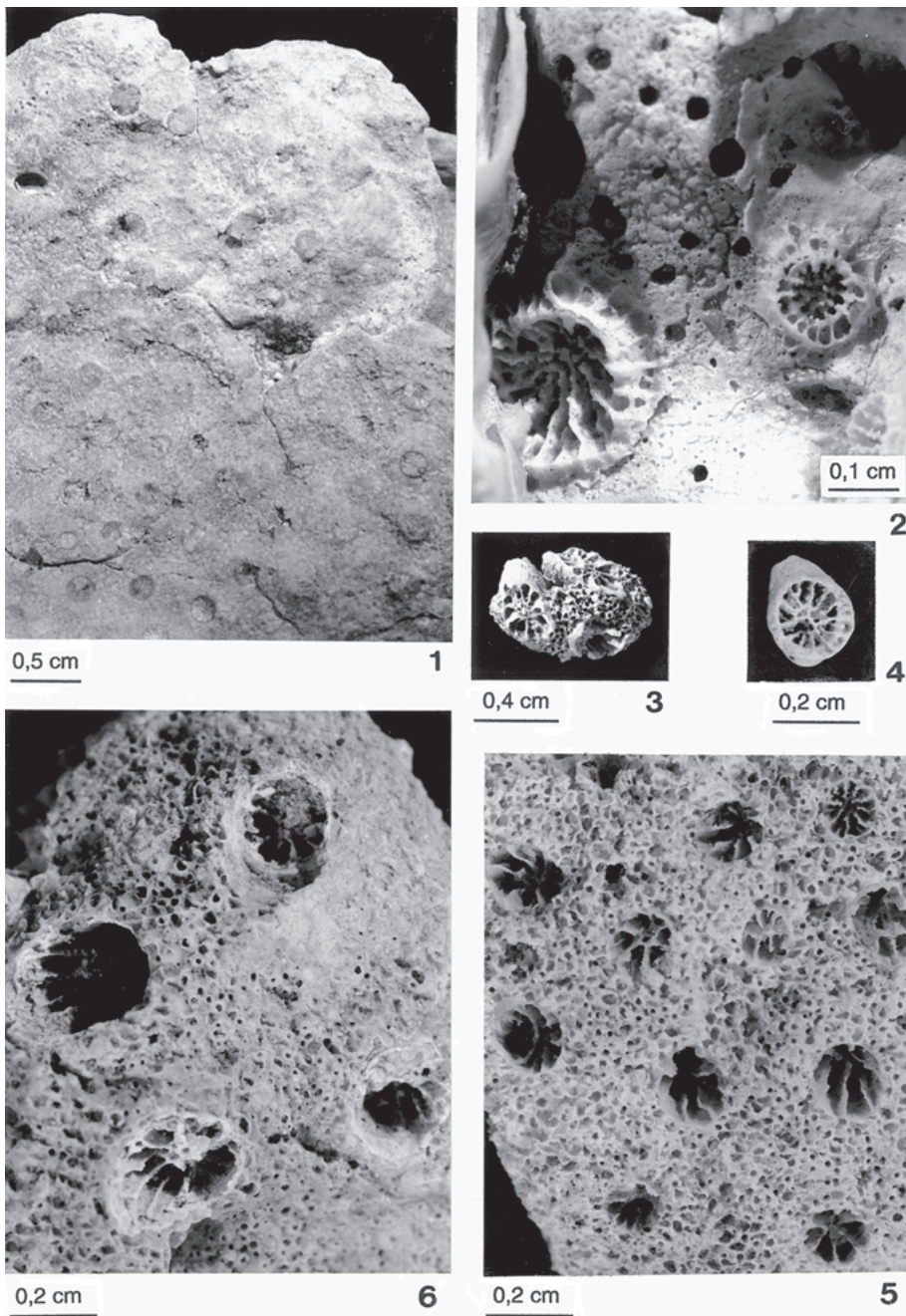


Fig. 4. *Culicia parasita* (MICHELIN 1847). 1. Burdigalien de la région d'Apt, Vaucluse (gisement à 10 km à l'est d'Apt); coll. Philippe, Mus. Hist. nat. Lyon, N° ML 20-052780. Les *Culicia parasita* sont ici identifiés par les orifices laissés dans la colonie de *Celleporaria palmata*; les septes du corail sont parfois visibles, comme ici en bas de la photo. x 2. 2. Langhien de Manciet, Gers (niveau GA 34448); coll. Renard, N° UB: 8-6-13. Polypiérites inclus dans le bryozoaire *C. palmata*. Noter la similitude des modes de croissance avec les exemplaires de la Fig. 3.7. x 10. 3. Langhien de Baudignan, Landes (niveau GA 34425); coll. Cahuzac, N° UB: 77-6-1. Cette colonie est associée à *C. palmata*. x 3. 4. Langhien du Houga, Gers (niveau GA 38536); coll. Cahuzac, N° UB: 78-6-1. Vue du calice. L'exemplaire photographié ici a été trouvé isolé. x 6. 5. Langhien («Pontilévien») de Pontlevoy, Loir-et-Cher; coll. MNHN, N° MNHN R11378. L'ensemble colonial corail-bryozoaire est ici parfaitement conservé, et toute la structure du corail est bien visible. x 6. 6. Miocène moyen («Savignéen») de Noëllet, Maine-et-Loire; récolte C. Chaix, N° MNHN R11379. Ici aussi, les deux organismes ont vécu en liaison étroite, mais la conservation est un peu moins bonne. x 6.

2. Aquitaniens

Culicia parasita n'a jamais été cité dans l'Aquitaniens d'Aquitaine par les auteurs précédents. Seules des récoltes récentes ont permis de le découvrir dans quatre gisements différents (Fig. 2) de faciès littoral: à Saint-Martin-d'Ony (Landes; falun récifal), et dans trois sites de Gironde, Le Breyra à Martillac (sable coquillier), et deux niveaux du stratotype aquitaniens (La Brède et Saucats / Bernachon; sable calcaire et falun).

Comme on peut le voir sur les Fig. 3.5–7, les exemplaires aquitaniens sont bien conservés, avec les septes et la columelle

non érodés. Les spécimens ont été trouvés soit isolés (Le Breyra, La Brède, Bernachon 4), soit sous forme de colonie reptoi- de fixée sur d'autres coraux, par exemple sur une colonie de *Siderastraea radians*, après la mort de cette dernière (à Saint-Martin d'Ony).

Tous ces dépôts aquitaniens se rapportent aux zones N4 Blow et SB 24 Cahuzac & Pognant (grands foraminifères benthiques). Le climat à cette époque était globalement chaud, de type subtropical, dans le domaine néritique NE-atlantique (Lauriat-Rage et al. 1993).

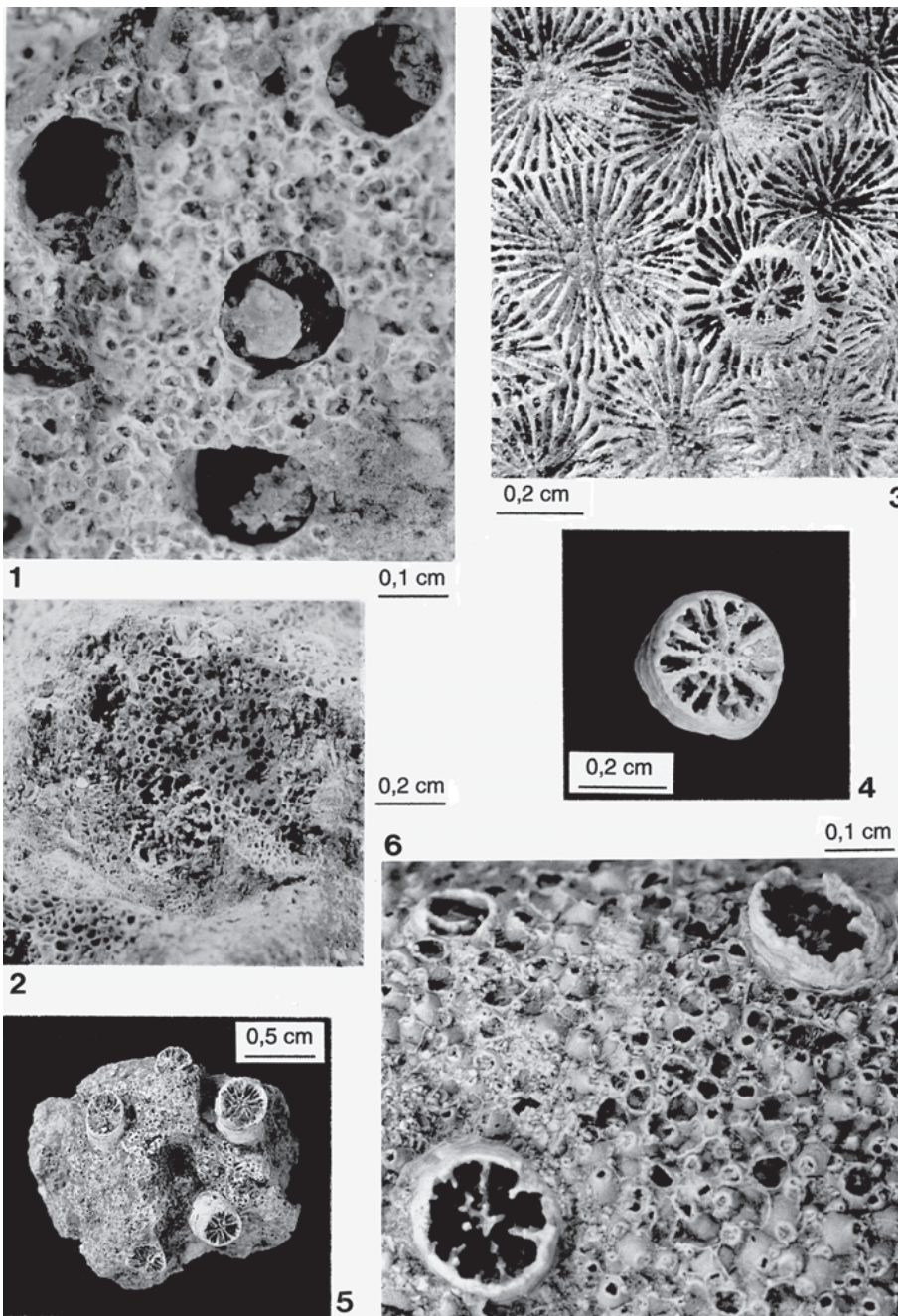


Fig. 5. *Culicia parasita* (MICHELIN 1847). 1. Serravallien de Martignas-sur-Jalle, Gironde (niveau GA 34411); récolte C. Chaix, N° UB: 14-6-3. Comme on l'observe souvent chez cette espèce, les polypierites ont été dissous et on ne trouve plus que la colonie du bryzoaire *Celleporaria palmata* parsemée d'orifices, dans lesquels on reconnaît parfois les lamelles septales du corail. x 10. 2. Serravallien de Pessac – Cap-de-Bos, Gironde (niveau GA 34410); coll. Cluzaud, N° UB: 66-6-24. Exemple de polypierite de *Culicia parasita* parfaitement conservé à l'intérieur de *C. palmata*. x 5. 3. Messinien de Kavrochori, Crète (gisement HK 073); récolte B. Delrieu, N° MNHN R11176. Remarquer l'analogie avec l'exemplaire aquitain de Saint-Martin-d'Oney (Fig. 3.7) qui est aussi fixé à une colonie de *Siderastraea* (*S. radians*). A l'heure actuelle, ce genre d'association entre des *Culicia* vivants et d'autres coraux se rencontre souvent à la face inférieure des colonies-hôtes, mortes (Chevalier 1971). x 6. 4. Messinien de Beugnon, Maine-et-Loire; coll. Lauriat-Rage, N° MNHN R11174. Vue du calice. Ce bel exemplaire isolé montre que l'association avec *Celleporaria* reste toujours facultative. x 6. 5. Pliocène («Redonien») du gisement de la Marnière-en-la-Limouzinière (niveau Li 1), Loire-Atlantique; récolte C. Chaix, N° MNHN R11175. Contrairement à beaucoup de localités pliocènes, celle-ci a livré de belles colonies de corail bien conservées, associées à des bryozoaires. x 2. 6. Pliocène de Douera (région d'Alger, Algérie); coll. A. Hamdane (Univ. Alger), Faculté des Sciences de Lyon, N° FSL 490 076. Les polypierites sont bien conservés, associés à *C. palmata*. x 10.

