

Paléontologie systématique (micropaléontologie)

Découverte d'un micro-organisme commensal impliqué dans une crise biologique chez les gilianelles du Crétacé de Tercis (Landes, France) : *Convictorella pusula*, nov. gen. nov. sp. (microproblematica)

Gilles Serge Odin

Unité de géochronologie et sédimentologie océanique, université Pierre-et-Marie-Curie,
4, place Jussieu, case 119, 75252 Paris cedex 05, France

Reçu le 23 mai 2008 ; accepté après révision le 18 septembre 2008
Disponible sur Internet le 18 novembre 2008

Présenté par Philippe Taquet

Résumé

Les gilianelles récemment découvertes dans le Crétacé portent communément des microsphères accolées. L'étude des relations morphologiques montre qu'il s'agit d'une association biologique qui profite aux microsphères (phorésie), mais de laquelle les microproblematica hôtes ne tirent pas bénéfice. La fréquence ponctuelle de ce commensalisme (vers 73 Ma) provoque une crise biologique pour les gilianelles suggérant un passage au comportement parasitaire. Le groupe nouveau des convictorelles (microproblematica) et l'espèce *Convictorella pusula* n. gen. n. sp. sont créés pour concrétiser cette relation éthologique originale. **Pour citer cet article : G.S. Odin, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Discovery of a commensal microfossil involved in a biological crisis among the Cretaceous gilianelles of Tercis (Landes, France): *Convictorella pusula* nov. gen., nov. sp., (microproblematica). The recently discovered gilianelles commonly show attached microspheres. The morphological relationships indicate that this association is of biological origin with benefit for the microspheres but not for the gilianelles. A local bloom of the commensal microspheres (age estimate: about 73 Ma) coincides with a biological crisis in the evolutionary pattern of the gilianelles. The group convictorelles (microproblematica) and the species *Convictorella pusula* n. gen. n. sp. are created for this original ethological relationship. **To cite this article: G.S. Odin, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Commensalisme ; Crétacé ; Convictorelles ; Gilianelles ; Microproblematica

Keywords: Commensalism; Cretaceous; Convictorelles; Gilianelles; Microproblematica

Adresse e-mail : gilles.odin@upmc.fr.

URL : <http://www-sst.unil.ch/research/meta/GSO/>.

Abridged English Version

Introduction

The platform deposits from the Campanian–Maastrichtian stage boundary global stratotype section at Tercis (SW France) contain many fossil groups [3, p. 134–160]. Their distribution was established along the type section [9] and an original boundary definition was proposed defining a level according to 12 biostratigraphical criteria [3, p. 820–833; 4]. Additional studies were undertaken using acetolysis [5]. New microfossils were found including gilianelles and other microproblematica [5,8]. A particular aspect of these microfossils is their association with a microsphere interpreted as a commensalism, an ethological relationship that is believed to be new and which is illustrated in this article for the first time.

Materials and method

The material consists of about 700 specimens of microproblematica observed and pictured during the last three years. The forms were named using alphanumeric codes [8] and 54 taxa were created [6]. Specimens were sometimes observed imperfectly cleaned. Among other attached pieces of matrix, 27 peculiar microspheres tied on 23 hosts were identified. The studied material was representative of the total population of microproblematica since microspheres were not visible on the specimens optically selected before the microscopic study. A complementary study allowed one to select 12 more visibly “inhabited” hosts. These were found at Tercis [3, p. 85–109; 8] from the base of the section up to 16 m below the Cretaceous–Palaeogene boundary.

Microspheres can be observed either on gilianelles (21 species or subspecies) or on other microproblematica (species D1a) or on pithonelles. The diameter of the microsphere ranges between 15 and 85 μm ; they show a small, poorly drawn aperture (Plate 1, views 2, 11, 15, 20), and their envelope is made up of two sheets (Plate 1, views 13, 15, 20).

Interpretation of the microspheres

The microspheres are not simply fragments stuck to the specimens for several reasons:

- acetolysis is an efficient technique but some matrix is sometimes preserved. However, the microspheres illustrated are always perfectly cleaned and cannot be matrix;

- a significant proportion of the stuck elements shows a constant shape: a microsphere with an envelope and an orifice;
- the microsphere (Plate 1, view 7) enters into the host sometimes deeply (Plate 1, view 6). When it is manually removed (Plate 1, views 18 and 18b) the host shows a cavity in which the microsphere was stuck;
- the usual surface nanostructure of a gilianelle B3d' (Plate 1, view 9, 10) is modified at the contact with the microsphere. On a gilianelle A1a (Plate 1, views 16, 17) the presence of the microsphere disturbs the location of the usually axial orifice which is rejected on one side. The microsphere has disturbed the development of the host *during its life*;
- finally, the microspheres show their aperture opposite to the host's (Plate 1, views 2, 6, 9, 11, 12, 15, 20).

The morphological observations thus suggest that the microspheres were commensal of the microproblematica, a relationship for which we have not found other examples in literature.

The frequency of the association is about 3% in the total population of gilianelles. This is generally verified for each species or each level. However, the “inhabited” specimens are three times more common at level 79.8. At the same level, species H2 is 10 times more “inhabited” than other gilianelles. This coincides with: (1) the last occurrence of the species, and (2) a huge change in the population of gilianelles above level 79.8. They have a high rate of speciation in the Campanian up to level 79.8. Level 79.8 shows a bloom of the microspheres. Above level 79.8, microproblematica show a low rate of speciation with essentially long range species which seem like survivors.

Taxonomy

Group: Convictorelles, microproblematica; probably protozoans according to their small size and life strategy: they show an ability to stick themselves to a host, with their aperture generally opposite to the host's. Etymology: from the Latin name convictor, meaning table companion, the one who lives close. Type and single genus, *Convictorella* (see description below).

Genus: *Convictorella* nov. gen.

Type species: *Convictorella pusula*, unique species, see description below.

Convictorella pusula nov. sp.

