Les faunes de scléractiniaires hermatypiques dans les plates-formes carbonatées méditerranéennes au Miocène supérieur

Christian CHAIX

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, case postale 38, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France) chris.chaix@libertysurf.fr

Jean-Paul SAINT MARTIN

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, UMR 5143, case postale 38, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France) jpsmart@mnhn.fr

Chaix C. & Saint Martin J.-P. 2008. — Les faunes de scléractiniaires hermatypiques dans les plates-formes carbonatées méditerranéennes au Miocène supérieur. *Geodiversitas* 30 (1): 181-209.

RÉSUMÉ

Ce travail présente une synthèse systématique des scléractiniaires constructeurs du Miocène supérieur de Méditerranée, prenant en compte la plupart des régions périméditerranéennes. Les récoltes abondantes ont permis une analyse précise et fiable des caractères taxonomiques. Nous avons pu identifier au total 18 espèces appartenant à huit genres. Des révisions synonymiques ont été rendues nécessaires par l'abondance, la dispersion et la diversité qualitative de la littérature consacrée à ce sujet. Il est donc difficile de comparer ces résultats avec ceux des auteurs antérieurs, dont les identifications différaient et dont les attributions en termes d'âge étaient anciennes. Les répartitions biogéographiques et stratigraphiques des espèces déterminées sont proposées. Une discussion sur les paramètres paléoécologiques permet de mieux comprendre l'évolution de ces faunes récifales dans le cadre global de la « crise de salinité » ayant affecté la Méditerranée au Miocène supérieur.

MOTS CLÉS Scléractiniaires, récifs, plates-formes, systématique, paléoécologie, paléobiogéographie, Miocène supérieur, crise, biodiversité.

ABSTRACT

Hermatypic scleractinian faunas within upper Miocene Mediterranean carbonate platforms.

This work consists in a systematic revision of upper Miocene Mediterranean hermatypic scleractinian corals, concerning the whole perimediterranean area. An abundant material allowed an accurate and reliable analysis of the taxonomic characters. Eighteen specific attributions, belonging to eight genera, are proposed. Nomenclatural revisions were required because of the abundant, dispersed and qualitatively diverse literature on this subject. Comparisons with older works were made difficult because of ancient identifications and datations by precedent authors. The biogeographic and stratigraphic distributions are detailed. Discussions about paleoecological features allow a better understanding of this coral fauna evolution, particularly regarding the so-called "salinity crisis" that affected the Mediterranean area at the end of the Miocene.

KEY WORDS

Scleractinian corals, reefs, platforms, systematics, paleoecology, paleobiogeography, upper Miocene, crisis, biodiversity.

INTRODUCTION

Jusqu'à la fin des années 1970, l'essentiel des connaissances concernant les scléractiniaires récifaux miocènes de Méditerranée et leur évolution était contenu dans la thèse de Chevalier (1961). Pour cet auteur, les formations récifales sont rares au Miocène supérieur et le nombre d'espèces hermatypiques citées s'élève, pour les gisements de cet âge, à 23.

Depuis lors, les travaux sur des plates-formes récifales tortoniennes ou messiniennes bien datées en Méditerranée se sont multipliés, conjointement aux récoltes de coraux constructeurs ou associés aux récifs. Cependant, aucune révision des faunes coralliennes récifales (et plus particulièrement des espèces hermatypiques) n'a été jusqu'ici proposée depuis Chevalier (1961). Ce travail vient combler cette lacune.

Nos études ont porté sur de très nombreux gisements du Miocène supérieur concernant plusieurs pays: Espagne, Italie, Sicile, Crète, Tunisie, Malte, Algérie et Maroc (Fig. 1).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sauf mention contraire, les exemplaires cités à la rubrique «Matériel examiné» ont été récoltés par

les auteurs et sont déposés dans les collections de Paléontologie des Invertébrés du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) à Paris (Fig. 1; Tableau 1). Cependant d'autres récoltes et collections (notamment IGAL, Institut géologique Albert-de-Lapparent) provenant d'Espagne, Sicile, Italie et Tunisie ont été consultées. Toutes les indications disponibles seront alors données dans le texte.

Toutes les espèces examinées dans les collections ont été révisées et replacées dans l'étude systématique. Cependant, quelques espèces citées par Chevalier n'ont pu être retrouvées malgré de patientes recherches au MNHN, ou bien par difficulté d'accès aux collections: Favia melitae (exemplaires au Natural History Museum de Londres), Thegioastraea crassicostata (cité sans figuration), T. miocenica (non retrouvé). Ces espèces devaient être très rares, voire mal identifiées, puisque jamais retrouvées dans les gisements depuis.

Pour l'identification des coraux étudiés dans ce travail, le recours aux lames minces s'est en général avéré inutile et même le plus souvent impossible. Lorsque la transformation en calcite est partielle, elle oblitère uniquement la microstructure, laquelle n'est que de peu d'utilité pour les identifications génériques et spécifiques. Lorsque la transformation est totale, il devient impossible d'identifier les coraux.