3. Burdigalien

Les travaux historiques sur cet étage, pourtant très nombreux, n'y mentionnent pas la présence de *Culicia*. Nous l'avons citée (très rare) dans les listes fauniques de coraux d'Aquitaine (Cahuzac & Chaix 1993, 1996), qui montrent à cette époque une riche association de taxons hermatypiques; récemment, *C. parasita* a été trouvée dans le Burdigalien basal de Martillac, dans un faciès de sables fins carbonatés, gris, à nombreux bivalves, de milieu côtier et calme (Lesport & Cahuzac 2005).

De nouvelles recherches s'avèrent nécessaires pour préciser

la répartition de ce taxon dans le vaste golfe marin développé au Burdigalien en Aquitaine.

4. Langhien

La littérature ancienne ne mentionnait pas non plus de *Culicia* dans le Langhien d'Aquitaine, et les collections historiques n'en renferment pas. En revanche, les récoltes récentes ont permis de trouver *C. parasita* dans trois gisements datés de cet étage: Manciet, Baudignan et Le Houga (Fig. 2).

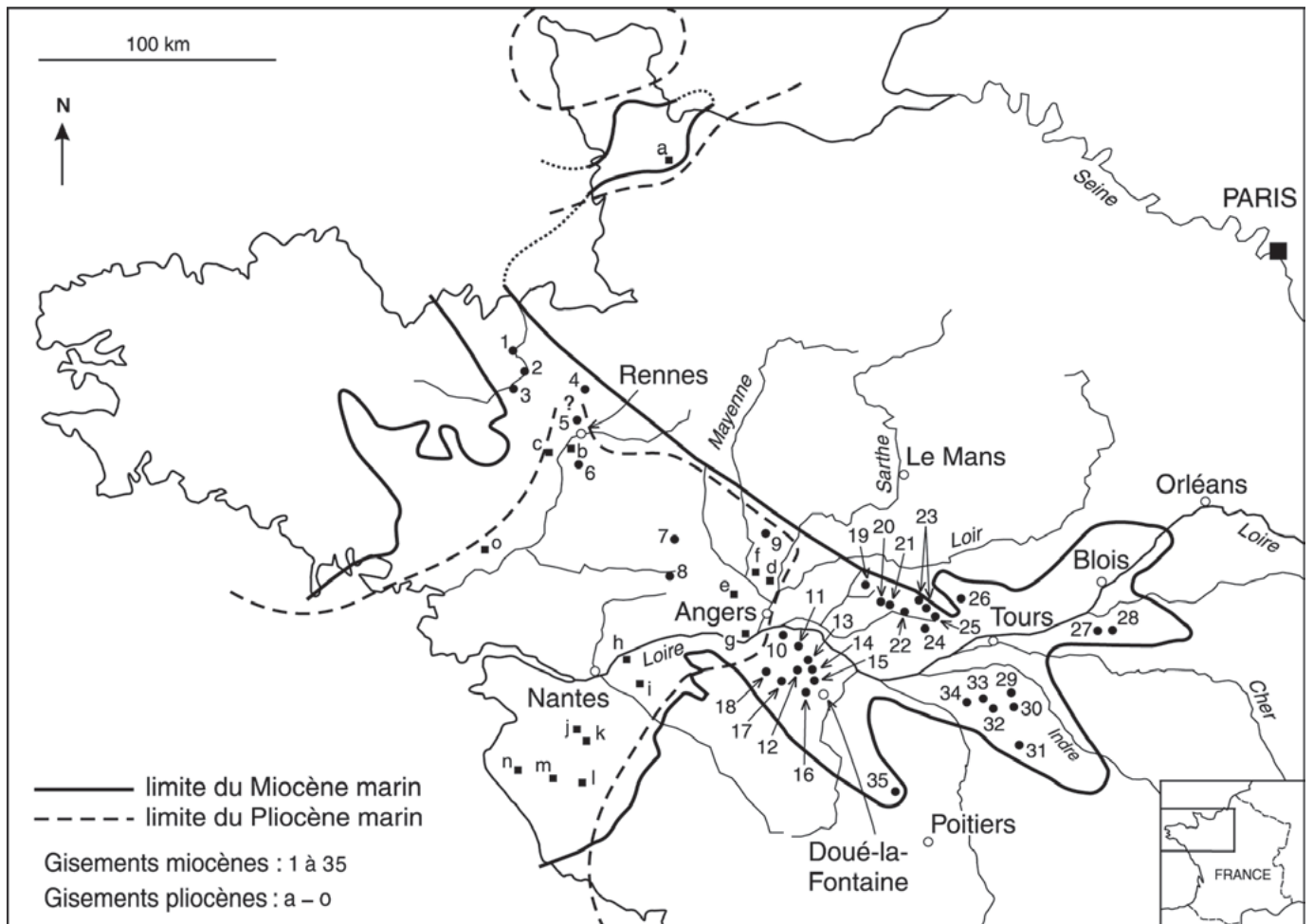


Fig. 6. Carte paléogéographique schématique du NW de la France lors des maxima transgressifs au Miocène (moyen – supérieur) et au Pliocène, d'après Schein-Fatton (1973) et Lauriat-Rage (1981, modifié).

– **Affleurements de Miocène moyen cités (faciès «Savignéen», «Pontilévien» ou «Lubléen»):** 1. Dinan. 2. Le Quiou. 3. Tréfumel. 4. Feins. 5. Saint-Grégoire. 6. La Chausserie, près de Rennes. 7. Chazé-Henry. 8. Noëlet. 9. Saint-Laurent-des-Mortiers. 10. Le Haguineau (à Saint-Saturnin-sur-Loire). 11. Charcé-Saint-Ellier. 12. Brigné (Les Pelouses). 13. Noyant-la-Plaine. 14. Ambillou-Château. 15. Soulangier et Douces. 16. Saint-Georges-sur-Layon. 17. Tigné et La Fosse-de-Thigné. 18. Gonnord. 19. Pontigné. 20. Aulverse. 21. Noyant. 22. Breil. 23. Lublé; Milvrault (à Channay-sur-Lathan); Le Plessis-Lionnais (à Meigné-le-Vicomte). 24. Hommes. 25. Savigné-sur-Lathan. 26. Semblançay. 27. Pontlevoy. 28. Thenay. 29. Le Louroux. 30. Manthelan. 31. Paulmy (Pauvreley). 32. Bossée. 33. Sainte-Catherine-de-Fierbois. 34. Saint-Épain. 35. Mirebeau.

– **Miocène supérieur (voir carte):** Beugnon et Renauleau (commune de Brigné, point n° 12). Doué-la-Fontaine.

– **Pliocène (faciès principalement «Redonien »):** a. Saint-Georges-de-Bohon. b. Saint-Jacques-de-la-Lande (carrière du Houx). c. Apigné. d. Sceaux-d'Anjou. e. Saint-Clément-de-la-Place. f. Thorigné-d'Anjou. g. Chalonnès-sur-Loire (Les Pierres-Blanches). h. Malakoff / Saint-Julien-de-Concelles. i. Le Landreau (Pigeon-Blanc). j. Les Étangs, région de la Limouzinière. k. Corcoué-sur-Logne. l. Palluau. m. Saint-Christophe-du-Ligneron. n. Challans. o. Saint-Jean-la-Poterie.

Les exemplaires étudiés montrent des polypières bien conservés, soit sous forme solitaire (Le Houga), soit noyés dans le bryozoaire *Celleporaria palmata* (Baudignan, Manciet) (Fig. 4.2–4).

En Aquitaine, le Langhien marin est connu à l'affleurement dans deux golfes principaux, le golfe de Saubrigues à l'extrême sud-ouest (dépôts marneux infra- à circalittoraux), et le golfe de Manciet – Baudignan en Centre-aquitain (Fig. 2). C'est dans cette dernière région qu'ont été trouvés des spécimens de *Culicia*. Les faciès y sont toujours peu profonds, littoraux à côtiers, parfois lagunaires, souvent coquilliers à falu-

niens (Cahuzac & Poignant 2000). Les trois gisements considérés ont été attribués aux zones planctoniques N8 supérieure-N9 *pars* Blow et NN5 Martini.

5. Serravallien

Les publications concernant le Serravallien d'Aquitaine (= «Helvétien» *in litteris*) sont nombreuses; toutefois, les anciens auteurs (e.g., Benoist, Degrange-Touzin, Tournouër, Balland, *in* Chevalier 1961) n'ont jamais fait mention de la présence de *Culicia* dans les dépôts de cet étage. Seule existe une citation

manuscrite de «*Culicia parasitica*» pour Martignas, par Poingnant 1967 (thèse, note infrapaginale p. 20). Nous avons récolté récemment en abondance *Culicia parasita* à Martignas-sur-Jalle, associée systématiquement à *Celleporaria palmata*, qui est fréquent dans ces niveaux (Fig. 5.1). D'autre part, cette espèce de corail a été identifiée et figurée dans le gisement de Cap-de-Bos à Pessac (Chaix et al. 1999). L'espèce y est particulièrement bien conservée (Fig. 5.2) et incluse aussi dans des colonies de *C. palmata*. Un exemplaire colonial associé à ce bryozoaire a également été recueilli à Saucats (Lassime).

Les niveaux considérés, situés en Gironde, sont attribués aux zones planctoniques N11 *pars*-N13 *pars* Blow et NN6-7 Martini (réf. in Folliot et al. 1993; Cahuzac et al. 1995). Ils représentent des milieux infralittoraux euhalins (Ducasse & Cahuzac 1997). En Aquitaine, ils se rattachent à la séquence marine supérieure du Serravallien tel que cet étage est observé globalement dans ce bassin, et correspondent à la partie moyenne à supérieure de l'étage. Des Sr-estimations d'âge de 11 à 13 Ma ont été obtenues (Cahuzac & Turpin 1999; Cahuzac & Tassy 1999). La transgression serravallienne s'est largement étendue en Aquitaine, en particulier dans le sud (golfe d'Orthez) et le centre-est (golfe de l'Armagnac jusqu'à Condom et Lectoure, Fig. 2), mais est en retrait de celle du Miocène inférieur dans le nord du bassin.

6. Conclusions sur l'Aquitaine

Le genre *Culicia* était totalement inconnu jusqu'ici dans les terrains oligocènes et néogènes d'Aquitaine. Notre étude a établi son existence depuis le Chattien jusqu'au Serravallien inclus. Ces découvertes complètent donc la répartition stratigraphique de l'espèce *Culicia parasita* précédemment donnée par Chevalier (1961) dans le Miocène de Méditerranée occidentale, où ce taxon n'apparaît qu'au Burdigalien. En Aquitaine, ce corail a été rencontré dans des gisements de faciès variés, faluns, sables, marnes, et parfois au sein de niveaux récifaux à Scléactiniaires hermatypiques; tous ces dépôts sont de type néritique interne, généralement peu profonds (cf. Annexe 2). Les spécimens de *Culicia* y étaient isolés, ou épibiontes sur d'autres coraux, ou associés (de façon probablement symbiotique, cf. Darrell & Taylor 1993) avec des bryozoaires. Il semble donc que ce taxon soit assez ubiquiste, pouvant s'adapter à des conditions écologiques variées.

IV. Répartition et découvertes récentes de *Culicia* dans les terrains néogènes d'Atlantique, Méditerranée, Mer Rouge et Indo-Pacifique

L'expansion de l'espèce *Culicia parasita* ne s'est pas arrêtée au Miocène moyen, et le genre *Culicia* est connu dans d'autres bassins que l'Aquitaine.