Plate 1, Views: 1–20

Description: Spherical, unilocular carbonate test penetrating more or less into the test of the host; diameter: 15–85 μm ; single, small (5 μm) orifice without lips;

test wall with an external thin layer, commonly partly peeled, and an internal layer twice thicker with a scaly surface showing centripetal arrangement at the orifice.

Etymology: from the Latin name *pusula*: pustule

Holotype: Specimen of views 10–11, a young specimen stuck to the aboral side of a gilianelle B3d'. The latter gilianelle is no. 23 of the scanning electron microscope mount no. XI of the Tercis material studied following acetolysis; preserved at the Museum of the Tercis geological site under ref. TCS.X089. Paratype: views 7 to 9 (Plate 1), an adult specimen stuck to the neck of a gilianelle C1b; mount no. X, specimen no. 03 preserved under ref. TCS.X090.

Discussion: All specimens referred to the species are subspherical; other ovoid or more elongate specimens are not certainly conspecific. *Convictorella pusula* is known to accompany gilianelles as well as other microproblematica including pithonellids.

Distribution: Upper Campanian and Maastrichtian deposits of the geological site at Tercis, Landes, France.

Conclusion

Microspheres have a commensal relationship with microproblematica of Tercis. The association is probably a benefit for the microspheres which are transported by the host. The microproblematica do not benefit from the association. On the contrary, a local bloom of the microspheres is connected to a biological crisis with a high rate of speciation below and only survivors above key level 79.8 (age estimate: about 73 Ma). The infesting microspheres are referred to the species *Convictorella pusula* n. gen. n. sp. (microproblematica) and exemplify an ethological relationship which appears new amongst the presently known calcareous microfossils.

1. Introduction

Le site de Tercis (Landes, France) était adapté à l'établissement du stratotype de limite entre les étages Campanien et Maastrichtien, car les ammonites et les foraminifères planctoniques, les bons fossiles des domaines boréal et téthysien respectivement, étaient présents ensemble [9]. Les dépôts de plate-forme de ce site ont aussi livré d'autres groupes fossiles [3, p. 134–160] dont 18 furent considérés [3]. Une définition originale impliquant, non pas un marqueur biologique clé unique, susceptible d'être sous une dépendance régionale, mais un niveau limite encadré par 12 marqueurs biologiques a ainsi pu être proposée [3, p. 820–833; 4] et acceptée [7].

Des études complémentaires ont été entreprises par la suite, notamment par dissociation des niveaux carbonatés au moyen d'acétolyses [5]. Cette technique a conduit à compléter les récoltes de microfossiles classiques, foraminifères ou ostracodes [1], mais c'est surtout la découverte de microproblematica qui a récompensé ces efforts [5,8]. Nous présentons ici un aspect singulier de ces microfossiles énigmatiques : l'association de ces hôtes avec une microsphère commensale, une observation dont nous n'avons pas trouvé trace dans la littérature micropaléontologique.