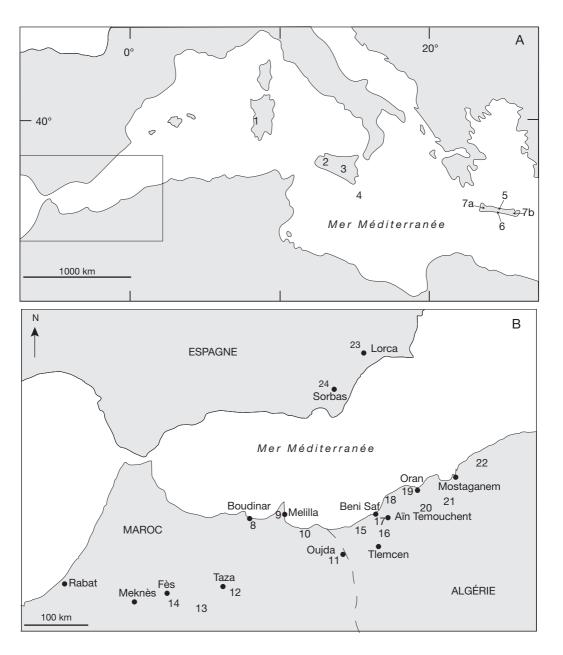


Fig. 1. — Carte de la Méditerranée et principaux sites de récolte: 1, Sardaigne, Sinis; 2, Sicile occidentale, Calatafimi; 3, Sicile centrale, Resuttano; 4, Malte; 5, 6, Crète centrale; 5, bassin d'Heraklion (Aghios Sillas, Ano Asitès, Gorgolaini, Kapariana, Kavrochori, Koumi, Kroussonas, Siva, Skaphidhara, Vaghia, Venerato); 6, bassin de la Messara (Aghios Ioannis?, Akria, Ambelousos, Ano Moulia, Apomarma, Gortys, Kastelli, Kato Moulia, Koules, Koryphi, Laloumas, Makres, Mikron Oros, Panassos, Psalidha, Psilo Kastelli, Roufas); 7a, Crète occidentale (Mournes, Viglotopi, Voliones); 7b, Crète orientale (Agios Ioansi?, Koutsounari); 8-14, Maroc; 8, Boudinar; 9, Melilla; 10, Kebdana; 11, Oujda; 12, région de Taza, Draa Sidi Saada; 13, Tazarine; 14, SE Fès (Ahermoumou, Arham Amellal, Boughioul, Bir Tam Tam, El Menzel); 15-22, Algérie; 15, Beni Ouarsous (Souk el Khemis); 16, Sebaa Chioukh, Koudiat Meraina; 17, région de Beni Saf-Aïn Temouchent (Djebel Skouna, Djebel Tzioua, Sidi Safi, Douar Ouled Sidi bou Azza, Pont de Saboune); 18, Bou Zadjar, cap Figalo, Aïn ed Dehane; 19, Djebel Murdajdjo; 20, Tessala SE (Aïn Oumata, Bou Djebaa, Cheurfas); 21, Beni Chougrane; 22, Dahra (Sidi Abdelkader); 23, 24, Espagne; 23, Lorca; 24, Sorbas.

Nous avons donc préféré privilégier une approche qui utilise presque uniquement les macrostructures, lesquelles dépendent étroitement de la microstructure. Dans les coraux cénozoïques, la macrostructure est presque toujours conservée, au moins suffisamment pour permettre de la reconnaître: la présence ou l'absence de septes, côtes, pali, columelle, muraille, dentitions distales et latérales des éléments radiaires. ainsi que la nature et le nombre de ces différents éléments, sont toujours assez nets sur au moins une petite surface pour assurer la véracité et la fiabilité des observations. Une clé d'identification des genres et espèces concernés, mise au point d'après l'ensemble de la littérature et complétée par l'étude des exemplaires types des espèces, reposant sur les critères évoqués ci-dessus, a permis de faciliter l'identification, ainsi qu'une comparaison immédiate avec les espèces proches.

Le critère utilisé en premier pour séparer les espèces est le nombre de septes comptés dans les calices les plus développés; la présentation rédactionnelle de ces comptages sous formes de « cycles » n'est là que pour faciliter la lecture et ne doit pas faire illusion quant à la valeur accordée à ces cycles; ils ne sont utilisés qu'en termes purement numériques, leur développement ontogénique réel ayant été explicité dans une publication antérieure (Chaix 1980).

Les espèces développant un nombre approximativement identique de septes sont ensuite séparées sur la base de leur diamètre (ou plus grande dimension) calicinal, en tenant compte de toute sa variabilité connue par la littérature, et mesurée sur exemplaires récoltés.

Il est à préciser que ces clefs recouvrent, pour les genres étudiés, l'essentiel des connaissances actuelles sur les différentes espèces qu'ils renferment. Nous avons indiqué, pour les cas délicats, si des révisions génériques ou spécifiques ont été effectuées.

L'âge et la répartition des affleurements récifaux coralliens du Miocène supérieur de Méditerranée ont été en grande partie déjà synthétisés pour l'Espagne (Calvet *et al.* 1996; Mankiewicz 1996; Franseen & Goldstein 1996), l'Italie (Bossio *et al.* 1996), Malte, la Sicile et la Tunisie (Pedley 1996a, b), Chypre (Follows *et al.* 1996), l'Algérie (Saint Martin 1996) et le Maroc (Melilla-Nador uniquement:

Saint Martin & Cornée 1996). Quelques travaux plus récents complètent ces données pour les régions concernées: Espagne (Perrin et al. 1995; Wrobel & Michalzik 1999; Pomar 2001; Perrin 2002; Vennin et al. 2005), Italie (Bosellini et al. 1999, 2001; Bosellini 2006), Gavdos (île grecque) (Tsaparas & Marcopoulou-Diacantoni 2005), le mont Eratosthène en Grèce (Robertson 1998), Maroc (Chennouf et al. 1996; El Hamzaoui & Lachkhem 1996; El Hamzaoui et al. 2000a, b; El Hamzaoui 2006). Pour certaines régions, des données un peu moins récentes ont été consultées: Grèce (Karistineos et al. 1986), Crète (Delrieu 1990; Chaix et al. 1990; Tsagaris 1991), Tunisie (Stchepinsky 1938; Bismuth, comm. pers.); Maroc (Saint Martin 1990; Moissette & Saint Martin 1995).

SYSTÉMATIQUE

Ordre SCLERACTINIA Bourne, 1900 Sous-ordre FAVIINA Vaughan & Wells, 1943 Superfamille FAVIOIDEA Gregory, 1900 Famille FAVIIDAE Gregory, 1900 Sous-famille FAVIINAE Gregory, 1900

Genre Favites Link, 1807

ESPÈCE TYPE. — *Madrepora abdita* Ellis & Solander, 1786).

Favites neugeboreni (Reuss, 1871) (Fig. 2A)

Prionastraea neugeboreni Reuss, 1871: 246, pl. 10, fig. 2.

Favites mimbastensis – Chevalier 1961: 144, pl. XVII, fig. 4, text-figs 45c, 47. — Cahuzac & Chaix 1996: 119.

Favites cf. neglecta - Chevalier 1962: 25.

MATÉRIEL TYPE. — Non explicité par Reuss (1871).