1. Miocène inférieur

Déjà au Burdigalien supérieur, la présence de cette espèce est avérée en Basse-Provence, d'abord citée par Michelin (1847)

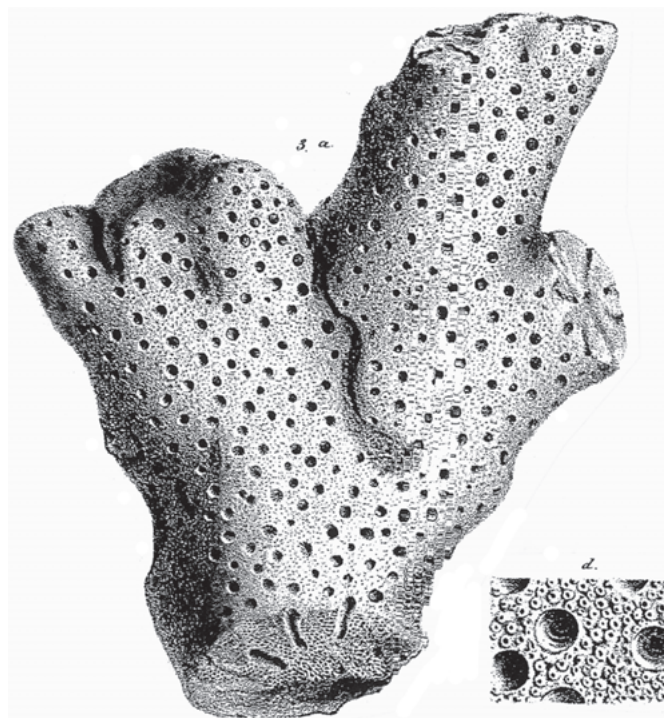


Fig. 7. Dessins originaux de «*Lithodendron parasitum* MICHELIN» (in Michelin 1847, pl. 75, fig. 3a, 3d, *tantum*). Les nombreux calices de ce corail sont intégrés dans une grande colonie du bryozoaire *Celleporaria palmata*. Localité précise non indiquée (Michelin 1847, a intitulé cette planche 75: «Groupe supracrétacé. Faluns de l'Anjou, de la Bretagne, de la Touraine»). Miocène moyen probable. a: vue d'ensemble; plusieurs calices sont nettement pourvus de leurs septes. Le dessin original, mesurant 10 cm de largeur maximale, est noté «magnitudine naturali». d: vue de détail de quelques orifices contenant les polypierites, ceux-ci en partie dissous. La largeur du dessin original est de 3 cm, et il est simplement noté «specimen auctum» (agrandi).

«sur les bords de l'étang de la Valduc (Bouches-du-Rhône)», puis confirmée par les études de Chevalier (1961). Dans le bassin du Rhône, Philippe a récolté et cité en 1972 une vingtaine de spécimens en plusieurs points à l'est d'Apt (plateau des Courennes, Vaucluse). Tous ces échantillons sont associés à *Celleporaria palmata* et les septes de *Culicia* sont en général mal conservés (Fig. 4.1).

Pouyet (1973) figure plusieurs colonies de *C. palmata*, associées à *Culicia parasita* (mal conservé), provenant du Burdigalien du golfe rhodanien (à Mus et à Sernhac, dans le Gard). Au sujet d'un exemplaire figuré sur sa pl. 11, fig. 7, cet auteur émet l'hypothèse que le bryozoaire puisse être associé à une autre espèce de corail qui aurait des «calices de grand diamètre». Cependant la mesure des calices photographiés permet de faire rentrer ces échantillons dans la variabilité de *C. parasita*.

2. Miocène moyen

A partir du Miocène moyen, l'extension géographique de *Culicia* va se diversifier.

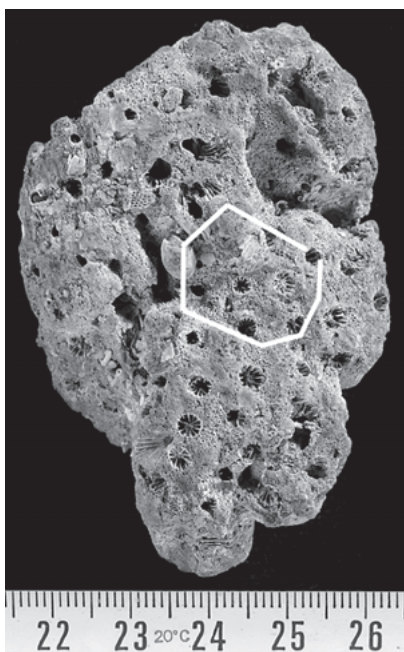


Fig. 8a

Fig. 8. Néotype de *Culicia parasita* (MICHELIN 1847); faluns de Pontlevoy, Loiret-Cher, Miocène moyen (Langhien, faciès «pontilévien»). Typothèque MNHN, n° MNHN R10565, coll. générale. a: vue d'ensemble de la colonie, incluse dans le bryzoaire *Celleporaria palmata* (Longueur maximale de l'échantillon: 72,2 mm). La zone délimitée par le trait blanc correspond à la Fig. 8b. b: vue de détail de deux calices. c: agrandissement d'un calice (Diamètre de ce calice: 3,2 mm).

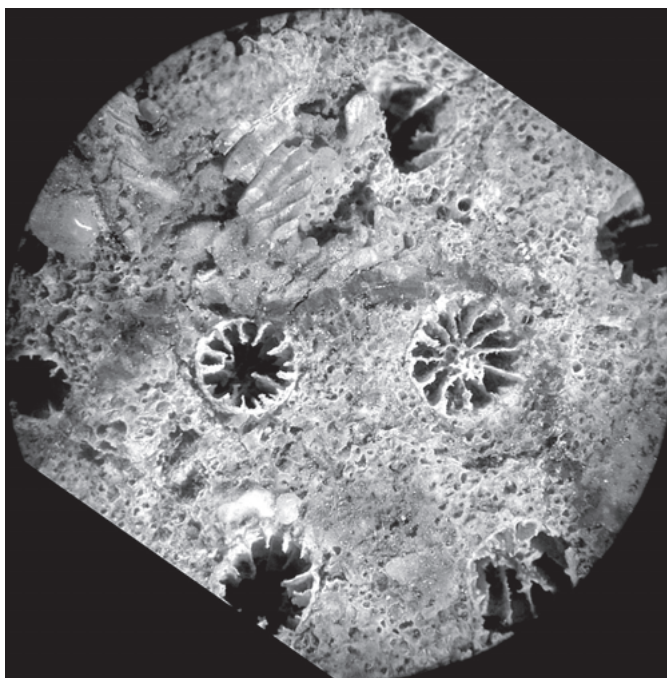


Fig. 8b

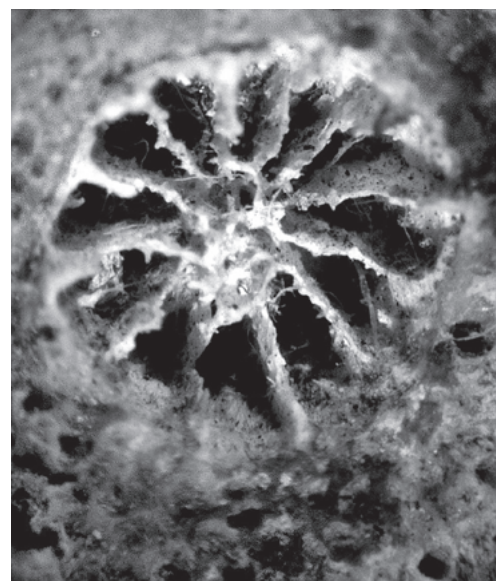


Fig. 8c

2.1. En Atlantique est

2.1.1. Bassin de la Loire

Culicia parasita est connu à cette période (Chevalier 1961) dans le bassin de la Loire ou golfe ligérien, au sein de trois faciès classiques bien représentés régionalement: le «Pontilé-

vien», où dominent les faluns et sables coquilliers, le «Savi-gnéen», dont les dépôts carbonatés sont très riches en bryozoaires, et le Lubléen ou «faciès à *Arca*», sables calcaires riches en bivalves Arcidae et de milieu littoral agité. Au maximum de la transgression, le domaine marin s'étend loin vers l'est, occupant l'Anjou, la Touraine et le Blésois, et on note une communication vers le nord par un bras de mer (région de Dinan) avec la Manche occidentale (Fig. 6). Localement (région de Blois et sud de Tours), il a été montré que le contexte hydrodynamique était dominé par les courants de marée, avec influence aussi d'autres courants marins (courants de crue et gravitaires) et présence de rides sous-marines aggradantes (Barrier & Goddÿn 1998); dans ce cas, les différents corps sédimentaires étaient soumis à une agitation notable, avec un substrat en général assez instable.

Le manque d'attributions biostratigraphiques précises dans la majorité des niveaux examinés incite à considérer globalement un «Miocène moyen», dans lequel le Langhien et le Serravallien marins sont probablement tous deux présents, bien que difficiles à distinguer (Chaix & Cahuzac 2005). Par ailleurs, certaines coupes, par exemple dans la région de Doué-la-Fontaine, peuvent montrer à la fois des dépôts du Miocène moyen et du Tortonien.

Nos récoltes et études récentes permettent de préciser la répartition paléobiogéographique de l'espèce *C. parasita*. Elle a été reconnue dans de très nombreux gisements, répartis dans le Massif Armoricaïn et surtout le bassin de la Loire (Fig. 6; Annexe 2). Dans tous ces sites, elle est en général systématiquement associée à *Celleporaria palmata* (Fig. 4.5–6), même si par endroits (à Mirebeau uniquement) la découverte d'exemplaires solitaires prouve que l'association n'est pas obligatoire.

Michelin (1847) a cité originellement plusieurs localités pour cette espèce (e.g. dans le bassin de la Loire, «Beausset, Mantelan, Ambillon, Doué, Fossé», *sic*), mais sans spécifier de

localité type. Par la suite, d'Orbigny (1852, p. 150, n°2778''') a créé *Cryptangia intermedia* pour des spécimens issus de Mantelhan (l'une des localités citées par Michelin pour *Culicia parasita*), «dont les calices sont beaucoup plus grands que chez le *C. parasita*». Pour Filliozat (1911), *Cryptangia intermedia* n'est qu'une variété de *C. parasita* à calices plus gros (4 mm). Chevalier (1961) réunit aussi les deux taxons; par ailleurs, constatant que le type de *C. parasita* décrit par Michelin était perdu, il a désigné un néotype issu de Pontlevoy (d'âge langhien, sous faciès pontilévien). Notons d'une part que Chevalier (1961) cite dans les faluns de la Loire une autre espèce de corail (*Cryptangia woodi* var. *michelini*) pouvant être symbiotique avec des bryozoaires, et d'autre part qu'il rattache avec doute à ce dernier taxon certaines des figurations de «*Cryptangia parasitica* MICH.» de Filliozat (1911) (notamment pl. XIV [= pl. «1»], fig. 2 a, b, d, de cet auteur).

Nous refigurons deux des dessins originaux de Michelin (1847), montrant nettement l'inclusion de nombreux calices de *Culicia* dans une colonie de grande taille de bryozoaires (Fig. 7), et illustrons le néotype de *C. parasita* provenant de Pontlevoy (sud de Blois; Fig. 8a–c) dont seule une vue partielle avait été fournie par Chevalier (1961). L'échantillon contenant ce néotype (n° MNHN R10565) a comme dimensions maximales 72,2 x 49,5 x 31,8 mm. Environ 60 calices sont apparents sur la face supérieure du bryzoaire (avec un écartement variable, de 4,8 à 7 mm), et seulement quelques-uns à peine ébauchés sur la face inférieure, en creux.

2.1.2. Portugal

Dans la région de l'Algarve (Sud du Portugal), Brachert et al. (2003) ont étudié la Formation miocène de Lagos-Portimão; dans un horizon dit «Fossiliferous sandstone» d'âge serravallien et d'épaisseur métrique (à la partie supérieure de la coupe de Leixão do Ladrão), ils ont mentionné (et figuré) de nombreux bryozoaires de l'espèce *Celleporaria palmata*, à zoarium branchu, notant: «Millimetric holes within the bryozoan colonies are from the parasitic coral *Culicia*». Apparemment, les polypierites ont été dissous, et seuls des orifices sont visibles; la présence de l'espèce *Culicia parasita* est probable, elle est mentionnée par Forst et al. (2000). Pour Brachert et al. (2003), la bonne conservation et l'abondance des bryozoaires à colonie fragile, associés à des bivalves en connexion, échinides (*Clypeaster*), astérides et grands foraminifères benthiques (*Heterostegina*), indiquent un dépôt dans un milieu calme «below wave abrasion depth», vers la limite des zones infralittorale et circalittorale, probablement lors d'épisodes de haut niveau marin et de surface d'inondation maximale au sein de la série miocène régionale.

2.2. En Belgique

Rappelons la citation de Goldfuss (1826) dans le Miocène (moyen ?, supérieur ?) de la région d'Anvers, où il décrit «*Madrepora cariosa*», attribuable vraisemblablement au genre *Culicia* (cf. *supra*).

2.3. En Méditerranée

Au Miocène moyen, l'espèce est citée dans la colline de Turin par Chevalier (1961) en deux localités seulement, à Bardassano et probablement à la villa Rovasenda. Précédemment, Zuffardi-Comerci (1932) l'avait aussi mentionnée dans cette région, sous le nom de *Cryptangia parassita, sic*. Il en est de même pour Sismonda (1871) qui citait *Cryptangia parassitica, sic*, à Turin.