2. Matériel d'étude et observation

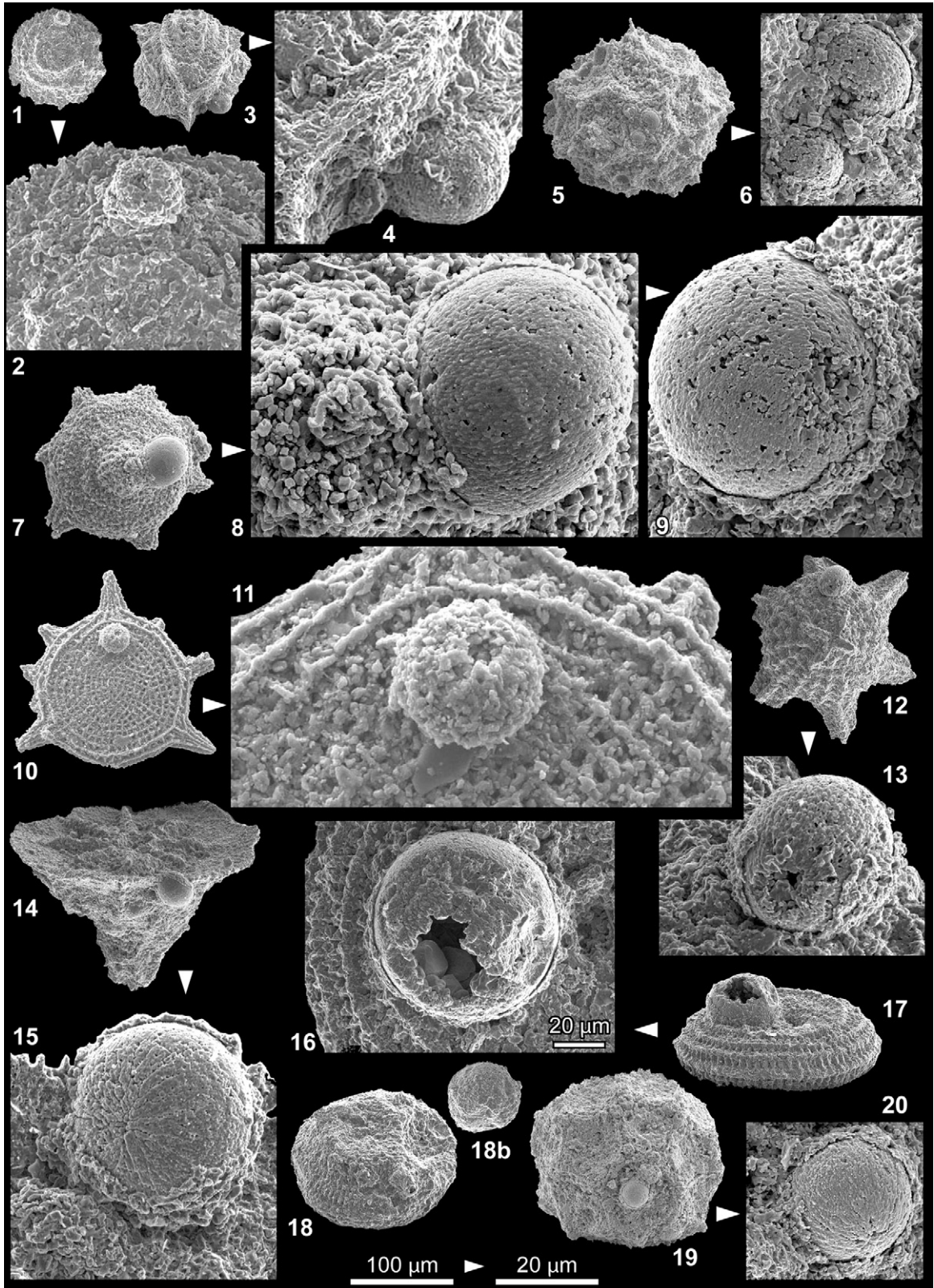
2.1. Les microproblematica de Tercis

Après trois années, environ 700 spécimens de microproblematica avaient été illustrés dans la section de Tercis et 54 taxons avaient été formalisés en juillet 2007 [6]. Au cours des tris, un système alphanumérique a été utilisé pour distinguer les nombreuses formes [8] : il le sera ici pour sa simplicité ; la correspondance avec les noms scientifiques est rappelée en Annexe A.

La technique de dissociation par acétolyse s'était révélée efficace pour isoler ces microfossiles. Il restait cependant parfois des individus imparfaitement dégagés, non retenus parce que « sales ». Pourtant, lors de l'examen électronique, l'attention a été attirée par des microsphères associées, non décelées lors du choix des spécimens. C'est dire que les microfossiles examinés à ce moment-là constituent, à l'égard de ce qui va être montré comme une « infestation » par les microsphères, une population représentative de la microfaune originale. Le matériel d'étude préliminaire est donc constitué par ces 700 spécimens. Par la suite, 12 spécimens choisis parce qu'« habités » ont complété le travail. L'étude préliminaire a illustré 27 microsphères accolées à 23 hôtes, certains de ceux-ci portant deux, voire trois, microsphères ; l'étude complémentaire a illustré 15 microsphères accolées à 12 hôtes.

2.2. Les microsphères associées

Les hôtes de l'étude préliminaire proviennent de niveaux répartis entre les cotes 11 et 80 dans la section principale de la Grande Carrière de Tercis [3, p. 85–109; 8] où la limite Campanien–Maastrichtien est fixée à la cote 115,2 [7]. Par la suite, des microsphères ont été observées jusqu'à 16 m sous la limite Crétacé–Paléogène et leur âge est ainsi compris entre 77 et 66 Ma. Leurs hôtes sont, soit des gilianelles [5] : 21 espèces ou sous-espèces différentes, soit d'autres microproblematica



(espèce D1a avec trois individus « habités », voire multi-colonisés, à la cote 79,8 notamment), soit des pithonelles.

La taille des 27 microsphères de l'étude préliminaire était comprise entre 15 et 46 μm , la plupart se situant entre 25 et 45 μm . L'étude complémentaire a livré des microsphères plus visibles, de taille comprise entre 20 et 85 μm . Il existe des formes nettement en fuseau, plus rares, peut-être des variants, peut-être un autre micro-organisme ; elles ne sont pas examinées ici. Les microsphères montrent un orifice de 3 à 5 μm de diamètre (Planche 1, vues 2, 11, 15, 20), parfois peu visible (Planche 1, vues 4, 6, 9) et imprécisément délimité.

L'enveloppe de la microsphère comporte deux feuillets. Un feuillet fin externe (épaisseur 2 μm), granuleux, sans nanostructure organisée (Planche 1, vue 11) est partiellement absent sur la plupart des spécimens. Le feuillet interne est mieux organisé, deux fois plus épais et demande une action vigoureuse pour être brisé (Planche 1, vue 16). En surface, l'aspect est parfois écaillé, les limites des cristallites dessinent un réseau dont le foyer est l'orifice (Planche 1, vues 13, 15, 20).

3. Interprétation des microsphères

3.1. Débris collés ou êtres associés

Lors des lavages destinés à la recherche de microfossiles des débris restent parfois collés aux tests isolés. Cette association aléatoire semble peu probable pour les microsphères étudiées du fait des raisons suivantes :

- la technique de dissociation ;
- la constance de la nature des restes accolés ;

- la fusion plus que la juxtaposition de la microsphère et du test hôte ;
- la modification de l'hôte, liée à la présence de la microsphère ;
- la localisation et la disposition de la microsphère qui n'est pas quelconque par rapport à l'hôte.

La technique de dissociation des carbonates par acétolyse sépare les grains en attaquant la matrice et en s'insérant dans les moindres discontinuités de la roche. Son efficacité est grande et c'est elle qui nous a permis de révéler la présence de nombreux microrestes, qu'aucune autre technique n'avait mise en évidence dans la section auparavant. Lorsque des tests restent incomplètement dégagés, c'est la roche mère intégrale qui demeure associée le plus souvent et non pas des éléments particuliers de la roche. Ici, les microsphères sont parfaitement dégagées, mais restent accolées à l'hôte et lui sont intimement soudées, soit par un bord (Planche 1, vue 15), soit plus profondément comme il est noté au troisième point.

Les centaines de prises de vue réalisées mettent en évidence que l'essentiel des éléments accolés ont la même nature : une microsphère, avec un aspect constant. Il n'est pas imaginable que ces restes se soient préférentiellement soudés lors de la diagenèse.

La vue 7 de la Planche 1 illustre le troisième point qui est crucial : le test de l'hôte et celui de la microsphère ne sont pas seulement accolés ; la *microsphère pénètre dans le test* du microfossile hôte, parfois profondément (Planche 1, vue 6). La séparation à la pince illustrée (Planche 1 vues 18 et 18b) montre que l'extraction laisse sur l'hôte une cavité dans laquelle il était inséré.