HORIZON TYPE. — Badénien.

LOCALITÉ TYPE. — Lapugiu (Roumanie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Une colonie récoltée dans le Messinien d'Algérie (plateau de Sidi Safi en Oranie

IABLEAU '	1. — Evolution	des assemblages	de scleractiniaires	recifaux au cou	rs du Miocene superieur.	

Espèces du Miocène supérieur de Méditerranée	Tortonien	Messinien
Favites neugeboreni (Reuss, 1871)	Х	Х
Plesiastraea (Paleoplesiastraea) desmoulinsi (Milne-Edwards & Haime, 1851)	Χ	X
Plesiastraea (Paleoplesiastraea) coloi (Chevalier, 1961)	X	X
Tarbellastraea ellisiana (Defrance, 1826)	X	X
Tarbellastraea reussiana (Milne-Edwards & Haime, 1850)	Χ	X
Acanthastraea (Acanthastraea) mayeri (de Fromentel in Mayer, 1864)	Χ	X
Acanthastraea (Isophyllastraea) orbignyana (Mayer, 1864)	Χ	
Acanthastraea (Isophyllastraea) madeirensis Chevalier, 1972	X	X
f. Leptoseris sp.	X	
f. Mycedium sp.		X
Siderastraea radians (Pallas, 1766)	Χ	X
Siderastraea miocenica italica (Defrance, 1826)	Χ	X
Siderastraea crenulata (Goldfuss, 1826)		X
Siderastraea felixi Roszkowska, 1932		X
iderastraea sp.		X
Porites arenosa (Esper, 1797)	X	X
Porites collegniana collegniana Michelin, 1842	X	X
Porites collegniana lobatosepta Chevalier, 1961	Χ	X
Porites diversiformis (Michelotti in Sismonda, 1871)	X	
Porites maigensis (Kühn, 1925)	X	Χ
Porites calabricae Chevalier, 1961	X	Χ
Paleoastroides subirregularis (Osasco, 1897)		X

occidentale) et une autre récoltée dans le Miocène supérieur (Tortonien-Messinien) du Maroc (couloir sud-rifain: Arham Amellal).

DIAGNOSE. — Colonie massive, cérioïde, à éléments radiaires compacts, columelle spongieuse et sans pali, appartenant au genre *Favites*, qui est un synonyme antérieur de *Prionastraea*; le nombre de septes, qui est d'une trentaine, permet de placer nos exemplaires dans l'espèce *F. neugeboreni*, les calices possédant un diamètre d'environ 8,5 mm.

REMARQUES

Parmi les 21 espèces de *Favites* possédant quatre cycles incomplets de septes au stade adulte, deux seulement possèdent des calices mesurant 8,5 mm: *E. neugeboreni* et *F. mimbastensis*; aucun autre caractère ne distinguant ces deux espèces, nous les considérons comme synonymes.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – Burdigalien: France (Aquitaine [Mimbaste, Brocas, Pont-Pourquey, Roquefort, Saint-Jean-de-Marsacq]);

 Badénien (Miocène moyen): Roumanie (Lapugiu);

- Tortonien supérieur: Maroc (couloir sud-rifain, Arham Amellal);
- Messinien: Algérie (Oranie occidentale, plateau de Sidi Safi, lieu-dit « La Maison Cantonnière »).

Genre *Plesiastraea* Milne-Edwards, 1848

ESPÈCE TYPE. — Astrea versipora Lamarck, 1816.

Sous-genre Palaeoplesiastraea Chevalier, 1961

ESPÈCE TYPE. — *Plesiastraea desmoulinsi* Milne-Edwards & Haime, 1851.

Plesiastraea (Palaeoplesiastraea) desmoulinsi Milne-Edwards & Haime, 1851 (Fig. 2B)

Plesiastrea desmoulinsi Milne-Edwards & Haime, 1851b: 100.

Plesiastraea grayi - Kühn 1933: 190, pl. XVIII, fig. 6.

Paleoplesiastraea sp. – Saint Martin 1996: 242, tabl. 1, p. 244.

Plesiastraea (Paleoplesiastraea) desmoulinsi – Chevalier 1961: 264, pl. XIII (fig. 4), XXIV (fig. 5), text-figs 96-97. — Cahuzac & Chaix 1996: 112-119.

Paleoplesiastraea desmoulinsi – Chaix & Delrieu 1993: 12, 13, fig. 4.

MATÉRIEL TYPE. — Non explicité par Milne-Edwards & Haime, 1851b, disparu *fide* Chevalier (1961), coll. Michelin (MNHN). Néotype désigné par Chevalier (1961: pl. 23, fig. 4): ex. R 10573 de la typothèque des Invertébrés fossiles (MNHN).

HORIZON TYPE. — Burdigalien.

LOCALITÉ TYPE. — Saucats (lieu-dit Le Peloua, Gironde, France).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Très nombreuses colonies provenant du Tortonien (Crète) et du Messinien (Maroc, Algérie, Sicile, Crète).

DIAGNOSE. — Colonies massives, plocoïdes; les éléments radiaires sont des costo-septes à partie costale courte s'ennoyant dans le coenosteum avoisinant; columelle papilleuse, entourée d'une couronne de pali; le sous-genre *Palaeoplesiastrea* se distingue de *Plesiastrea* par l'irrégularité des granulations costales, ce qui se voit très bien sur nos exemplaires. Parmi les cinq espèces nominales recensées dans ce sous-genre, deux seulement possèdent des calices ayant des diamètres de 4 à 5 mm: *P. (P.) desmoulinsi* Milne-Edwards & Haime, 1851 et *P. (P.) grayi* Kühn, 1933; aucun autre caractère ne distinguant ces deux espèces, nous les considérons comme synonymes. Tous les exemplaires que nous avons examinés, possédant tous ces caractères, appartiennent à cette espèce.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE Espèce à très vaste répartition stratigraphique et géographique, connue du Chattien au Messinien, en Atlantique, Méditerranée, Paratéthys et Moyen-Orient.