Cependant, en approfondissant la recherche bibliographique, on peut noter que Füchs (1883) cite «*Cryptangia parassitica* MICHEL.» (*sic*) dans le Miocène moyen d'Égypte, à l'oasis Siuah et au Gebel Geneffe. Sur la figuration de cet auteur (pl. XVIII, fig. 6–7), montrant une association avec «*Cellepora palmata* MICH.», on observe de minuscules orifices au sein d'une colonie de bryozoaires; n'ayant pu examiner ces échantillons, nous considérons l'identification comme douteuse. Toutefois, Felix (1903, p. 18) mentionne à nouveau la présence de l'espèce («*Cryptangia parasita* MICH.» associée à «*Cellepora palmata*») dans les deux gisements, sans la figurer; il est permis de penser, vu l'association des deux organismes, qu'il s'agit au moins d'un représentant du genre *Culicia*.

Au Miocène moyen, le genre *Culicia*, représenté par une seule espèce (ou peut-être deux ?, la forme d'Égypte restant incertaine), était donc déjà bien implanté en Atlantique Nord-Est et en Méditerranée.

3. Miocène supérieur

3.1. En Atlantique

En Atlantique Nord-Est, le genre *Culicia* existe au Miocène supérieur dans le golfe ligérien (Fig. 6), avec présence de *C. parasita*:

- dans les faluns du Tortonien: à Doué-la-Fontaine, Maine-et-Loire (Michelin 1847, Chevalier 1961 et révision des coll. Couffon, Lelièvre et autres au musée d'Angers).
- dans les dépôts de Messinien probable (ou Tortonien supérieur): à Renauleau (*vide* Millet 1854; ce gisement, longtemps considéré comme disparu, a été retrouvé récemment) et à Beugnon (révision des coll. Lauriat-Rage et Badillet, et récoltes personnelles de C. Chaix *in situ*), ces deux gisements situés sur la commune de Brigné (Maine-et-Loire). Les exemplaires y sont soit isolés (coll. Badillet et Lauriat-Rage, Fig. 5.4), soit en colonie incluse dans des bryozoaires (récolte C. Chaix); ces observations confirment que l'association *Culicia* – *Celleporaria* est facultative, ce qui n'est peut-être pas le cas de l'association *Cryptangia* – *Celleporaria*, d'après Darrell & Taylor (1993).

3.2. En Méditerranée

L'espèce *Culicia parasita* a également poursuivi son expansion dans le Miocène supérieur de Méditerranée, où on la trouve en plusieurs points:

- Maroc: Messinien de Melilla (Benmoussa et al. 1989), où elle est associée à *C. palmata*.
- Crète: Messinien de Kavrochori, un spécimen (Fig. 5.3) solitaire, fixé sur *Siderastraea radians*.

Le genre *Culicia* s'est donc maintenu au Miocène supérieur, associé ou non à *Celleporaria palmata*, à la fois dans l'Atlantique Nord-Est et en Méditerranée où il est rare. Notons que le faciès récifal bien développé au Miocène supérieur en Méditerranée (avec de grandes colonies de *Porites* et *Tarbellastraea* notamment) pourrait représenter un facteur défavorable pour trouver des petits coraux de ce type.

4. Pliocène

4.1. En Atlantique et Mer du Nord

Au Pliocène, le golfe de la Loire est moins étendu que précédemment, en particulier vers l'E, et le faciès régional du «Redonien» occupe une zone reliant les secteurs de Rennes, d'Angers et de Nantes, largement ouverte vers le SW (Fig. 6). Une communication directe vers le nord avec la Manche depuis le petit golfe de Rennes n'est apparemment pas établie de façon certaine; elle est admise par Van Vliet-Lanoë et al. (1998) au Zancéen sous forme d'un étroit passage marin, mais non indiquée sur les cartes paléogéographiques de Lauriat-Rage (1981) et Alvinerie et al. (1992). Les auteurs s'accordent pour considérer que la mer pliocène entourait largement le Massif Armoricaïn et qu'au nord un vaste golfe d'obédience atlantique (proto-Manche) s'est développé, admettant un petit détroit au milieu du Cotentin. Vers le NE, ce golfe semble avoir été ouvert au niveau du Pas-de-Calais à plusieurs reprises durant le Pliocène, tant au Zancéen qu'au Plaisancien (Van Vliet-Lanoë et al. 1998); cela a permis une communication avec la Mer du Nord.

Notons que le faciès redonien, qui est classiquement rattaché au Pliocène, commence localement dès le Miocène terminal avec le «Redonien archaïque», encore de type chaud, et qu'il pourrait atteindre l'extrême base du Pléistocène, notamment en Normandie. Ici aussi, l'absence de datations fines ne permet guère de trancher en ce qui concerne divers sites, dans l'état actuel des données (discussion in Cavelier et al. 1980).

L'espèce *Culicia parasita* poursuit son expansion et se trouve un peu plus au N que précédemment, en Normandie (Chaix 1989). Cependant, dans le bassin de la Loire, elle n'occupe plus que la partie occidentale du Maine-et-Loire, en liaison avec l'extension du domaine marin limitée à la longitude d'Angers. Elle s'installe aussi plus à l'W et au SW en Loire-Atlantique et en Vendée (Chaix in Lauriat-Rage et al. 1989; Chaix in Chevalier et al. 1989; Chaix in Borne et al. 1989); elle est connue jusqu'en Charente-Maritime (île d'Oléron). Les niveaux concernés sont surtout des sables calcaires fossilifères ou des faluns, toujours de faciès littoral, et en général avec un hydrodynamisme assez fort.

Par ailleurs, elle s'étend même en Mer du Nord, où elle est citée dans le Scaldisien de Vlissingen, Pays-Bas (Lagaaij 1952).

Cette espèce ne semble donc pas craindre les climats relativement frais.

Sauf cas particuliers où des colonies sont incluses dans des bryozoaires comme à la Limouzinière (Fig. 5.5), les exemplaires sont toujours trouvés isolés, les bryozoaires, du moins les formes à zoarium de grande taille, étant souvent absents des gisements considérés. Notons que les échantillons de Pal-luau (Vendée) interprétés par Chevalier (in Ters et al. 1970) comme appartenant à une espèce probablement différente –et nouvelle– de *Culicia*, rentrent bien, après révision, dans la variabilité de *C. parasita*.

4.2. En Méditerranée

Culicia parasita est également présente dans le Pliocène de Méditerranée, soit en exemplaires isolés, soit associée à *Celleporaria palmata*:

Espagne méridionale: environs d'Aguilas (provinces d'Almeria et Murcia) (fide Brébion et al. 1978, p. 59). Italie méridionale: Gallina, Calabre (cf. Pouyet 1973). Algérie, à Douera près d'Alger: ex. très bien conservés, associés à *C. palmata* (cités par Pouyet 1973, pl. 17, fig. 5, puis récolte A. Hamdane, Fig. 5.6; voir aussi Haddadi-Hamdane 1996). Crète: Voutes (HK 036, récoltes D. Merle et C. Chaix, exemplaires tous isolés). Rhodes: partie orientale de l'île (fide Spjeldnaes & Moissette 1997, puis récolte C. Chaix), spécimens associés à *C. palmata*, Pliocène supérieur. Ile de Karpathos (com. pers. P. Moissette).

A la fin du Pliocène, il y a apparemment disparition de *Culicia parasita* et de *Celleporaria palmata*, tant en Atlantique qu'en Méditerranée; mais le genre *Culicia* semble exister ailleurs (domaine du Pacifique) à cette époque.

4.3. Dans l'Indo-Pacifique

On note dans cette province une seule citation de ce genre de corail, dans le «Pliocène» d'Australie (espèce *Culicia rubeola*, cf. Howchin 1909, qui reprend simplement une citation de Tate 1890, sans description ni figuration). Les connaissances sont encore trop lacunaires, et on ne dispose pour le moment d'aucun jalon, pour faire le lien entre les *Culicia* du Pliocène de Méditerranée et ceux, très hypothétiques, de niveaux attribués au Pliocène en Australie, dont il faudrait confirmer l'âge.

V. Répartition et critères d'identification des espèces actuelles de *Culicia*

A l'époque actuelle, le genre *Culicia* est entièrement localisé dans la province indo-pacifique, de la Mer Rouge au Pacifique central et à l'Australie; il est assez diversifié avec une douzaine de taxons. Une présentation de ces espèces a été effectuée par Chevalier (1971). A la lecture de l'abondante littérature concernant ces espèces, il semble qu'on puisse les différencier notamment par le nombre de septes qu'elles possèdent au

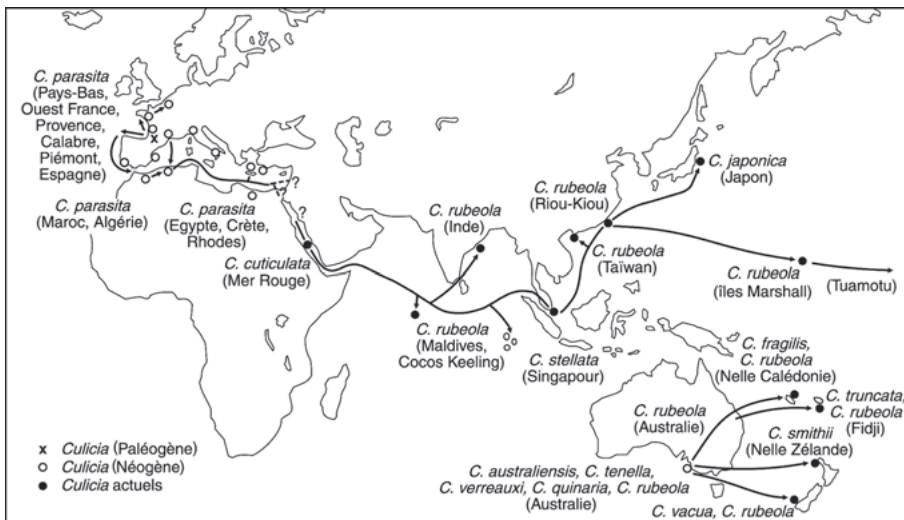


Fig. 9. Carte de répartition stratigraphique et géographique des espèces du genre *Culicia*. On voit ici l'origine aquitaine de ce genre; c'est en effet la seule région connue où il soit présent au Paléogène. Ses migrations vers la Méditerranée, puis vers l'Indo-Pacifique, sont esquissées de manière hypothétique.

stade adulte (en incluant *C. parasita*, unique espèce fossile, dans cette liste):

- une seule espèce développe 6 septes au total au stade adulte: *C. vacua*;
- une espèce développe 12 septes: *C. fragilis*;
- 3 espèces développent 24 septes (trois cycles complets): chez *C. parasita*, les septes du 3^e cycle sont rudimentaires, tandis que chez *C. tenella* et *C. truncata*, tous les septes sont bien développés;
- 6 espèces développent 4 cycles incomplets de septes (plus précisément de 32 à 44 septes): *C. rubeola*, *C. stellata*, *C. verreauxi*, *C. quinaria*, *C. cuticulata* et *C. japonica*; l'examen de tous les autres caractères sur des populations de ces différents taxons serait nécessaire pour justifier une éventuelle mise en synonymie;
- deux espèces développent 4 cycles complets de septes (48 septes): *C. smithii* et *C. australiensis*.

VI. Données biogéographiques et écologiques

1. Aperçu sur la biogéographie

La carte présentée ici (Fig. 9) situe géographiquement les diverses espèces de *Culicia* connues dans l'Actuel et à l'état fossile dans le monde, ainsi que les hypothétiques déplacements du genre depuis le Chattien d'Aquitaine.

Il faut noter que ce taxon étant de très petite taille par rapport à beaucoup d'autres coraux, notamment hermatypiques, il a souvent pu passer inaperçu dans de nombreux gisements (comme ce fut le cas très longtemps en Aquitaine), et donc cette carte devra sûrement être complétée lors de récoltes ultérieures. A partir du Burdigalien, *Culicia parasita* a essaimé vers la Méditerranée où il a vécu jusqu'au Pliocène. Au Miocène moyen, il a colonisé le NW de la France, s'y maintenant jusqu'à la fin du Néogène, et a poussé son expansion vers les Pays-Bas au Pliocène, époque de la disparition apparente de

C. parasita. Des investigations complémentaires devront confirmer la présence probable du genre dans le Miocène d'Anvers en Belgique, et permettre de déterminer l'espèce. Toutes ces répartitions peuvent être reliées à de bonnes communications en domaine marin de plate-forme, favorisant de nombreux échanges fauniques au sein de divers groupes (coraux, mollusques, échinides, foraminifères...; Alvinerie et al. 1992; Cahuzac & Chaix 1996; Chaix et al. 1999, 2000). C'est notamment le cas entre les bassins d'Atlantique Nord-Est (Aquitaine, Loire, Portugal) et les bassins de Méditerranée occidentale (Rhône, Italie), tant au Miocène inférieur qu'au Miocène moyen. De même au Pliocène, un détroit marin a relié l'Atlantique Est et la Manche avec la Mer du Nord.