Planche 1. Vues représentatives de la population de *Convictorella pusula* nov. gen., nov. sp. en microscopie électronique à balayage. Échelles communes pour les vues d'ensemble d'un côté et pour les détails de l'autre (sauf vue 16 échelle propre et 18 b échelle d'ensemble).

1 & 2 : vue aborale de A9 et détail d'une jeune microsphère, à orifice dirigé vers le bas en position de vie ; niveau 79,8. 3 & 4 : vue aborale de E2b et détail de la microsphère, à orifice vers le bas ; niveau 14,8. 5 & 6 : vue de profil de D1a (orifice vers le haut) et détail montrant 2 microsphères, niveau 79,8. 7 à 9 : vue orale de C1b, détail en même position de la microsphère paratype, autre détail vu de dessous ; niveau 50,0. 10 & 11 : vue aborale de B3d' et détail de la microsphère holotype de *C. pusula* ; niveau 79,8. 12 & 13 : vue aborale de G1 et détail de la microsphère avec l'orifice dirigé vers le bas ; niveau 79,8. 14 & 15 : vue de profil de M2a et détail de la microsphère vue de dessous. 16 & 17 : vue cavalière orale de A1a (17) et de dessus de la microsphère ouverte (16) ; niveau 54,9. 18 & 18b : vue cavalière orale de A1b ? et microsphère détachée à la pince ; niveau B-38,6 (\approx niveau 227). 19 & 20 : vue sub-aborale de D1a et détail de la microsphère ; niveau 79,8.

Plate 1. Representative scanning electron microscopic views of the population of *Convictorella pusula* nov. gen., nov. sp. of the Tercis type section (southern Aquitaine, France). Scales are common for general views on the one hand and the details on the other hand (but own scale for view 16 and general scale for view 18 b).

1 & 2: aboral view of A9 and enlargement of a young microsphere with the aperture towards the bottom in life position; level 79,8. 3 & 4: aboral view of E2b and enlargement of the microsphere with the aperture towards the bottom in life position; level 14,8. 5 & 6: profile view of D1a (aperture upwards in life position) and detail showing two microspheres, level 79,8. 7–9: oral view of C1b, enlarged view of the paratype microsphere (same position); other detail showing the aperture turned downwards in life position; level 50,0. 10 & 11: aboral view of B3d' and enlarged view of the holotype microsphere of *C. pusula*; level 79,8. 12 & 13: aboral view of G1 and enlargement of the microsphere with the aperture downwards in life position; level 79,8. 14 & 15: profile view of M2a and enlargement of the microsphere viewed from the bottom. 16 & 17: oral oblique view of A1a (17) and enlargement of the microsphere partly broken viewed from upwards (16); level 54,9. 18 & 18b: oral oblique view of A1b ? and of the microsphere (same scale) detached with tweezers; level B-38,6 (\approx level 227). 19 & 20: sub-aboral view of D1a and enlarged microsphere.

Les vues de la gilianelle B3d' (Planche 1, vues 9 et 10) illustrent le quatrième point : la nanostructure en napperon de la gilianelle, bien lisible sur ce spécimen, est interrompue et devient désordonnée au niveau de l'attache de la microsphère. Cette dernière était présente lors de la réalisation de cette nanostructure de surface qui s'en est trouvée perturbée. Sur la gilianelle A1a (Planche 1, vues 16, 17), la présence de la microsphère a déplacé l'orifice qui, usuellement axial, est ici déporté vers la droite ce qui lui évite d'être obstrué par la microsphère. Ces modifications du test impliquent une action de la microsphère sur l'hôte *durant son développement*.

La plus petite microsphère observée ne dépasse pas 15 μm de diamètre (Planche 1, vues 1, 2) ; elle se situe sur le plus petit test hôte observé (95 μm). Une interprétation possible serait que ce test, jeune, est l'hôte d'une microsphère jeune elle-même et suggère donc une relation biologique. Pourtant, l'argument n'est pas fort : l'espèce « habitée » ici, temporairement codée A9, est toujours de taille inférieure à 100 μm . Par ailleurs, un diagramme taille de l'hôte fonction de la taille de la microsphère ne montre pas de lien entre ces deux dimensions. Par exemple, c'est à une gilianelle dont le diamètre du corps ne dépassait pas 90 μm (espèce codée H2) qu'était associée la plus grande microsphère reconnue (85 μm de diamètre).

Enfin, la très grande majorité des microsphères montrent leur *orifice dirigé à l'opposé de celui de l'hôte* (Planche 1, vues 2, 6, 9, 11, 12, 15, 20), ce qui est la meilleure position pour des échanges avec un milieu extérieur non concurrent de celui exploité par l'hôte.

L'ensemble des observations suggère fortement que l'association microsphère–microfossile traduit une réalité biologique cohérente et non un phénomène diagénétique aléatoire ; ce ne sont pas des débris accolés par hasard, mais des associations biologiques.

3.2. Relation microsphère–hôte

Mutualisme, commensalisme ou parasitisme, les relations éthologiques sont difficiles à établir pour ces microfossiles. Le mutualisme (bénéfice réciproque) paraît exclu ; dans le monde du vivant, il existe des hypothèses faisant du commensalisme une situation transitoire vers le parasitisme [2], tandis qu'un parasitisme ne se conçoit pas si l'association fait disparaître le parasite [2], ce qui semble survenir en partie ici. Des arguments ont été recherchés en examinant la fréquence des associations hôte–microsphère dans les spécimens de l'étude préliminaire, pendant laquelle les individus « habités » n'ont pas été sélectionnés a priori. Sur les 700 spécimens observés, 3 % sont les hôtes de microsphères, une faible

proportion. Six niveaux ont donné lieu à des examens nombreux : le rapport hôtes « habités » sur microproblematica examinés est de 0/51 à la cote +5,0 ; 2/102 à la cote 11,0 ; 3/81 à la cote 50,0 ; 1/63 à la cote 54,9 ; 10/96 à la cote 79,8 et pour les niveaux insuffisamment connus : 0/25 à la cote -5,0 ; 3/10 à la cote 14,8 ; 2/25 à la cote 18,25 ; 0/20 à la cote 25,0 ; 0/19 à la cote 57,9 ; 1/8 à la cote 62,5 ; 1/10 à la cote 65,4 ; 1/35 à la cote 69,0 ; 0/39 à la cote 69 ; 0/36 à la cote 172 ; toutes les autres cotes ont fait l'objet de moins de dix observations.