- Chattien: France (Aquitaine);
- Aquitanien: France (Aquitaine);
- Burdigalien: France (Aquitaine, Corse), Iran;
- Miocène moyen: Espagne (Catalogne), France (Languedoc), Italie, Autriche, Hongrie, Roumanie, Pologne;
- Miocène supérieur (Fig. 4):
 - Tortonien: Italie, Crète (Koryphi, Panasos, Akria);
 - Messinien: Maroc (Kebdana), Algérie (Tessala, Oranie occidentale), Sicile (Resuttano, Villadoro, Rometta, Landro), Crète (Ano Asitès, Kavrochori).

REMARQUES

D'après sa répartition, cette espèce apparaît plutôt thermophile et migre vers des positions latitudinales de plus en plus basses au cours du temps; son abondance dans les sédiments marneux de la Paratéthys signale cependant sa faculté d'adaptation aux environnements turbides, ce que nous avons pu également vérifier en Crète.

Plesiastraea (Palaeoplesiastraea) coloi (Chevalier, 1961) (Fig. 2C)

Cyphastraea coloi Chevalier, 1961: 262, pl. XI, figs 7,

Cyphastraea (?) tazarinensis Chevalier, 1961: 263, pl. XI, fig. 4.

Palaeoplesiastraea columnaeformis Chevalier, 1961: 269, pl. VII, fig. 1, pl. XXIII, fig. 4.

Cyphastraea (?) coloi et C. (?) tazarinensis – Chevalier 1962: 31.

MATÉRIEL TYPE. — L'holotype (coll. Colo) et un paratype (cf. Chevalier 1961).

HORIZON TYPE. — Messinien.

LOCALITÉ TYPE. — Tazarine (Maroc).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Cinq colonies provenant du Tortonien de Crète (Psalidha), ainsi que deux du Messinien d'Algérie (sud des Tessala: Bou Djebaa, Ain Oumata).

DIAGNOSE. — Cette espèce, décrite par Chevalier (1961), ne peut appartenir au genre Cyphastraea qui ne possède pas de pali et dont la périthèque est strictement granulée voire épineuse, à la différence des exemplaires types des espèces citées en synonymie et de nos échantillons, qui possèdent tous une couronne de pali bien développés autour de la columelle et une périthèque lisse ; par ailleurs les côtes sont dentées chez Cyphastraea, alors qu'elles sont granuleuses chez *Plesiastrea* et son sous-genre *Palaeople*siastrea. Les deux espèces de Cyphastraea décrites par Chevalier rentrent dans le sous-genre Palaeoplesiastrea, leurs granulations costales étant irrégulières. Ces deux espèces n'en sont en fait qu'une seule, et leur diamètre calicinal (2 mm au maximum) les distingue de P. (P.) desmoulinsi dont les calices peuvent avoir un diamètre de 4 voire de 5 mm. Par ailleurs, l'espèce P. (P.) columnaeformis Chevalier, 1961, ne se distingue par aucun caractère de P. (P.) tazarinensis, qui a la priorité.

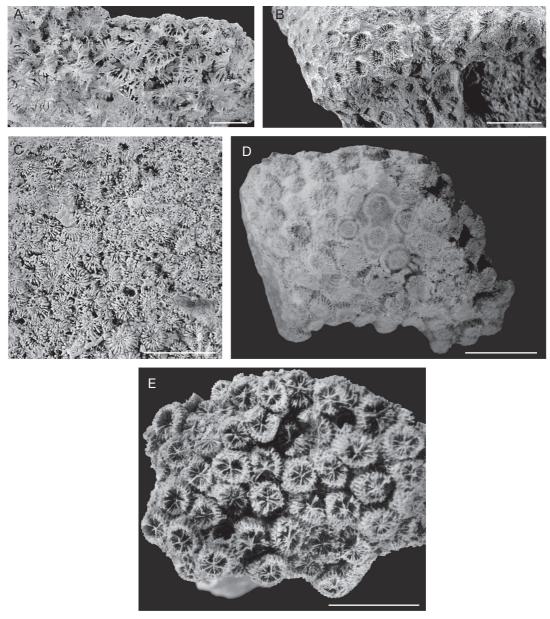


Fig 2. — **A**, Favites neugeboreni (MNHN A 26609), face supérieure de la colonie, Messinien d'Algérie; **B**, Plesiastraea (Paleoplesiastraea) desmoulinsi (MNHN A 26610), face supérieure de la colonie, Tortonien de Crète; **C**, P. (Paleoplesiastraea) tazarinensis (MNHN A 26611), face supérieure de la colonie, Tortonien de Crète; **D**, Tarbellastraea ellisiana (MNHN A 26612), face polie de la surface supérieure de la colonie, Tortonien de Crète; **E**, T. reussiana (MNHN A 26613), face supérieure de la colonie, Tortonien de Crète. Échelles: 1 cm.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Tortonien: Crète (Psalidha);
- Messinien: Maroc (Tazarine), Algérie (Sud des Tessala: Bou Djebaa, Ain Oumata), Sicile (Landro).

REMARQUES

cette espèce rare ne se rencontre qu'au Miocène supérieur, et ses calices sont beaucoup plus petits que ceux de *P. (P.) desmoulinsi*; il faut d'ailleurs noter que

dans ce sous-genre, toutes les apparitions d'espèces se soldent par une réduction du diamètre calicinal: *P. (P.) desmoulinsi*, apparu au Chattien (période climax pour les coraux récifaux) possède un diamètre calicinal de 4 à 5 mm; *P. (P.) portisancti* Chevalier, 1972, apparu au Miocène moyen et *P. (P.) tazarinensis* Chevalier, 1961, apparu au Miocène supérieur, ont des diamètres calicinaux de 1,8 à 2 mm seulement. Par contre, *P. (P.) costata* Duncan, 1880, connu dans l'Oligocène moyen du Sind (Pakistan) a de plus grands diamètres calicinaux: environ 6 mm. La réduction des diamètres calicinaux semble, chez ce sous-genre, liée à une dégradation des conditions de milieu.

Genre Tarbellastraea Alloiteau, 1957

ESPÈCE TYPE. — Astrea ellisiana Defrance, 1826.

Tarbellastraea ellisiana (Defrance, 1826) (Fig. 2D)

Astrea ellisiana Defrance, 1826: 382.