En revanche, la question se pose de savoir si le genre *Culicia* a pu avoir migré de la Méditerranée vers le domaine Indo-Pacifique et la Mer Rouge, où il est présent actuellement. L'âge d'une telle migration demeure également incertain. La dernière liaison marine entre Méditerranée et Indo-Pacifique semble dater du Langhien (*vide* Rögl 1998, 1999), après le «*Gomphotherium* landbridge» de la fin du Burdigalien où la fermeture paraît attestée. La connection se serait alors faite vers la bordure nord de la Plaque Arabique, et au niveau d'un golfe allongé développé à hauteur de l'Irak d'aujourd'hui, et d'une partie du Golfe Persique. Des bras de mer intermittents, souvent de courte durée, et toujours peu profonds, auraient ainsi pu exister au début du Miocène moyen. Toutefois, ce point est encore controversé, et d'autres auteurs infirment de telles communications, estimant qu'à partir de la limite Miocène inférieur – moyen la Méditerranée était définitivement close à l'est (Adams et al. 1999).

Concernant *Culicia*, on ne peut exclure qu'une migration ait eu lieu effectivement vers cette époque, mais les arguments pour l'étayer manqueraient, par suite de lacunes de connaissances, liées à des insuffisances d'échantillonnages ou à l'absence d'affleurements de faciès approprié en Océan Indien. D'un autre côté, il se peut aussi que la répartition de *Culicia*

parasita correspondre à celle de divers autres taxons marins qui se révèlent des marqueurs de la fermeture orientale de la Méditerranée vers la fin du Burdigalien, car ils sont inconnus plus à l'est. Dans ce dernier cas, il pourrait ne pas y avoir de liens phylétiques directs entre cette espèce et les formes actuelles de *Culicia*. Seule l'étude de matériel nouveau, issu de régions et de périodes aussi complètement représentatives que possible, pourra aider à la compréhension de cette question.

2. Données écologiques

Rappelons que ce genre de corail n'est pas récifal et qu'il ne participe jamais à l'élaboration de formations construites, de quelque importance que ce soit. Vaughan & Wells (1943), dans une étude synthétique sur les conditions de vie des genres de coraux vivants, indiquent pour *Culicia* une profondeur comprise entre 0 et 366 m, et une température de 12°C à 27,7°C. Ce genre est donc globalement assez eurybathe et eurytherme. Peu de nouvelles données ont été apportées par la suite, jusqu'aux travaux de Chevalier (1971); en Nouvelle-Calédonie, ce genre est considéré comme sciaphile, et vivant entre 10 et 20 m de profondeur (e.g. pour les deux espèces vivantes *Culicia rubeola* et *C. fragilis*). Cairns & Parker (1992) l'indiquent aussi comme cryptique et reptoïde encroûtant dans le Sud australien. Veron (2000) a figuré des *Culicia* vivant à très faible profondeur, en milieu intertidal de la Grande Barrière de Corail.

Les indications fournies par les récoltes fossiles confortent ces observations. Les faunes associées à *C. parasita* témoignent d'environnements infralittoraux, dans des conditions climatiques s'étendant du type tropical (Chattien) au type tempéré chaud (Néogène supérieur). Spjeldnaes & Moissette (1997) suggèrent par exemple une profondeur d'environ 30–50 m pour les «celleporid thickets» à *Culicia* du Pliocène de l'île de Rhodes. Par ailleurs, tous les niveaux considérés correspondent à des milieux à salinité normale. Concernant le substrat, les *Culicia* fossiles ont colonisé (s'agissant surtout des individus isolés) des biotopes aux fonds variés, pouvant être formés de sables carbonatés bioclastiques, de faluns, de marnes sableuses, de marnes coquillères, avec donc toujours apparemment une fraction carbonatée importante. Le corail a pu trouver dans ces substrats des éléments durs pour se fixer; dans une colonie vivant isolément, tous les polypierites sont unis à leur base par des stolons calcaires fixés au support, étendus en nappe, les reliant les uns aux autres. Les faciès évoqués étaient en outre liés à des conditions d'agitation différentes selon les sites, avec souvent un hydrodynamisme notable; les *Culicia* recueillis se sont adaptés à de telles variations et ce facteur paraît peu déterminant pour la présence de ce corail qui, du fait de sa petite taille, pouvait sans doute être abrité par d'autres organismes plus volumineux.

A propos des *Culicia* du site pliocène de Palluau (W France), Chevalier (*in* Ters et al. 1970) estime que les coraux de ce gisement «vivaient près du rivage en eau tempérée chaude (type Californie) et relativement peu profonde». Pour Canu & Lecointre (1930), le bryzoaire *Celleporaria palmata* (dans le-

quel est souvent inclus *Culicia*) présente dans l'ensemble du golfe ligérien des morphologies zoariales très variables, et ses colonies devaient être fixées à des algues dans des biotopes peu profonds, leur «développement étant intimement lié aux variations incessantes d'un milieu instable et changeant». Ils soulignent que dans les sites du Maine-et-Loire notamment, les colonies sont très grandes, arborescentes et globuleuses, et ces auteurs supposent qu'elles «s'accrochaient à des algues dont les frondes étaient de très grandes dimensions»; ces colonies étaient alors facilement «parasitées» par des polypiers et des pholades.

Dans le Miocène rhodanien, Pouyet (1973) figure des spécimens de *C. palmata* associés à des plantes marines, notamment «une grosse colonie creuse, enroulée autour d'une matre de posidonie» (pl. 2, fig. 9), ou une «colonie en entonnoir, probablement fixée sur une base de posidonie» (pl. 10, fig. 1–3); dans les niveaux concernés, ces bryozoaires, ainsi que les *Culicia* associés, vivaient dans des milieux peu profonds de la zone photique, parsemés d'herbiers sous-marins. De plus, cet auteur mentionne des zoaria de *C. palmata* «atteints de gigantisme», avec une taille des colonies de 40 cm. Leur polymorphisme est très fort, les colonies étant selon les cas branchues, lamellaires étalées, massives. On peut observer que les polypierites de *Culicia parasita* se sont ici développés à la fois dans les zoaria branchus et massifs du bryozoaire. C'est apparemment le cas général, constaté aussi au Portugal, dans les bassins aquitain et ligérien, dans divers gisements méditerranéens, et tant au Miocène qu'au Pliocène.

La cavité présumée du corail (sous réserve de confirmation) pourrait atteindre en longueur jusqu'à 18 cm de bas en haut dans les plus grosses colonies du bryozoaire hôte (d'après Pouyet 1973, Miocène rhodanien). Dans ce cas, les planchers ou dissépiments que le corail devait fabriquer, au cours de sa croissance, pour se maintenir dans la partie supérieure de son habitacle (en communication avec l'eau de mer) ne sont pas observés, peut-être ont-ils été dissous. On a parfois noté qu'en plus des stolons présents à la base des polypierites, le corail a pu ré-émettre plus haut des stolons à certains paliers, aux fins probables de stabiliser sa croissance ou de se multiplier. La longueur nettement plus forte que peuvent atteindre les cavités tubulaires de *Culicia parasita* au sein du bryozoaire constitue la seule différence apparente, chez cette espèce, avec les spécimens isolés (ou coloniaux non liés à un bryozoaire), qui dépassent rarement 1 cm de long (ce qui est aussi le cas des taxons vivants du genre). Les autres caractères (e.g. nombre de septes, diamètre calicinal, épithèque, stolons de base, Fig. 3.7) semblent identiques, qu'il y ait ou pas croissance intégrée des deux commensaux.

Buge (1952, 1957) a discuté à partir d'échantillons du Miocène moyen ligérien les conditions de l'association du corail et du bryozoaire, observant par exemple en coupe que les lignes d'accroissement du calice et du zoarium coïncidaient exactement: il y a donc «une corrélation étroite» de la croissance des deux organismes, phénomène confirmé par Darrell & Taylor (1993). D'autre part, c'est souvent en présence du corail que

les colonies globuleuses du bryzoaire seraient les plus massives (Buge 1957).

Pouyet (1973) a figuré en coupe verticale une grosse colonie de *Celleporaria palmata*, pétrie de cavités tubulaires de *Culicia*, et montrant «la forme buissonnante du cnidaire» (pl. 11, fig. 6; Burdigalien rhodanien); depuis la base, la colonie du corail s'est développée en éventail avec multiplication progressive vers le haut des polypes, qui apparaissent toujours intimement intégrés dans le squelette du bryzoaire (cf. aussi spécimens du Miocène moyen de Martignas, Aquitaine). A la base, sur de nombreux échantillons, il a été observé que le bourgeonnement se fait à partir d'un stolon en général assez court (parfois encore visible sous forme d'un canal) que «le bryzoaire a respecté au cours de sa croissance» (Pouyet 1973). A la surface supérieure du zoarium (sur les spécimens bien conservés du bassin rhodanien), les ouvertures des polypières sont souvent bordées par «une légère collerette en relief» formée de zoécies; ce caractère n'est pas constant, et les calices peuvent être au ras du zoarium (Miocène aquitain, Fig. 5.1) ou faire saillie plus ou moins fortement (Néogène de Loire ou de Méditerranée, Fig. 4.6; Fig. 3.5–6). Les orifices calicinaux sont, en règle très générale, régulièrement espacés sur la surface zoariale. En section mince, la disposition des zoécies montre que dans la partie basse, «la première couche zoéciale est en partie disposée régulièrement (lamelle de croissance)» autour du tube corallien, puis les zoécies apparaissent souvent ordonnées au contact du corail; il y a donc eu «croissance du cellépore autour du madréporaire» (Pouyet 1973, pl. 1, fig. 4; 1978), sans doute à un rythme qui globalement s'équilibrait entre les deux commensaux. La croissance se faisait d'abord au contact du stolon, puis autour des polypières et des calices, avec formation possible d'une collerette zoéciale au-dessus de la périphérie de ceux-ci.

Il s'agit donc d'une association biologique où les deux organismes liés grandissent en même temps et parallèlement, le corail étant toujours englobé ou «noyé» au sein des zoaria, mais sans être gêné, perturbé ou débordé par ceux-ci. Le type d'interaction est difficile à déterminer précisément; pour Cadée & McKinney (1994) qui ont étudié dans le Pliocène hollandais une symbiose très voisine, –avec une disposition zoéciale identique autour des coraux–, entre le même bryzoaire et *Cryptangia woodi* (attribué par ces auteurs au genre *Culicia*), l'association est «a commensal or, more likely, a mutualistic relationship». On peut noter qu'apparemment une association comparable n'est pas signalée chez les espèces actuelles du genre *Culicia*. Il semble que des caractéristiques particulières (physico-chimiques, biologiques, squelettiques ?) ayant favorisé ce commensalisme à bénéfices mutuels, se soient perdues entre la fin du Pliocène et l'Actuel.

VII. Conclusions

Cette étude a permis de montrer que le genre *Culicia*, représenté à l'heure actuelle par de nombreuses espèces indo-pa-

cifiques, a existé au moins depuis le Chattien en Europe occidentale et que son développement s'est poursuivi jusqu'au Pliocène dans toute la zone atlantico-méditerranéenne, où il est connu par la seule espèce *Culicia parasita*. Il est parfois abondant et souvent très bien conservé en Aquitaine; il semble y avoir pris naissance au Chattien, dans l'état actuel des connaissances, et s'y est développé jusqu'au Miocène moyen au moins. L'espèce citée est aussi connue au Néogène supérieur, d'une part dans le golfe ligérien et jusqu'en Mer du Nord, et d'autre part dans toute la Méditerranée. Ce taxon apparaît donc assez conservateur, ayant un vaste éventail stratigraphique s'étendant sur plus de 20 Ma. Il est aussi relativement ubiquiste (voire opportuniste) sur le plan paléocéologique; il semble assez indifférent aux conditions de substrat ou d'hydrodynamisme, tout en restant adapté d'un point de vue bathymétrique aux faciès de type néritique interne, du moins dans l'ensemble des niveaux fossiles recensés ici.

D'autre part, sa répartition biogéographique est un exemple parmi d'autres qui illustre les processus de migration effectués grâce à des courants marins en domaine néritique. Rappelons que d'une manière générale, les communications entre Méditerranée occidentale et domaine Nord-Est – Atlantique étaient faciles au Miocène inférieur-moyen.