Pour les niveaux les mieux connus, les proportions sont généralement de 0 à 2,5 % de microproblematica « habités », une relation plus nuisible qu'avantageuse à l'hôte mais non létale, peut être envisagée généralement. Il se passe quelque chose à la cote 79,8 où le taux de 10 % de cohabitation pourrait suggérer un affaiblissement du caractère néfaste. Cependant, la distribution des microproblematica pour lesquels nous disposons d'une bonne documentation dans la section principale de Tercis suggère une toute autre interprétation (Fig. 1).

Certains taxons ont une distribution limitée dans le temps, entre les cotes -5,0 et 79,8 où la diversité des espèces est grande (colonne incertae sedis, nombre d'espèces : esp. compris entre 11 et 28). Au-dessus de la cote 79,8, cette diversité chute nettement (deux à dix espèces par niveau). La question se pose : cet appauvrissement ne serait-il pas lié à la multiplication des microsphères accolées à la cote 79,8 ? Notre thèse est de répondre oui.

Autre observation : durant l'étude préliminaire, six gilianelles H2 ont été observées à la cote 79,8 ; la moitié sont les hôtes de microsphères, tandis qu'un seul est hôte pour 13 individus observés aux cotes inférieures. H2 disparaît à la cote 79,8. La question se pose : cette disparition ne serait-elle pas liée à une « surinfestation » ? Nous proposons de répondre oui à la question : l'association néfaste a éliminé ce taxon.

La Fig. 1 (cadre distribution) donne encore la répartition de quatre taxons (regroupant espèces ou sous-espèces) dont la répartition verticale est large. Parmi les gilianelles, le couple A1a/A1b est rarement habité (1/59 lors de l'étude préliminaire) ; le couple A2a/A2b n'a pas révélé d'association pour 59 observations, non plus que la série évolutive des aturelles (A4-6) qui avait rassemblé 64 observations. En revanche, le microproblematica D1a-b a montré quatre ou cinq associations dont quatre à la cote 79,8 pour seulement 20 spécimens observés. Il ressort de ces faits que les taxons de large répartition, soit ne sont pas ou que peu habités (gilianelles), soit sont localement très habités (D1a), mais n'en pâtissent pas.