? Stylina thyrsiformis Michelin, 1841 in Michelin 1840-1847: 50, 51, pl. 10, figs 6, 7.

S. stricta Michelin, 1841 *in* Michelin 1840-1847: 50, 51, pl. 10, figs 6, 7.

Phyllocoenia carryensis d'Orbigny, 1852: 147.

Tarbellastraea carryensis – Chevalier 1961: 195, pl. V, fig. 8, pl. VII, fig. 4, pl. XXIV, fig. 6. — Budd *et al.* 1996: 543, pl. I, figs 5, 6.

Heliastraea conoidea Reuss, 1871: 240, pl. 10, fig. 3.

Tarbellastraea ellisi (pars) – Alloiteau 1957: 128, non pl. 8, figs 4, 15.

Tarbellastraea ellisiana (pars) – Chevalier 1961: 194.

Tarbellastraea ellisiana – Cahuzac & Chaix 1996: 117, 119, 121. — Budd et al. 1996: 546, pl. III, fig. 2 [non fig. 1 = Antiguastraea alveolaris (Catullo, 1856)].

MATÉRIEL TYPE. — Deux syntypes de la collection Defrance, perdus. Un néotype choisi par Alloiteau *in* coll. Defrance, Caen.

HORIZON TYPE. — Burdigalien.

LOCALITÉ TYPE. — Saint-Paul-lès-Dax (lieu-dit Moulin de Cabanes, Landes, France).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Quelques colonies du Tortonien de Crète (Psalidha) et quelques autres du Messinien d'Algérie (Cheurfa).

DIAGNOSE. — Cette espèce souffre, comme d'ailleurs toutes les espèces rattachées au genre Tarbellastraea, d'une ambiguité majeure: la confusion effectuée par tous les auteurs, depuis la création du genre par Alloiteau (1957), avec le genre Antiguastraea qui pourtant a été parfaitement défini par Vaughan en 1919: «Growth form massive; asexual reproduction by intercorallite budding; septal margins very obscurely dentate, subentire; corallites usually joined by thin costae; columella lamellar, usually well developed and prominent; exothecal and endothecal dissepiments highly developed. » Il est donc clair (notamment au vu des figures 3-3a, 4-4a de la pl. 98 de Vaughan) que les seules différences entre Tarbellastraea et Antiguastraea résident dans la nature de l'endothèque et de l'exothèque (et non dans l'abondance de ces éléments, qui est un facteur dépendant du milieu) : endothèque et exothèque rares et tabulaires chez Tarbellastraea, exubérantes et vésiculeuses chez Antiguastraea. Les récoltes abondantes sur le terrain confirment l'existence de deux stocks correspondant précisément aux deux genres en question: un premier stock possède un squelette très peu dense, avec une endothèque et une exothèque uniquement vésiculeuses, par ailleurs très exubérantes: c'est la définition même du genre Antiguastraea; l'autre stock possède un squelette relativement dense, dont l'endothèque et l'exothèque sont rares et uniquement tabulaires: il faut réserver à ce stock la dénomination de Tarbellastraea. C'est ainsi que tous les spécimens dénommés jusqu'ici Tarbellastraea ellisiana, possédant quatre cycles incomplets de septes et des diamètres calicinaux allant de 2,5 à 4 mm, doivent être partagés entre cette espèce et Antiguastraea alveolaris (Catullo, 1856) qui est aussi plocoïde, avec une columelle lamellaire, mais dont exothèque et endothèque ont les propriétés décrites ci-dessus. Il en est de même pour Tarbellastraea reussiana (espèce étudiée plus loin) dont beaucoup d'exemplaires cités en littérature doivent être reclassés dans une autre espèce d'Antiguastraea que C. Chaix a récoltée tant dans l'Oligo-Miocène d'Aquitaine que dans le Miocène de Méditerranée. Toutes les études sur Tarbellastraea sont à reprendre sur ces bases, les deux genres étant fort aisés à distinguer sur le terrain, et cohabitant parfois.

Ce schéma étant établi, nous avons, dans le Miocène supérieur de Méditerranée, rencontré uniquement le genre Tarbellastraea, la dernière apparition du genre Antiguastraea semblant se situer dans le Serravallien de Crète (récoltes de B. Delrieu), en faciès marneux avec des conditions encore relativement favorables par rapport aux périodes suivantes. Le genre Tarbellastraea semble plus résistant aux conditions défavorables.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Aquitanien: France (Aquitaine, Provence), Portugal;
- Burdigalien: France (Aquitaine), Portugal, Nerthe;
- Langhien: France (Aquitaine), colline de Turin;
- Tortonien: Crète (Psalidha);
- Messinien: Algérie (Cheurfa).

Tarbellastraea reussiana

(Milne-Edwards & Haime, 1850) (Fig. 2E)

Astraea reussiana Milne-Edwards & Haime, 1850, pars 4: 110.

Astraea astroites (pars?) - de Blainville, 1834: 269.

Explanaria astroites Reuss, 1847: 17, pl. II, figs 7, 8.

Explanaria tenera (pars?) Reuss, 1847: 18, pl. III, fig. 2.

Astraea moravica (pars?) Reuss, 1847: 23, pl. IV, fig. 4.

Astraea raulini Milne-Edwards & Haime, 1850, pars 4:

Astraea prevostiana Milne-Edwards & Haime, 1850, pars 4: 110.

Solenastraea manipulata Reuss, 1871: 243, pl. VIII, fig. 2.

Heliastraea acervularia Mayer-Eymar, 1883: 73, pl. XXIII, fig. 1.

Orbicella eggenburgensis formosa Kühn, 1925: 7, pl. I, fig. 3.

Solenastraea tizeroutinensis Chevalier, 1961 : 190, pl. XVII, figs 2, 21.

Tarbellastraea eggenburgensis andalousianensis Chevalier, 1961: 203, pl. IX, fig. 13, pl. XXIII, fig. 9.

Tarbellastraea abditaxis Chevalier, 1961: 204, pl. VI, fig. 10, XXIII, fig. 8, tf. 66.

Tarbellastraea siciliae Chevalier, 1961: 207, pl. VII, fig. 10, pl. XXIII, fig. 7.