Le problème demeure de confirmer un passage de *Culicia* vers l'Océan Indien puis le Pacifique, et de le dater: au Pliocène (ou auparavant ?). Cela pose la question de l'origine monophylétique ou polyphylétique du genre *Culicia*, question demeurant sans réponse aujourd'hui dans l'état des données connues. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour trouver des jalons d'une possible migration.

D'un point de vue paléocéologique, en accord avec Darrell & Taylor (1993), cette étude a aussi montré que l'association *Culicia parasita* – *Celleporaria palmata*, fréquemment observée, n'était en rien indispensable à l'existence du corail, puisque *C. palmata* semble n'être apparu qu'à l'Aquitainien, soit après *Culicia* (apparu au Chattien); on peut cependant constater que l'association a profité aux deux espèces et qu'elles ont disparu toutes les deux à la fin du Pliocène. Néanmoins, chaque espèce vivait très bien sans l'autre: il s'agissait sans doute d'une association de type opportuniste, comme actuellement l'association poisson-clown – anémone de mer en domaine tropical.

Remerciements

Nous remercions les chercheurs de terrain pour le prêt d'échantillons: B.R.G.M., A. Cluzaud, B. Delrieu, L. Dolin, B. Faury, A. Hamdane, A. Lauriat-Rage, J.-F. Lesport, C. Pareyn, M. Philippe, P. Renard; les techniciens pour l'aide à l'iconographie de cet article: B. Schmid (cliché de *Rhabdophyllia intercostata*), P. Loubry et D. Serrette (autres clichés), F. Pilard (cartes et construction des planches); P. Moissette, D. Nolf, J. Pais, O. Schultz pour les informations fournies; les rapporteurs (B. Lathuilière et P. Moissette) pour leurs remarques judicieuses.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS, C.G., BAYLISS, D.D. & WHITTAKER, J.E. 1999: The terminal Tethyan event: a critical review of the conflicting age determinations for the disconnection of the Mediterranean from the Indian Ocean. In: WHYBROW, P.J. & HILL, A. (Eds.): Fossil Vertebrates of Arabia, 477–484, Yale Univ. Press.
- ALVINERIE, J., ANTUNES, M.T., CAHUZAC, B., LAURIAT-RAGE, A., MONTENAT, C. & PUJOL, C. 1992: Synthetic data on the paleogeographic history of Northeastern Atlantic and Betic-Rifian basin, during the Neogene (from Brittany, France, to Morocco). *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 95, 263–286.
- BARRIER, P. & GODDYN, X. 1998: Les faluns du Blésois et du Lochois: contrôle structural, environnements de dépôt, organisation séquentielle et reconstitution paléogéographique. *Bull. Inf. Géol. Bass. Paris* 35, 13–32.
- BARTA-CALMUS, S. 1973: Révision de collections de Madréporaires provenant du Nummulitique du Sud-Est de la France, de l'Italie et de la Yougoslavie septentrionales. Thèse Univ. Paris-VI, 694 p.
- BENMOUSSA, A., EL HAJJAJI, K., POUYET, S. & DEMARCO, G. 1989: Les mégafaunes marines du Messinien de Melilla (Nord-Est Maroc). *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 73, 51–60.
- BORNE, V., BREBION, P., BUGE, E., CHAIX, C., CHEVALIER, M., COURBOULEIX, S., ESTÉOULE-CHOUX, J., FARJANEL, G., LAURIAT-RAGE, A., LIMASSET, O., MARGEREL, J.-P., NIKODIC, J., SELLIER, D. & TRAUTH, N. 1989: Conservation, dans le pays nantais, de sédiments pliocènes en bordure d'accidents de type Quessoy – Nort-sur-Erdre (Loire-Atlantique). *Géol. Fr.* 1–2, 171–190.
- BRACHERT, T.C., FORST, M.H., PAIS, J.J., LEGOINHA, P. & REIJMER, J.J.G. 2003: Lowstand carbonates, highstand sandstones? *Sediment. Geol.* 155, 1–12.
- BREBION, P., LAURIAT-RAGE, A., PAJAUD, D., POUYET, S. & ROMAN, J. 1978: Les faunes pliocènes des environs d'Aguilas (provinces d'Almeria et de Murcia, Espagne méridionale). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* 68, 3^e sér., 55–76.
- BUGE, E. 1952: Classe des Bryozoaires. In: *Traité de Paléontologie*, T. I, 688–749, Masson, Paris.
- BUGE, E. 1957: Les Bryozoaires du Néogène de l'Ouest de la France. *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, sér. C, 6, 436 p.
- BUGE, E., FRENEIX, S. & TERS, M. 1958: L'Helvétien de la région littorale vendéenne. Situation et paléontologie des gisements. Étude sédimentologique et paléogéographique. C.-R. 83^e Congr. Soc. Sav., Aix-Marseille, 77–88.
- CADÉE, G.C. & MCKINNEY, F.K. 1994: A coral-bryozoan association from the Neogene of northwestern Europe. *Lethaia* 27, 59–66.
- CAHUZAC, B. & CHAIX, C. 1993: Les faunes de coraux (Anthozoaires Scléractiniaires) de la façade atlantique française au Chattien et au Miocène. *Ciências da Terra* 12, 57–69.
- CAHUZAC, B. & CHAIX, C. 1994: La faune de coraux du Chattien de La Têoulère (Peyrehorade, Landes). *Bull. Soc. Borda* 436, 463–484.
- CAHUZAC, B. & CHAIX, C. 1996: Structural and faunal evolution of Chattian-Miocene reefs and corals in Western France and Northeastern Atlantic Ocean. In: FRANSEEN, E. et al. (Eds.): *Models for Carbonate Stratigraphy from Miocene Reefs Complexes of the Mediterranean Regions*. Soc. Econ. Paleont. Mineral., Concepts in Sedimentology and Paleontology 5, 105–127.
- CAHUZAC, B. & POIGNANT, A. 1997: Essai de biozonation de l'Oligo-Miocène dans les bassins européens à l'aide des grands foraminifères néritiques. *Bull. Soc. géol. Fr.* 168, 155–169.
- CAHUZAC, B. & POIGNANT, A. 2000: Les foraminifères benthiques du Langhien du Bassin d'Aquitaine (S-W de la France); données paléocéologiques et biogéographiques. *Geobios* 33, 271–300.
- CAHUZAC, B. & TASSY, P. 1999: Sur trois nouveaux sites marins à *Zygodopodon turicensis* (Proboscidea, Mammalia) dans le Miocène moyen d'Aquitaine. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 135, 105–112.
- CAHUZAC, B. & TURPIN, L. 1999: Stratigraphie isotopique du Strontium dans le Miocène marin du Bassin d'Aquitaine (SW France). *Rev. Soc. Geol. Esp.* 12, 37–56.
- CAHUZAC, B., JANIN, M.-C. & STEURBAUT, E. 1995: Biostratigraphie de l'Oligo-Miocène du Bassin d'Aquitaine fondée sur les nannofossiles calcaires. Implications paléogéographiques. *Géol. Fr.* 2, 57–82.
- CAHUZAC, B., CARBONEL, P., CLUZAUD, A., COLIN, J.-P., FAURY, B., GILLY, Y., LESPORT, J.-F., LONDEIX, L., MARTIN, N. & ROCHER, P. 1996: La Réserve Naturelle Géologique de Saucats-La Brède (Gironde). *Sud-Ouest Nature* 92, 64 p.
- CAHUZAC, B., TURPIN, L. & BONHOMME, P. 1997: Sr isotope record in the area of the Lower Miocene historical stratotypes of the Aquitaine Basin (France). In: MONTANARI, A. et al. (Eds.): *Miocene Stratigraphy: an Integrated Approach*. *Developments in Paleontology and Stratigraphy* 15, chapter A 4, 33–56, Elsevier.
- CAIRNS, S.D. & PARKER, S.A. 1992: Review of the Recent Scleractinia (stony corals) of South Australia, Victoria and Tasmania. *Rec. South Austr. Mus., Monographs Ser.* 3, 1–82.
- CANU, F. & LECOINTRE, G. 1925–1930: Les Bryozoaires cheilostomes des faluns de Touraine et d'Anjou. *Mém. Soc. géol. Fr.* 4, 130 p.
- CAVELIER, C. (coord.), KUNTZ, G., LAUTRIDOU, J.-P., MANIVIT, J., PAREYN, C., RASPLUS, L. & TOURENO, J. 1980: Miocène et Pliocène. In: MÉGNIEN, C. (Ed.): *Synthèse géologique du Bassin de Paris*, 1, *Mém. Bur. Rech. géol. min.* 101, 415–436.
- CHAIX, C. 1989: Les Scléractiniaires du Pliocène de Normandie. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.* 1, 4^e sér., 3–13.
- CHAIX, C. 1999: *Cahuzacopsammia meandrinoïdes* nov. gen. et sp., Scléractiniaire Dendrophylliidé de l'Oligocène supérieur d'Aquitaine (France). *Geobios* 32, 805–813.
- CHAIX, C. & CAHUZAC, B. 1995: Le genre *Culicia* Dana, 1846 (Anthozoaire Scléractiniaire). Nouvelles données sur son évolution paléobiogéographique, notamment en Atlantique-Est. *Interim Colloquium RCANS (Regional Committee of the Atlantic Neogene Stratigraphy)*, Tours, 24–27 Mai 1995, vol. résumés, 6.
- CHAIX, C. & CAHUZAC, B. 2001: Une faune inédite de coraux scléractiniaires dans le gisement chattien d'Escornebéou (Landes, SW France); stratigraphie, systématique et paléocéologie. *Ann. Paléont.* 87, 3–47.
- CHAIX, C. & CAHUZAC, B. 2005: Les faunes de Scléractiniaires dans les faluns du Miocène moyen d'Atlantique-Est (bassins de la Loire et d'Aquitaine): paléobiogéographie et évolution climatique. *Ann. Paléont.* 91, 33–72.
- CHAIX, C., CAHUZAC, B. & CLUZAUD, A. 1999: Les Scléractiniaires du Serravallien de Pessac (Nord-Aquitaine, France); approche paléocéologique. *Geobios* 32, 33–62.
- CHAIX, C., CAHUZAC, B. & CLUZAUD, A. 2000: Découverte d'*Acanthastraea* (*Isophyllastraea*) (Scléractiniaires, Mussidae) dans le Langhien d'Aquitaine, SW France; intérêt paléobiogéographique. *Géol. Méditerran.* 26, 3–4 (daté 1999), 143–151.
- CHARRIER, P. & PALBRAS, N. 1979: Un modèle d'évolution paléocéologique et de dynamique sédimentaire dans les faluns miocènes de Touraine: le bassin de Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). T. I: Étude paléontologique. Thèse Univ. Paris-Sud, 205 + XIV p.
- CHEVALIER, J.-P. 1961: Recherches sur les Madréporaires et les formations récifales miocènes de la Méditerranée occidentale. *Mém. Soc. géol. Fr.* 93, 562 p.
- CHEVALIER, J.-P. 1971: Les Scléractiniaires de la Mélanésie française (Nouvelle-Calédonie, Iles Chesterfield, Iles Loyauté, Nouvelles-Hébrides), 1^e partie. Éd. Fondation Singer-Polignac, Paris, 307 p.
- CHEVALIER, M., BORNE, V., BREBION, P., BUGE, E., CHAIX, C., COURBOULEIX, S., DELANOÉ, Y., ESTÉOULE-CHOUX, J., FARJANEL, G., LAURIAT-RAGE, A., MARGEREL, J.-P., POUIT, D., ROMAN, J., TRAUTH, N. & VIAUD, J.-M. 1989: Le complexe cénozoïque de Corcoué-sur-Logne (Loire-Atlantique). Études sédimentologiques, paléontologiques et premières reconnaissances géophysiques. *Géol. Fr.* 1–2, 153–170.
- CODE ICZN 1999: International Code of Zoological Nomenclature (by the International Commission on Zoological Nomenclature). Fourth edition. The Natural History Museum (Ed.), London, 306 p.
- COUFFON, O. 1903: Étude critique sur les faluns de Saint-Clément-de-la-Place. *Bull. Soc. Ét. Sc. Angers* 32, 83–151.
- COUFFON, O. 1912a: Excursion scientifique du 23 juin 1912 à Baugé et ses environs. *Bull. Soc. Ét. Sc. Angers* 41, 115–124.
- COUFFON, O. 1912b: Excursion du 25 août 1912 à Pouancé. Partie géologique. *Bull. Soc. Ét. Sc. Angers* 41, 135–143.
- DANA, J. D. 1846: Zoophytes. United States exploring expeditions during the years 1838–1842 under the command of Charles Wilkes U. S. N., 7, 740 p., Philadelphia.