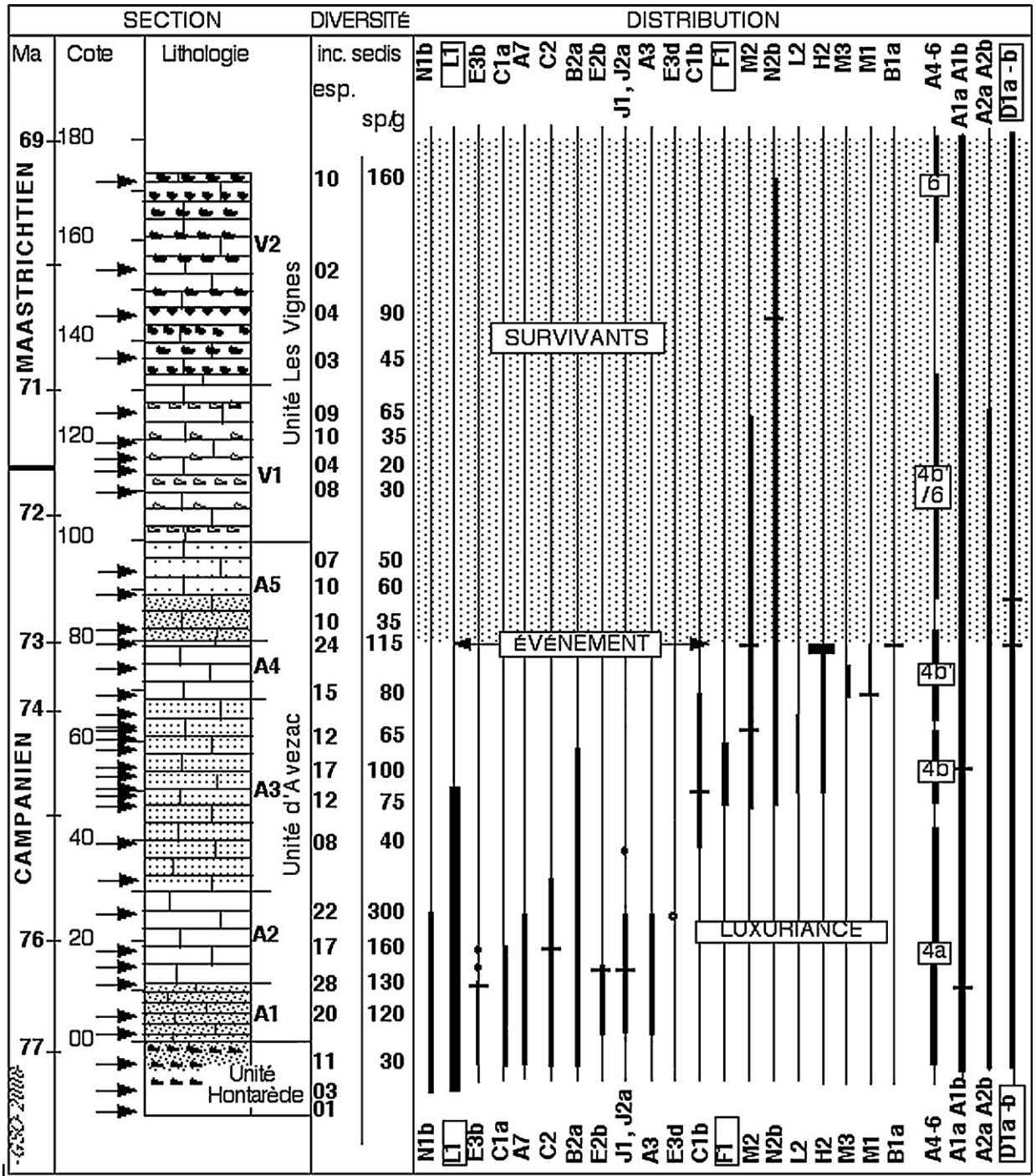


Fig. 1. Distribution verticale des microproblematica autour de la limite Campanien–Maastrichtien à Tercis. Lithologie d’après [9] ; niveaux étudiés signalés par les flèches à gauche ; cadre de droite, côté gauche, formes de répartition verticale restreinte ; côté droit, formes de large répartition ; niveaux de présence des microsphères, signalés par une barre horizontale ; codes entourés pour les formes non rattchées aux gilianelles.
 Fig. 1. Vertical distribution of the microproblematica in the type section at Tercis. Lithology after [9]; acetolysed levels located with arrows to the left; taxa with restricted duration on the left side of the distribution; taxa with long duration on the right side; horizontal bars: levels where microspheres were found; squared codes: non-gilianelles taxa.

Au-dessous de la cote 79,8, un taux de renouvellement fort existe avec des formes à répartition stratigraphique courte ; une certaine luxuriance des microproblematica est évidente. Au-dessus de la cote 79,8 les taxons ont une distribution stratigraphique longue, ils seraient résistants à la présence des microsphères et peu « fertiles » pour la spéciation ; c'est notre hypothèse. Un schéma de crise biologique apparaît : à la cote 79,8, les microsphères se multiplient à un moment où la diversité des microproblematica est maximale. Cet événement, intervenant dans une biodiversité luxuriante, l'affecte notablement. Par la suite, la biodiversité est réduite aux survivants.

3.3. Position de l'associé sur l'hôte

La reconstitution des conditions de vie des microproblematica de Tercis a permis de conclure que la majorité des tests suggérait une vie planctonique [8] ; ces tests sont, en effet, organisés de telle sorte que l'orifice devait toujours se trouver vers le haut, s'ils étaient plongés dans un liquide : ils disposent en effet d'un système fonctionnant comme la quille d'un navire sur la face opposée à l'orifice (expansions en pied ou collerette par exemple).

Pour quelques formes en disque sans expansion aborale nette, la question était plus délicate : planctonique ou benthique ? L'illustration du spécimen de B3d' (Planche 1, vues 10, 11) résout le problème très simplement. L'orifice de la gilianelle est situé à l'opposé de la prise de vue et ce micro-organisme était en relation avec le milieu liquide ambiant de ce côté-là, vers le haut en position de vie. La microsphère est située sur la face opposée et aura tendance à servir de quille pour l'ensemble ; son orifice dirigé vers l'observateur sur la Planche 1 met aussi l'intérieur de son test en relation avec le milieu liquide ambiant, mais vers le bas en position de vie. Le couple disque + microsphère étant en relation avec le milieu ambiant à la fois sur ses deux faces, son mode de vie est planctonique. Il en est de même pour le spécimen de l'espèce codée A9 (Planche 1, vues 1, 2).

La majorité des tests habités (19/23) porte la ou les microsphères sur la face aborale. Notre interprétation est que, si un test planctonique se surcharge sur la face orale, le test tendra à se renverser dans le liquide et ne sera plus dans la position de vie usuelle. Le couple microproblematica–microsphère sera plus viable, si la microsphère s'attache sur la face aborale des formes planctoniques.

La géométrie de quelques formes ne remplit pas les conditions d'équilibre ci-dessus par exemple, les disques à col élevé (formes C1b) ou épais, comme les aturelles (A4a, A4b, A6). Pour ces formes, nous avons envisagé un mode de vie benthique [8], le col servant à

éloigner le plus loin possible du support le contact avec le milieu nourricier ambiant. Or le seul représentant de ces formes présumées benthiques, trouvé habité par une microsphère lors de l'étude préliminaire, l'a été sur la face orale (Planche 1, vues 7 à 9). L'interprétation est que, si le test habité était effectivement benthique, le col tourné vers le milieu ambiant et la face aborale posée sur un support, la microsphère ne pouvait pas se fixer de manière viable sur la face aborale dans l'hypothèse où elle aussi tirait sa subsistance du milieu marin ; une logique biologique est de nouveau respectée que la diagenèse ne saurait avoir réalisée par hasard.

3.4. Discussion sur l'interprétation de l'association

L'examen de la collection préliminaire de microproblematica de Tercis associés à des microsphères a conduit à des observations dont nous avons examiné la fréquence et la logique géométrique, à partir desquelles des interprétations ont été proposées. Il ressort de ces considérations que l'association microproblematica–microsphère n'est pas une coïncidence aléatoire et que le matériel rassemblé illustre une relation biologique.

Nos collègues micropaléontologistes sollicités nous ont fait savoir que, si des éléments divers restaient occasionnellement collés les uns aux autres lors des dissociations de sédiment, comme cela a aussi été observé dans la présente étude, l'association biologique entre un test de microfossile et celui d'un autre micro-organisme n'est pas reconnue. Nous n'avons pas, non plus, trouvé trace d'associations de tests carbonatés du type décrit plus haut dans la nature actuelle et cela invite à la circonspection. N'aurions-nous pas fait une erreur d'interprétation ?

D'autres microsphères sont illustrées dans la littérature, qui furent considérées comme des « énigmes anecdotiques » (J.-M. Villain, scribit). Cet auteur, [10, Pl. 5, vue 11] a légendé l'une de ses vues : « *Bonetocardiella* avec une petite sphère » (diamètre 50 μm) dont « l'orientation des apports secondaires externes, seuls visibles, correspond à une organisation du test de type *Bonetocardiella* ». De même, il note [11] « un cas unique » d'une sphère (d'*Asterosphaerella* du Maastrichtien du Limbourg) « ne présentant aucune ouverture (qui) montre, à l'extérieur, un bourgeon à structure de *Bonetocardiella* ». L'aspect [10, Pl. 7, vue 11] est similaire à nos microsphères, avec une *Asterosphaerella* de diamètre 420 μm et un bourgeon de 80 μm . D'autres microsphères du même individu cassé sont internes et l'une « passe » de l'extérieur vers l'intérieur. Pour nous, ces vues illustraient déjà des relations biologiques entre deux micro-organismes.