Paleoplesiastraea romettensis Chevalier, 1961: 266.

Palaeoplesiastrea batteriae Chevalier, 1961: 270, pl. X, fig. 6, XXIV, fig. 8, tf. 99.

?Solenastraea cf. peroni Chevalier, 1962: 27, pl. IV, fig. 2.

Tarbellastraea cf. conoidea Chevalier, 1962: 29.

Paleoplesiastraea columnaeformis montjamonti Chevalier, 1962: 33, pl. II, fig. 2, pl. III, fig. 14, pl. IV, fig. 4.

? Tarbellastraea sp. – Saint Martin & Cornée 1996: 235, tabl. 1.

Tarbellastraea abditaxis Bud, Bosellini & Stemann 1996: 540, pl. I, figs 1, 2.

Tarbellastraea bragai Budd, Bosellini & Stemann 1996: 542, pl. I, figs 3, 4.

Heliastraea reussiana – Milne-Edwards & Haime 1857: 474.

Heliastraea raulini – Milne-Edwards & Haime 1857: 474.

Heliastraea prevostiana – Milne-Edwards & Haime 1857: 475.

Orbicella reussiana (pars?) - Kühn 1925: 67.

Tarbellastraea raulini – Chevalier 1961: 200, pl. XIII, fig. 3, tf. 63a. — Budd *et al.* 1996: 550, pl. IV, figs 1-4.

Tarbellastraea reussiana (pars) – Chevalier 1961: 205, pl. X, fig. 1, pl. XXIV, fig. 4.

Tarbellastraea reussiana echinulata – Chevalier 1961: 206, pl. V, fig. 18, XXIV, fig. 7.

Tarbellastraea prevostiana – Chevalier 1961: 206.

Tarbellastraea reussiana — Chevalier 1962: 28, pl. 2, fig. 1. — Chevalier in Rangheard, 1969: 287. — Chaix et al. 1986: 220. — Saint Martin 1990: nombreuses citations. — Cahuzac & Chaix 1996: 117, 119, 121. — Budd et al. 1996: 550, pl. IV, figs 5, 6.

Tarbellastraea cf. reussiana – Saint Martin 1996: 242, tabl. 1, p. 244.

Tarbellastraea tenera – Budd et al. 1996: 553, pl. II, figs 3-5.

MATÉRIEL TYPE. — Peu de données, ce sont les exemplaires cités par Milne-Edwards & Haime (1850: 110) sans plus de détails.

ÂGE TYPE. — Badénien (Leithakalk).

LOCALITÉ TYPE. — Rudelsdorf (Tchéquie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Espèce que nous avons rencontrée et étudiée dans tous les gisements récifaux du Miocène supérieur de Méditerranée que nous avons explorés, parfois la seule subsistant car apparemment la plus ubiquiste, avec *Porites arenosa* (Esper, 1797). Elle est donc fort bien représentée.

DIAGNOSE. — Les caractères génériques sont les mêmes que ceux de T. ellisiana: colonie plocoïde à petits calices circulaires, columelle lamellaire, endothèque et exothèque rares et subtabulaires; en ce qui concerne les caractères spécifiques, nous avons pu établir, à partir de nombreuses colonies du bassin de la Messara en Crète, que la variabilité de cette espèce est extrêmement grande: sur un seul fragment de colonie, les calices (adultes uniquement, possédant 24 septes) présentent des diamètres compris entre 0,9 et 3,5 mm, et des distances centre-à-centre comprises entre 1,5 et 4 mm. Cette variabilité, au sein d'une même colonie, a été observée sur tous les spécimens. Il en résulte que tous les Tarbellastraea possédant trois cycles complets de septes (soit 24), des diamètres calicinaux compris entre 0,9 et 3,5 mm (tous mesurés sur calices adultes) et des distances centre-à-centre comprises entre 1,5 et 4 mm appartiennent à la même espèce, soit Tarbellastraea reussiana, ce qui se traduit par la synonymie proposée plus haut. La morphologie des colonies est également extrêmement variable, elle peut être massive, lamellaire ou colonnaire, avec tous les intermédiaires possibles, en fonction des conditions de milieu locales. Ce fait confirme, si besoin en était, que la morphologie des colonies ne saurait être utilisée comme critère d'identification, seuls les caractères squelettiques pouvant être utilisés à cette fin.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE Espèce très répandue depuis l'Aquitanien jusqu'au Messinien, aussi bien dans les zones atlantique et méditerranéenne que dans la mer Rouge; mais son domaine de prédilection reste la zone méditerranéenne au Miocène supérieur.

- Aquitanien: France (Aquitaine);
- Burdigalien: Atlantique est (Aquitaine), Paratethys (Autriche, Hongrie, Tchéquie, Slovaquie),
 Méditerranée (Grèce, Algérie, Libye);
- Miocène moyen: Atlantique Est (Porto-Santo, bassin de la Loire, Aquitaine), Paratethys (Pologne, Autriche, Hongrie, Tchéquie, Roumanie, Bulgarie)
 Méditerranée (Catalogne, Sud de la France, Sardaigne, Corse, Italie, Turquie, Syrie, Égypte, Algérie), mer Rouge (Égypte, Soudan, Érythrée);

- Tortonien:

- Espagne: Grenade, Lorca, Baléares (Ibiza [Rangheard 1969]);
- Italie: Tortona;
- Crète: Apomarma, Kapariana, Makres, Koryphi, Mikron Oros, Roufas, Laloumas, Psalidha, Ano Moulia, Panasos, Aghios Ioannis;
- Algérie: Sidi Abdelkader;
- Tortonien supérieur-Messinien : l'espèce est répartie sur l'ensemble du pourtour de la Méditerranée :
 - Espagne: Baléares, Elche, Fortuna, Almeria,
 Andalousie (Jayena, Illora, Puerto Lobos de Viznar, Sorbas);
 - Italie: Resuttano, Sampiero, Landro, Messine, Nicosia, Vibo-Valentia, Palmi, Monforte, Villapriolo;
 - Malte: tout l'archipel;
 - Crète: Skafidhara, Viglotopi, Siva, Koumi, Kroussonas, Voliones, Koutsounari, Gorgolaini, Kavrochori, Mournes;
 - Algérie: Beni Ouarsous, Pont-de-Saboune,
 Djebel Skouna, Sidi Safi, Douar Ouled Sidi
 bou Azza («Trois-Marabouts»), Sebaa Chioukh,
 Koudiat Meraina, Cap Figalo, Djebel Murdjadjo, Tessala, Cheurfa, Bou Djebaa, Beni
 Chougrane;
 - Maroc: El Menzel, Arham Amellal, Melilla, Guercif, Oujda, Kebdana, Koudiat el Atchane, Boudinar, Djebel Sarij, Tazarine, Tizeroutine (coll. Marçais, Chevalier 1961).