- DARRELL, J.G. & TAYLOR, P.D. 1993: Macrosymbiosis in corals: a review of fossil and potentially fossilizable examples. *Cour. Forsch.-Inst. Senck.* 164, 185–198.
- DOLLFUS, G. 1920: Le Miocène moyen de La Chausserie près de Rennes. *Bull. Soc. géol. minér. Bretagne* 1, 2, 40–56.
- DOLLFUS, G.-F. & DAUTZENBERG, P. 1902: Conchyliologie du Miocène moyen du Bassin de la Loire. Première partie: Description des gisements fossilifères – Pélécy-podes. *Mém. Soc. géol. Fr., Paléont.* 27, 106 p.
- DUCASSE, O. & CAHUZAC, B. 1997: Les ostracodes indicateurs des paléoenvironnements au Miocène moyen (Serravallien) en Aquitaine (Sud-Ouest de la France). *Rev. Micropal.* 40, 141–166.
- DUPOUY, M. 1966: Contribution à l'étude des faluns de l'Anjou et de la Touraine (Savignéen et Pontilévien). D.E.S. Sc. Nat. (Paris, mss.), 102 p.
- FELIX, J. 1903: Korallen aus ägyptischen Miocänbildungen. *Z. deutsch. geol. Ges.* 55, 1–22.
- FILLIOZAT, M. 1911: Les Polypiers des faluns. (Révision des Polypiers des faluns de Touraine recueillis par Mme la Comtesse P. Leconte). *Feuille Jeunes Natur.* 41, 491, 169–175; 492, 185–190.
- FOLLIOT, M., PUJOL, C., CAHUZAC, B. & ALVINERIE, J. 1993: Nouvelles données sur le Miocène moyen marin («Sallomacien») de Gironde (Bassin d'Aquitaine, France). Approche des paléoenvironnements. *Ciências da Terra* 12, 117–131.
- FORST, M.H., BRACHERT, T.C. & PAIS, J. 2000: High-resolution stratigraphic correlation of coastal cliff sections in the Lagos-Portimão Formation (Lower-Middle Miocene, central Algarve, Portugal). *Ciências da Terra* 14, 289–296.
- FROST, S. H. 1981: Oligocene reef coral biofacies of the Vicentin, Northeast Italy. In: TOOMEY, D.F. (Ed.): *European fossil reef models*. Soc. Econ. Paleont. Mineral., Spec. Public. 30, 483–539.
- FÜCHS, T. 1883: Beiträge zur Kenntniss der Miocaenfauna Aegyptens und der libyschen Wüste. *Palaeontographica* 30, 2, 18–66.
- GOLDFUSS, G.A. 1826–1833: *Petrefacta germaniae*. 1^o partie, *Divisio prima: Zoophytorum reliquiae*, 1–114 (1826). *Divisio Secunda: Radiariorum reliquiae*, 115–221 (1829). *Divisio Tertia: Annulatorium Reliquiae*, 222–240 (1831–1833). Arnz et Comp. Eds., Düsseldorf.
- HADDADI-HAMDANE, A. 1996: Bryozoaires du Pliocène du Sahel d'Alger. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 140, 1–189.
- HOWCHIN, W. 1909: Notes on the discovery of a large mass of living coral in Gulf St Vincent with bibliographical references to the recent corals of South Australia. *Trans. R. Soc. South Austr.* 33, 242–252.
- LAGAAIL, R. 1952: The Pliocene Bryozoa of the Low Countries. *Meded. geol. Sticht. C.* 5, 233 p.
- LAURIAT-RAGE, A. 1981: Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France); signification stratigraphique et paléobiogéographique. *Mém. Mus. nat. Hist. nat., sér. C.* 45, 173 p.
- LAURIAT-RAGE, A., BREBION, P., BUGE, E., CHAIX, C., CHEVALIER, M., MARGEREL, J.-P., PAJAUD, D., POUIT, D., ROMAN, J. & VIAUD, J.-M. 1989: Le gisement redonien (pliocène) de la Marnière (La Limouzinière, Loire-Atlantique). *Biostratigraphie, paléobiologie, affinités paléobiogéographiques*. *Géol. Fr.* 1–2, 117–152.
- LAURIAT-RAGE, A., BREBION, P., CAHUZAC, B., CHAIX, C., DUCASSE, O., GINSBURG, L., JANIN, M.-C., LOZOUET, P., MARGEREL, J.-P., NASCIMENTO, A., PAIS, J., POIGNANT, A., POUYET, S. & ROMAN, J. 1993: Paleontological data about the climatic trends from Chattian to Present along the Northeastern Atlantic frontage. *Ciências da Terra* 12, 167–179.
- LAURIAT-RAGE, A. & RAGE, J.-C. 1978: Le gisement redonien (Pliocène) de la Morelière, île d'Oléron. Étude préliminaire de sa faune de Bivalves. *Geobios* 11, 91–93.
- LECOINTRE, G. 1947: *La Touraine*. Hermann & Cie Eds, Paris, 250 p.
- LESPORT, J.-F. & CAHUZAC, B. 2005: Découverte des sables à Mactres de la base du Burdigalien à Martillac (Nord Aquitaine; SW France); données paléontologiques. *Ann. Paléont.* 91, 73–116.
- MICHELIN, J.L.H. 1840–1847: *Iconographie zoophytologique*. Description par localités et terrains des polypiers fossiles de France et pays environnants. Paris, Bertrand édit., 348 p.
- MILLET, P. A. 1854: *Paléontologie du Maine-et-Loire*. Cosnier et Lachèse édit., Angers, 187 p.
- MILLET, P. A. 1866: *Paléontographie ou description des fossiles nouveaux du terrain tertiaire marin ou terrain miocène supérieur du département de Maine et Loire*. Angers, Cosnier et Lachèse imprim., 36 p.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J. 1848–1851: *Recherches sur la structure et la classification des Polypiers récents et fossiles*. *Ann. Sc. Nat., sér. 3*, 7 mémoires (in t. 9 à 16). *Mém.* 4, Monographie des Astréides, 12 (1849), 95–197.
- MILNE-EDWARDS, H. & HAIME, J. 1857–1860: *Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits*. Paris, *Libr. encycl. de Roret*; 1, 1857, XXXIV + 326 p.; 2, 1857, 633 p.; 3, 1860, 560 p.; Atlas, 1857, 1–11, 31 pl.
- NOLF, D., STEURBAUT, E. & CAHUZAC, B. 2002: Progrès récents dans la connaissance des gisements cénozoïques en Aquitaine méridionale (Chalosse, Béarn et Bas-Adour; SW France). *Rev. Micropal.* 45, 169–194.
- ORBIGNY, A. d' 1849–1852: *Prodrome de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés, faisant suite au cours élémentaire de Paléontologie*. Paris, Masson, 3 vol. Troisième volume (1852) 196 p. + Table alfab. 189 p.
- PHILIPPE, M. 1972: *Le Burdigalien (Miocène) du plateau des Courennes (Vaucluse)*. Étude stratigraphique et paléontologique. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 51, 275 p.
- POIGNANT, A. 1967: *L'Oligo-Miocène d'Aquitaine méridionale*. Thèse Univ. Paris, 3 tomes, 381 p.
- POUYET, S. 1973: Révision systématique des Cellépores (Bryozoa, Cheilostomata) et des espèces fossiles européennes. Analyse de quelques populations à Cellépores dans le Néogène du Bassin rhodanien. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon* 55, 266 p.
- POUYET, S. 1978: L'association Bryozoaires–Cnidaires. 6^e Réunion Ann. Sc. Terre, Soc. géol. Fr. éd., 319.
- REUSS, A.E. von 1868: *Paläontologische Studien über die älteren Tertiärschichten der Alpen.– I. Abteilung–Die Fossilen Anthozoen der Schichten von Castelgomberto*. *Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien* 28, 56 p.
- RÖGL, F. 1998: Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). *Ann. naturhist. Mus. Wien* 99A, 279–310.
- RÖGL, F. 1999: Oligocene and Miocene palaeogeography of the Circum-Mediterranean region. In: WHYBROW, P.J. & HILL, A. (Eds.): *Fossil Vertebrates of Arabia*, 485–500, Yale Univ. Press.
- SCHEIN-FATTON, E. 1973: *De la province biogéographique à la population, d'après les Pectinidés néogènes et actuels*. Thèse Univ. Paris-Sud, 213 p. (Trav. Lab. Pal. Orsay, Contrib. 3).
- SIMONDA, E. 1871: Matériaux pour servir à la Paléontologie du terrain tertiaire du Piémont. *Mem. r. Accad. Sci. Torino* (2), 25, 257–361.
- SPIELDNAES, N. & MOISSETTE, P. 1997: Celleporid (Bryozoan) thickets from the Upper Pliocene of the island of Rhodes, Greece. *Soc. Econ. Paleont. Mineral., Spec. Public.* 56 (Cool water carbonates), 263–270.
- TATE, R. 1890: On the discovery of marine deposits of Pliocene age in Australia. *Trans. R. Soc. South Austr.* 13, 172–180.
- TERS, M., BREBION, P., BUGE, E., CHEVALIER, J.-P., LAURIAT, A. & MARGEREL, J.-P. 1970: Le Redonien de la région de Palluau (Vendée). *Bull. Bur. Rech. géol. min.* 1, 2, 1–26.
- VAN VLIET-LANOË, B., LAURENT, M., HALLÉGOUET, B., MARGEREL, J.-P., CHAUVEL, J.-J., MICHEL, Y., MOGUEDET, G., TRAUTMAN, F. & VAUTHIER, S. 1998: Le Mio-Pliocène du Massif Armoricain. *Données nouvelles*. C.R. Acad. Sci. (Paris) IIA, 326, 333–340.
- VAUGHAN, T.W. & WELLS, J.W. 1943: Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper* 44, 445 p.
- VERON, J.E. 2000: *Corals of the world*. Austr. Inst. Mar. Sci., Townsville, t. 2, 429 p.
- VERRILL, A.E. 1870: Review of the corals and polyps of the west coast of America. *Trans. Connect. Acad. Arts Sci.* 1, 2, 377–558.
- WELLS, J.W. 1956: Scleractinia. In: MOORE, R.C. (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F (Coelenterata)*, 328–444.
- ZUFFARDI-COMERCI, R. 1932: *Corallari-Zoantari fossili del Miocene della «Collina di Torino»*. *Palaeontographia ital.* 33, 85–132.

Manuscrit reçu le 16 novembre 2004

Révision acceptée le 10 août 2005

Annexe 1. Liste des espèces citées:

- Bryozoa: *Celleporaria palmata* (MICHELIN 1847)
– Scleractinia: *Astrelia rugosula* MILLET 1854
Caulastrea pseudoflabellum (CATULLO 1847)
Cryptangia astrelloides MILLET 1854
C. intermedia d'ORBIGNY 1852
C. stellatissima MILLET 1866
C. woodi michelini CHEVALIER 1961
Culicia australiensis HOFFMEISTER 1933
C. cuticulata (KLUNZINGER 1879)
C. fragilis CHEVALIER 1971
C. japonica YABE & EGUCHI 1936
C. parasita (MICHELIN 1847) [= *Lithodendron parasitum*, = *Cryptangia parasitica* sic, = *Culicia parasitica* sic]
C. quinaria (TENISON-WOODS 1878)
C. rubeola (QUOY & GAIMARD 1833)
C. smithii (MILNE-EDWARDS & HAIME 1849)
C. stellata DANA 1846
C. tenella DANA 1846
C. truncata DANA 1846
C. vacua (TENISON-WOODS 1879)
C. verreauxi (MILNE-EDWARDS & HAIME 1849)
Diphohelia quenstedtii CHEVALIER 1961
Favites neglecta (d'ACHARDI 1868)
Madrepora cariosa GOLDFUSS 1826
Rhabdophyllia intercostata REUSS 1868
R. tenuis REUSS 1868 [= *Cereiphyllia tenuis*]
Siderastraea radians (PALLAS 1766)
Turbinaria cyathiformis (de BLAINVILLE 1830)

Annexe 2. Données sur certains gisements à *Culicia* et détail des spécimens étudiés:

- **Chattien d'Aquitaine**: Matériel examiné. Peyrère (coll. Tournouer, legs de l'Abbé Tauzin, MNHN, et coll. Degrange-Touzin, Muséum de Bordeaux): 2 ex. isolés (Fig. 3.1–2). Abesse ruisseau (coll. Cahuzac, niveau GA 38522): 1 ex. isolé (Fig. 3.4). Abesse falaise (coll. Cahuzac, niveau GA 29725): 2 ex. isolés.
* Le gisement du ruisseau d'Abesse à Saint-Paul-lès-Dax comporte des dépôts faluniens à périrécifaux, peu profonds (de faciès côtier), où abondent notamment les grands foraminifères néritiques: *Operculina*, *Nummulites*, *Cycloclypeus*, *Spiroclypeus*, *Planostegina*, *Grzybowskia*, lépidocyclines (*Eulepidina* et *Nephrolepidina*), *Miogypsinoides*..., ainsi que les mollusques et les coraux, ces derniers étant principalement hermatypiques. Ce niveau a été daté de $24,6 \pm 0,3$ Ma par la méthode des isotopes du strontium (en se basant sur la GPTS 1992, voir Cahuzac et al. 1997). La série chattienne d'Abesse se termine dans la «coupe de la falaise» par des sables carbonatés ferrugineux, plus ou moins bioclastiques, et localement à colonies roulées de coraux récifaux, d'âge 24,1 Ma (Sr-estimation).
* Le site de Peyrère à Peyrehorade montre des marnes coquillières de milieu infralittoral bien ouvert; il est situé dans la partie amont (orientale) d'un paléocanyon creusé à la limite Rupélien-Chattien et s'étendant de Saubrigues à Peyrehorade en direction Est-Ouest (Fig. 2; voir référ. in Cahuzac et al. 1995; Nolf et al. 2002). Ce canyon fut comblé durant l'Oligocène supérieur à l'est de l'Adour (faciès récifaux localement à Peyrehorade, gisement de La Téoulère, Cahuzac & Chaix 1994), et au Miocène inférieur-Langhien dans la partie occidentale (golfe de Saubrigues).
– **Aquitaniens d'Aquitaine**: Matériel examiné. Saint-Martin-d'Oney (falun corallien GA 38527): 1 colonie reptoïde (10 calices: coll. Lesport, Fig. 3.7) fixée à *Siderastraea radians*, elle-même associée à *Favites neglecta*; 1 colonie reptoïde fixée à *Turbinaria cyathiformis* (1 calice: coll. Lesport). La Brède (coupe en rive droite du ruisseau du Saucats en amont du moulin d'Augey, au Sud de Terrefort, sous la maison Cante, niveau 4, GA 39100bis; coll. Cahuzac): 1 ex. isolé (Fig. 3.5). Saucats (Bernachon 4): 3 ex. isolés (coll. Cahuzac) (Fig. 3.6). Martillac (Le Breyra, niveau GA 39073): 1 ex. isolé, bien conservé (coll. Lesport).

* Les deux coupes concernées ici de La Brède (Sud de Terrefort) et Saucats (Bernachon 4) font partie du stratotype aquitainien tel qu'il fut défini à l'origine par Mayer-Eymar (discussion in Cahuzac et al. 1997). Elles se situent toutes deux le long du même ruisseau du Saucats. Le niveau de La Brède, nettement en aval donc inférieur, consiste en un ensemble de sables calcaires fins et peu coquilliers, à abondants foraminifères et rares coraux, de faciès littoral, datant d'environ 22,2 Ma (Sr-estimation, Cahuzac & Turpin 1999). Plus en amont, le moulin de Bernachon montre dans une petite falaise des marnes lagunaires surmontées par un falun sableux côtier (couche de Bernachon 4) datant d'environ 21,4 Ma (partie supérieure de l'étage aquitainien; coupe in Cahuzac et al. 1996).

* L'affleurement de Martillac (lieu-dit Le Breyra) fut dégagé il y a quelques années à la faveur de travaux routiers pour l'aménagement d'un carrefour. Dans la séquence aquitainienne s'observaient de nombreuses couches à dominance de sables carbonatés. L'horizon concerné (Le Breyra 5, GA 39073) est un sable littoral très coquillier, à nombreux mollusques et coraux, situé vers la moitié inférieure de la coupe; il est à peu près synchrone du falun de Bernachon 4.

* A Saint-Martin-d'Oney, la partie inférieure de la carrière exploitée montre une coupe d'Aquitainien supérieur, où un falun récifal grossier (GA 38527; âge Sr-estimé: $21,1 \pm 0,23$ Ma, cf. Cahuzac & Turpin 1999), très riche en coraux hermatypiques et mollusques et à nombreux galets, surmonte des sables et marnes, lagunaires à la base, côtiers au-dessus.

– **Burdigalien d'Aquitaine**: Matériel examiné. Martillac, Gironde (coll. Lesport, niveau GA 39191, coupe du fossé): 1 ex. isolé.

– **Langhien d'Aquitaine**: Matériel étudié. Manciet (coll. Renard, niveau GA 34448): 1 colonie noyée dans des bryozoaires; les septes sont le plus souvent très visibles (Fig. 4.2). Baudignan (coll. Cahuzac, niveau GA 34425): 1 colonie noyée dans les bryozoaires (Fig. 4.3). Le Houga (coll. Cahuzac, niveau GA 38536): 1 ex. isolé, à septes très nets (Fig. 4.4).

Les niveaux de Manciet et du Houga (Gers) sont des faluns grossiers, à malacofaunes diversifiées et contenant des galets bio-érodés. Ils témoignent d'un milieu littoral agité, sous un faciès de type subrécifal avec des eaux chaudes et peu profondes; à Manciet, l'association de Scléractiniaires compte jusqu'à 25 espèces, surtout hermatypiques (e.g., Chaix et al. 2000; Chaix & Cahuzac 2005). Le niveau de Baudignan (Landes) est une marne sableuse à passées coquillières, de milieu subtidal plus calme.

– **Serravallien d'Aquitaine**: Matériel étudié (Gironde). Martignas-sur-Jalle (coll. Cahuzac, Chaix, Cluzaud, Faury, Lesport; coll. MNHN; coll. Univ. Bordeaux 1, niveau GA 34411): très nombreuses colonies souvent assez mal conservées, incluses dans des bryozoaires; on observe parfois des traces ou fantômes de septes au fond de certains trous correspondant à des calices (Fig. 5.1). Pessac, gisement de Cap-de-Bos (coll. Cluzaud, niveau falunien GA 34410): nombreuses colonies très bien conservées, polypierites souvent complets et en bon état (Fig. 5.2). Saucats, couche inférieure du Serravallien de Lassime (coll. Cahuzac, niveau falunien GA 34420): 1 colonie et une autre probable.

Ces dépôts se rapportent à l'ancien étage «sallomacien», défini à Salles (Fig. 2) et largement utilisé historiquement dans toute la région nord-aquitaine. Les niveaux de Cap-de-Bos à Pessac et de Lassime à Saucats sont des faluns grossiers à Bivalves abondants (dont *Glycymeris*, *Megacardita*, Pectinidae, Chionidae), avec à Pessac une association de coraux ahermatypiques (voir coupes in Chaix et al. 1999; Cahuzac et al. 1996). A Martignas-sur-Jalle, les dépôts sont carbonatés, de type calcaires tendres à marnes sablo-calcaires, très riches en bryozoaires variés, en Pectinidae (dont *Gigantopecten gallicus*, *Aequipecten girondicus*, *Flabellipecten solarium*, *Manupecten fasciculata*, *Crassadoma multistriata*), Ostreidae, Échinides...

– **Burdigalien du Bassin du Rhône**: Matériel examiné. 20 ex., du Gard (Aigues-Vives, Mus), Vaucluse (plateau des Courennes, Viens, St-Martin-de-Cast), Bouches-du-Rhône (carrière des Ciments Lafarge, Fos-sur-Mer), coll. Philippe (Mus. Hist. nat. Lyon).

– Miocène moyen du Bassin de la Loire: Matériel examiné (50 ex.) ou cité *auctoribus*, issu de (Fig. 3):

* Ille-et-Vilaine: Saint-Grégoire, faciès savignéen (gisement de La Bertèche, coll. Hoffstetter, MNHN; cf. Chevalier 1961); la Chaussérie, près de Rennes (*vide* Dollfus 1920), Feins (ferme du Chalet, *vide* Dollfus & Dautzenberg, 1902).

* Côtes d'Armor: Dinan (*vide* Chevalier 1961), Le Quiou, Tréfumel (*vide* Dollfus & Dautzenberg 1902).

* Mayenne: Saint-Laurent-des-Mortiers (*vide* Dollfus & Dautzenberg 1902).

* Maine-et-Loire: Brigné (Les Pelouses, coll. Lauriat-Rage), Ambillou-Château (coll. Couffon au musée d'Angers), Noëllet (récolte C. Chaix, Fig. 4.6), Breil (coll. Dr Gruet à Angers), Chazé-Henry (coll. Couffon et cf. Couffon 1912b), Le Haguineau à Saint-Saturnin-sur-Loire (coll. Couffon, Lardeux et Soye au musée d'Angers, et coll. générale MNHN: ex. B25886 et B25887), Averse (coll. Dr Gruet), région de Doué-la-Fontaine (Douces, musée d'Angers; Soulanger, coll. Soye), Gonnord (coll. Versillé et Lelièvre, musée d'Angers), Noyant-la-Plaine (coll. Dr Gruet et Soye), Saint-Georges-sur-Layon, gisement de Châtelais (coll. Millet, musée d'Angers), Pontigné (Grand Trouvé, *vide* Couffon 1912a), Tigné (coll. Babin, musée d'Angers), La Fosse-de-Thigné (coll. Lelièvre au musée d'Angers), Meigné-le-Vicomte (Le Plessis-Lionnais, *vide* Chevalier 1961), Charcé-Saint-Ellier (récolte Chaix et *vide* Millet 1854), Noyant (récolte C. Chaix).

* Indre-et-Loire: Channay-sur-Lathan (Milvrault, récolte C. Chaix; La Fontaine II, cf. Charrier & Palbras 1979), Lublé (Launay, récolte C. Chaix), Semblançay (*vide* Chevalier 1961), affleurement «entre Sainte-Catherine-de-Fierbois et Sainte-Maure» (coll. Dollfus au MNHN), Paulmy (Pauvreloy, ex. B26325 du MNHN), Bossée (*vide* Michelin 1847, *sub nomine* Beausset; Filliozat 1911 et Chevalier 1961), Manthelan (*vide* Michelin 1847; Filliozat 1911, pl. XIV, fig. 2; Chevalier 1961 et Dupouy 1966), Le Louroux (*vide* Filliozat 1911 et Chevalier 1961), Hommes (*vide* Dupouy 1966), Savigné-sur-Lathan (coll. Duperray au musée d'Angers; cf. aussi Lecointre 1947, pl. 3, fig. 17; gisements de Petit Beaumont et Les Vallées, cf. Charrier & Palbras 1979), Saint-Épain (*vide* Filliozat 1911).

* Loir-et-Cher: Pontlevoy (coll. MNHN, Fig. 4.5; néotype n° MNHN R10565, Fig. 8, cf. Chevalier 1961, pl. XI, fig. 3), Thenay (coll. Makinsky, MNHN).

* Vienne: Mirebeau (récolte C. Chaix et coll. L. Dolin).

– Pliocène du Bassin de la Loire: Matériel examiné.

* Manche: Saint-Georges-de-Bohon (coll. Pareyn).

* Ille-et-Vilaine: carrière du Houx à Saint-Jacques-de-la-Lande, près de Rennes (coll. Boussard, Lauriat-Rage), Apigné (au Rheu; coll. MNHN).

* Maine-et-Loire: Sceaux-d'Anjou (coll. Millet au musée d'Angers, *sub nomine* *Cryptangia astrelioides*; coll. Lauriat-Rage, MNHN), Saint-Clément-de-la-Place (coll. Lauriat-Rage, MNHN, et cf. Couffon 1903), Chalonnes-sur-Loire (Les Pierres-Blanches, coll. Lauriat-Rage, MNHN), Thorigné-d'Anjou (coll. MNHN).

* Loire-Atlantique: région de La Limouzinière et de Corcoué-sur-Logne (Fig. 5.5; plusieurs gisements dont Les Étangs, et sondages BRGM), Saint-Julien-de-Concelles (sondage BRGM de Malakoff), Le Landreau (Pigeon-Blanc, coll. MNHN).

* Vendée: Palluau (coll. Ters); Saint-Christophe-du-Ligneron (le Champ Cocu, *vide* Buge et al. 1958); Boufféré (Montaigu, Vieilleville), Challans (Les Coûts-en-Challans) et Saint-Philbert-de-Bouaine (coll. Chaix, MNHN).

* Morbihan: Saint-Jean-la-Poterie (route de Redon à Vannes, à l'W après le pont d'Auquefer; récolte C. Chaix).

* Charente-Maritime, île d'Oléron: La Morelière (Lauriat-Rage & Rage 1978).