Concernant l'interprétation du test de la microsphère, nous avons, sans l'écrire, attribué au micro-organisme y vivant à l'abri, la confection de la microsphère. Une autre interprétation serait que la microsphère aurait été sécrétée par l'hôte pour se protéger du commensal ; la texture du « feuillet externe du test » de la microsphère s'apparente, en effet, à celle de l'hôte par une simple désorganisation de l'aspect en napperon (Planche 1, vues 8, 11, 15) ; ce feuillet externe pourrait avoir été sécrété par l'hôte. Villain [10, 11] verrait dans ce feuillet externe des cristallisations exogènes secondaires non biogéniques. Cet aspect reste à préciser.

L'association biologique est établie autant que faire se peut, sa nature est matière à interprétation. Les hôtes ne tirent pas bénéfice de l'association ; au contraire, une augmentation de la proportion de tests habités, à un niveau particulièrement riche en spécimens et en variétés de microproblematica, est suivie d'un effondrement quantitatif et qualitatif de la population. Le cas de l'espèce H2 est significatif ; habitée en proportion supérieure à tout ce qui existe auparavant pour toutes les autres espèces et pour elle-même, elle disparaît au-dessus de cette cote. L'association entre gilianelles et microsphères est handicapante pour les hôtes et peut devenir létale.

Quant à l'ensemble de l'évolution du groupe des gilianelles, la coïncidence entre le taux d'association trois fois supérieur à la cote 79,8 et la coupure dans la variété des espèces et l'abondance des spécimens est patente et signale une crise biologique. Les autres groupes de fossiles contemporains ne montrent pas de coupure à la cote 79,8 [3].

4. Taxinomie

Groupe fossile : Convictorelles, incertae sedis ; rang hiérarchique inconnu ; Protozoaire probable de par leur taille et leur mode de vie ; genre type et unique : *Convictorella* (voir dessous) ; formes simples caractérisées par leur capacité à se fixer à un hôte dans une position telle, que leur orifice est dirigé à l'opposé de celui de l'hôte.

Genre : *Convictorella* nov. gen.

Étymologie : du latin *convictor*, convive, celui qui vit près.

Espèce type : *Convictorella pusula* nov. sp.

Description : espèce unique, (voir description ci-dessous) ; des formes en fuseaux aux caractères proches (fixation aux mêmes formes, orifice et paroi du test semblables), pourraient constituer une autre espèce du genre.

Convictorella pusula nov. sp.

Planche 1, vues 1 à 20

Description : Enveloppe carbonatée, uniloculaire, sphérique, soudée à un test hôte lui-même carbonaté en y pénétrant un peu ; diamètre : 15–85 μm ; un orifice petit (5 μm), mal individualisé ; enveloppe composée d'un feuillet externe (1–2 μm), sans nanostructure ordonnée ; surface du feuillet interne, épais du double, montrant un aspect écailleux, un réseau rayonnant autour de l'orifice.

Étymologie : Le nom d'espèce dérive du latin *pusula* : ampoule, pustule.

Holotype : Spécimen des vues 10 et 11, stade jeune soudé à la face aborale d'une gilianelle référencée n° 23 du plot d'étude en microscopie électronique n° XI provenant de l'acétolyse du niveau 79,8 à Tercis (Sud-Ouest de la France) ; paratype : spécimen adulte des vues 7 à 9, soudé au col d'une gilianelle référencée n° 03, plot X, niveau 50,0 de Tercis ; matériel préservé au musée du site géologique de Tercis, références : TCS.X089 (holotype) et TCS.X090 (paratype).

Discussion : Un petit nombre de spécimens ovoïdes, voire en fuseau, sont exclus de l'espèce *C. pusula* qui a été observée en association avec diverses espèces de gilianelles, sur un autre microproblematica, ainsi que sur des tests sphériques attribués aux pithonelles.

Distribution : 42 spécimens ont été observés, soudés à 35 hôtes provenant du Campanien supérieur et du Maastrichtien de Tercis (Sud-Ouest de la France).

5. Conclusion

Les dissociations de sédiments de la section stratotypique de Tercis et des affleurements voisins ont livré des microproblematica divers dans le faciès riche en pithonelles du Crétacé supérieur de plate-forme du Sud-Ouest de la France. Des microsphères sont parfois associées à ces micro-organismes. L'association n'est pas de nature diagénétique ; c'est une relation biologique entre un « hôte » et une microsphère associée, tous deux pourvus d'un orifice ouvrant une cavité interne sur l'extérieur. Dans cette relation biologique, les deux micro-organismes n'exploitent probablement pas le même domaine, du fait de l'opposition systématique de l'orientation de leurs orifices respectifs. En l'absence de connection connue entre les cavités de l'hôte et de la microsphère qui aurait pu suggérer un parasitisme, une relation de commensalisme est admise.

Dans la majorité des cas, la microsphère paraît être disposée de façon à ne pas altérer trop significativement la position de l'hôte dans son milieu, ce qui permet de déduire que, dans l'association, la microsphère tirait probablement bénéfice de la mobilité de l'hôte (phorésie). Rien n'est venu indiquer que l'hôte lui-même bénéficiait de la présence des microsphères

dont la présence ne pouvait que le gêner. Dans ce sens, il ne s'agit pas de mutualisme ; la microsphère constitue une « infestation » de l'hôte. Cette infestation, particulièrement commune au niveau 79,8 coïncide avec une crise biologique qui fait passer les gilianelles et autres microproblematica d'une ère de luxuriance à une ère de survivance.