REMARQUES

Les localisations de cette espèce semblent plus nombreuses aux périodes de « crise » : Burdigalo-Langhien et Miocène supérieur. Cette omniprésence tient sans doute à la disparition de la plupart des autres espèces dès que les conditions se dégradent. Ce phénomène laisse le champ libre aux espèces les plus tolérantes à tous les facteurs dégradés au Miocène supérieur (essentiellement salinité, turbidité, oxygénation, voire luminosité et profondeur), comme *Tarbellastraea reussiana*. On remarque également que cette espèce est un assez bon marqueur du Miocène, étant absente au Chattien dans toutes les régions, tout comme au Pliocène.

Famille MUSSIDAE Ortmann, 1890

Genre *Acanthastraea* Milne-Edwards & Haime, 1848

ESPÈCE TYPE. — Astraea echinata Dana, 1846).

Sous-genre *Acanthastraea* Milne-Edwards & Haime, 1848

Acanthastraea (Acanthastraea) mayeri (de Fromentel, 1864) (Fig. 3A)

Desmastraea mayeri de Fromentel in Mayer, 1864: 189, pl. I, fig. 2a, b.

Acanthastraea (Acanthastraea) mayeri - Chaix & Delrieu 1994: 1, pl. II, fig. 1.

MATERIEL TYPE. — Non détaillé par de Fromentel (1864).

ÂGE TYPE. — «Vindobonien».

LOCALITÉ TYPE. — Île de Baixo (Porto-Santo, Archipel de Madère).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Récoltes personnelles en Crète et au Maroc, d'autres exemplaires, récoltés en Espagne (collection IGAL) complétant une répartition géographique encore assez disparate.

DIAGNOSE. — Cette espèce, bien décrite par de Fromentel, ne peut appartenir au genre Desmastraea qui est un taxon invalide (Alloiteau 1957: 159). Par contre, par son squelette solide, à dentition forte, constitué de lames biseptales, par l'isolement de tous les calices disposés suivant un arrangement cérioïde et par sa columelle spongieuse, elle rentre parfaitement dans le genre Acanthastraea et plus particulièrement dans le sous-genre nominal, tous les calices étant monocentriques. Les calices adultes de nos exemplaires renfermant quatre cycles incomplets de septes (soit entre 24 et 48) et ayant un diamètre calicinal d'environ 9 mm, rentrent dans les limites de l'espèce décrite par de Fromentel. Parmi les espèces comportant un nombre identique de septes, elle se distingue de quatre autres espèces par son diamètre calicinal, bien entendu toujours mesuré sur calices adultes: A. meneghinii (Michelotti in Sismonda, 1871) du Miocène moyen d'Italie a des calices de diamètre variant entre 6 et 8 mm, ceux d'A. dausi Chevalier, 1961 du Miocène moyen de Syrie varient entre 9 et 11 mm, tout comme ceux d'A. patula paucidentata Gregory, 1900 du Plio-Pléistocène des îles Christmas; les calices d'A. crenulata (d'Achiardi, 1868) sont encore plus grands et varient entre 11 et 14 mm. Toutes les

autres espèces connues dans ce sous-genre possèdent des nombres de septes très différents.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – «Vindobonien»: île de Baixo (Porto-Santo, Archipel de Madère);

- Miocène supérieur :
 - Tortonien: Crète (Panasos, Ambelousos, Psalidha, Psilo Kastelli);
 - Messinien: Espagne (Lorca), Maroc (Kebdana).

Sous-genre Isophyllastraea Matthai, 1928

ESPÈCE TYPE. — Astraea rigida Dana, 1846.

Acanthastraea (Isophyllastraea) orbignyana (Mayer, 1864) (Fig. 3C)

Desmastraea orbignyana Mayer, 1864: 189, pl. I, fig. 3.

Acanthastraea (Isophyllastraea) orbignyana – Chevalier 1972: 9, pl. II, fig. 1. — Chaix & Delrieu 1994: 1, pl. III, fig. 1. — Chaix et al. 1999: 149, fig. 2, 3.

MATÉRIEL TYPE. — Non détaillé par Mayer, 1864.

ÂGE TYPE. — «Vindobonien».

LOCALITÉ TYPE. — Île de Baixo (Porto-Santo, archipel de Madère).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — Exemplaires du Tortonien de Crète, dans un seul gisement.

DIAGNOSE. — Les différences entre les deux sous-genres *Acanthastraea* et *Isophyllastraea*, très bien expliquées par Chevalier (1961, 1972), ont été rappelées dans une note récente (Chaix *et al.* 1999); la description précise de cette espèce a été donnée par Chevalier (1972), et nos exemplaires du Tortonien de Crète rentrent bien dans la définition de l'espèce; les différences entre cette espèce et les espèces voisines ont été détaillées dans la note citée par Chaix *et al.* (1999).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – «Vindobonien»: île de Baixo (Porto-Santo, archipel de Madère);

- Langhien: France (Aquitaine: Manciet);
- Tortonien: Panasos (Crète).

REMARQUES

On se reportera à Chaix *et al.* (1999) pour de plus amples développements concernant *Acanthastraea* et ses sous-genres, leur systématique et leur répartition paléobiogéographique.

Acanthastraea (Isophyllastraea) madeirensis Chevalier, 1972 (Fig. 3B)

Acanthastraea (Isophyllastraea) madeirensis Chevalier, 1972: 13, pl. II, fig. 2.

Favia (?) centralis - Chevalier 1961: 136.