Les déductions ainsi avancées permettent d'établir un modèle éthologique nouveau dans les relations entre micro-organismes fossiles et d'inviter à le vérifier dans d'autres gisements et pour d'autres groupes fossiles. En effet, à la lumière du cas exposé ici, des relations du même type pourront être proposées par la simple réinterprétation d'observations anciennes qui n'avaient pas retenu l'attention.

Les microsphères infestantes ont été définies par les caractères de leur enveloppe dont il n'est pas certain que la sécrétion soit entièrement de leur fait et par leur éthologie.

Remerciements

Les remarques des deux lecteurs de la revue ont permis d'améliorer notre exposé de la nature des relations biologiques. J.-P. Bellier, M. Bilotte, P. Dumitrica, C. Guernet, F. Robaszynski ont commenté nos arguments. J.-M. Villain, expert en microproblematica nous a encouragé à rendre publiques nos observations et a contribué à de fructueuses discussions ; M.-A. Lamaurelle a revu la langue.

Annexe A

Codes et noms scientifiques [6] des gilianelles.

A1a: *Numismella tarbellica*; A1b: *Scutellella crassa*; A2a: *Scutellella circularis*; A2b: *Scutellella longivelifera*; A3: *Scutellella pulchrevelifera*; A4-6: cinq espèces du genre *Aturella*; A7: *Azymella cannabinata*; B1a: *Gilianella tenuibrachialis*; B2a: *Gilianella stellata*; B3d': *Gilianella terbrachialis mutata*; C1a: *Orculiella niduseumenei strangulata*; C1b: *Orculiella niduseumenei*; C2: *Caccabella spinocincta*; E2b: *Obbella alatopedata*; E3b: *Pocillella minuta*; E3d: *Pocillella cochleare*; G1: *Obbella caryophyllum*; H2: *Aquilegiella varia*; J1: *Pennigerella palmata alta*; J2a: *Pennigerella palmata humilis*; L2: *Corniculum sinuosum*; M1: *Coralielliella simplex*; M2: *Coralielliella cantharella*; M3: *Coralielliella brachialis*; N1b: *Tercensella doliolum*; N2b: *Tercensella globosa*.

Codes et noms scientifiques [6] des autres microproblematica.

D1a: *Piperella dercourtii*; F1: *Lucernellus aubouini*; L1: *Tubella hunzikeri*.

A9 est nouveau et relèverait du genre *Tetratropis* Willems 1990 du Crétacé supérieur d'Allemagne [12] qui devra être redéfini car il ne s'agit pas d'un kyste de dinoflagellé.

Références

- [1] B. Andreu, G. S. Odin, Nouvelles études micropaléontologiques sur le stratotype de la limite Campanien-Maastrichtien à Tercis (SO France): compléments sur les ostracodes extraits par acétolyse. New micropalaeontological studies on the type section of the Campanian-Maastrichtian at Tercis (SW France): new ostracodes obtained using acetolysis. Carnets de Géologie/Notebooks on Geology. Brest (2008) URL: http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2008_A02/index.html.
- [2] C. Combes, Les associations du vivant. L'art d'être parasite. Flammarion édit., Paris, coll. Champs (2001) 1–362.
- [3] G. S. Odin (Réd.), The Campanian–Maastrichtian stage boundary. Characterisation at Tercis-les-Bains (France) and correlation with Europe and other continents. IUGS Spec. Publ. (monogr.) Ser. 36; Dev. Palaeontol. Stratigr. Ser. 19 (2001) 1–881.
- [4] G.S. Odin, Définition d'une limite multicritère ; stratigraphie du passage Campanien-Maastrichtien du Site géologique de Tercis (Landes, SW France), C. R. Geoscience 334 (2002) 409–414.
- [5] G.S. Odin, Sur des microfossiles calcaires problématiques du stratotype de la limite Campanien-Maastrichtien de Tercis (Sud-Ouest, France) : les gilianelles, C. R. Palevol 6 (2007) 181–188.
- [6] G. S. Odin, Description et illustration de quarante-quatre gilianelles (microproblematica) et dix autres microproblematica du Crétacé de la section stratotypique de Tercis (limite Campanien-Maastrichtien), Sud-Ouest France. Carnets de Géologie/Notebooks on Geology. Brest, Mémoire 2008/01 (2008) URL: http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2008_M01/.
- [7] G.S. Odin, M.A. Lamaurelle, The global Campanian-Maastrichtian stage boundary at Tercis les Bains, Landes, SW France, Episodes 4 (2001) 229–238.
- [8] G. S. Odin, A. Lethiers, Nouvelles études micropaléontologiques sur le stratotype de la limite Campanien-Maastrichtien à Tercis (SO France): les gilianelles (microproblematica) extraites par acétolyse. [New micropalaeontological studies on the stratotype of the Campanian–Maastrichtian boundary at Tercis (SW France): the gilianelles (microproblematica) extracted through acetolysis].- Carnets de Géologie - Notebooks on Geology, Brest, Article 2006/05 (2006) URL: http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2006_A05/index.html.
- [9] G.S. Odin, P. Odin, Première description d'une coupe dans la localité aturienne de Tercis (Landes) : contribution à l'étude de la limite Campanien–Maastrichtien. Géol. Fr. 2 (1994) 31–37.
- [10] J.-M. Villain, « Calcisphaerulidae » (incertae sedis) du Crétacé supérieur du Limbourg (Pays-Bas) et d'autres régions, Palaeontographica, Stuttgart, A 149 (1975) 193–242.
- [11] J.-M. Villain, Les calcisphaerulidae : architectures, calcification de la paroi et phylogénèse, Palaeontographica, Stuttgart, A 159 (1977) 139–177.
- [12] H. Willems, *Tetratropis*, eine neue Kalkdinoflagellaten-Gattung (Pithonelloideae) aus der Oberkreide von Lägerdorf (N-Deutschland), Senckenbergiana lethaea 70 (1990) 239–257.