Coeloria siciliae var. profundata – Chevalier 1961: 160, 161, pl. IV, fig. 3, 20, 21.

Scapophyllia (?) menzelensis – Chevalier 1961: 296, pl. XII, fig. 7, pl. XIII, fig. 14.

Mioscapophyllia menzelensis – Chevalier 1962: 36, pl. III, fig. 2.

Platygyra sp. – Saint Martin et al. 1980: 319; 1983: 545.— Saint Martin & Chaix 1981: 1341.

Defrancia sp. – Chaix & Saint Martin 1984: 128. — Chaix et al. 1986: 219.

Acanthastraea sp. – Saint Martin 1996: 242, tabl. 1, 244.

Acanthastraea (Isophyllastraea) madeirensis – Chaix et al. 1990: 27. — Chaix & Delrieu 1994: 1, fig. 2.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, coll. Cotelo Neiva (Portugal) sans plus de précisions.

ÂGE TYPE. — «Vindobonien».

LOCALITÉ TYPE. — Île de Baixo (Porto-Santo, Archipel de Madère).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — L'holotype, les exemplaires de la collection Chevalier d'Algérie, du Maroc et de Madère, ainsi que de grandes quantités de colonies récoltées par nous-mêmes en Algérie, au Maroc, en Crète et à Malte, ou par d'autres collègues en Espagne, Sicile, etc.

DIAGNOSE. — Cette espèce a parfaitement été décrite par Chevalier (1972), avec l'examen de toute sa variabilité et les comparaisons avec les espèces voisines; il signale lui-même (1972:13) les raisons d'une éventuelle confusion avec *Platygyra*. En raison de l'état diagéné-

tique de certaines colonies, cette espèce a parfois été attribuée au genre Defrancia. L'usure des caractères structuraux des squelettes a d'ailleurs pu conduire Chevalier (en 1961) à attribuer cette espèce aux genres Favia (?), Coeloria (= Platygyra) et Scapophyllia, avec création d'un nouveau sous-genre (Mioscapophyllia) (en 1962); cette espèce ne possède pourtant, comme A. (A.) mayeri et A. (I.) madeirensis, aucun caractère de Faviidae ni de Merulinidae. Au contraire, la présence d'un squelette robuste, d'éléments radiaires disposés en lames biseptales, de dispositions calicinales cérioïdes avec bourgeonnement sans séparation immédiate des calices-fils permettent d'affirmer l'appartenance de cette espèce au taxon indiqué, appartenant bien à la famille des Mussidae. Cette espèce se distingue d'A. (I.) orbignyana par un nombre de septes moins élevé dans les calices non bourgeonnants; dans les calices monocentriques, on observe en effet au maximum quatre cycles incomplets de septes (soit entre 24 et 48) chez A. (I.) madeirensis alors que le quatrième cycle de septes est souvent complet chez A. (I.) orbignyana.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE Cette espèce, présente avec les deux espèces de Mussidae précédentes dans le Miocène moyen («Vindobonien») de Madère, a une répartition plus large que les autres au Miocène supérieur en Méditerranée, surtout au Messinien. Elle n'est encore rencontrée que sporadiquement au Tortonien, puis elle est présente sur presque toutes les côtes situées dans l'axe central de la Méditerranée au Messinien. Les deux autres espèces de Mussidae étudiées plus haut sont rares aussi, et de plus très localisées. Les trois espèces ne se rencontrent en abondance que dans le Tortonien marneux de Crète.

- «Vindobonien»: Madère (île de Baixo, Porto-Santo);
- Tortonien: Espagne (Lorca), Crète (Gortys, Aghios Ioannis, Krousonas, Kato Moulia, Makres, Apomarma, Kastelli, Panasos, Koryphi, Kapariana, Mikron Oros, Psalidha), Italie (de Angelis 1894);
- Messinien: Espagne (Andalousie [Chevalier, 1961]), Maroc (Ahermoumou, El Menzel, Arham Amellal), Crète (Siva, Kavrochori, Voliones, Vaghia), Algérie (Beni Ouarsous, Djebel Skouna, Pont-de-Saboune, Sidi Safi, douar Ouled Sidi bou Azza, Djebel Tzioua, Sebaa Chioukh, Tessala, Bou Djebaa), Malte (très rare), Sicile et Calabre (Chevalier 1961).

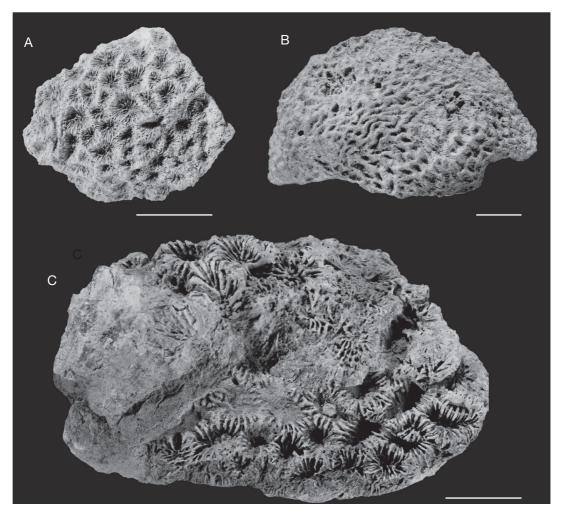


Fig. 3. — **A**, Acanthastraea (Acanthastraea) mayeri (MNHN A 26614), face supérieure de la colonie, Tortonien de Crète; **B**, A. (Isophyllastraea) madeirensis (MNHN A 26615), face supérieure de la colonie, Tortonien de Crète; **C**, A. (Isophyllastraea) orbignyana (MNHN A 26616), face supérieure de la colonie, Tortonien de Crète. Échelles: 4 cm.

Famille PECTINIIDAE Vaughan & Wells, 1943

Genre Mycedium Oken, 1815

ESPÈCE TYPE. — *Madrepora elephantotus* Pallas, 1766.

? *Mycedium* sp.

(Fig. 4A)

REMARQUE

Un exemplaire unique de scléractiniaire, malheureusement recristallisé, très différent des autres espèces étudiées ici, semble pouvoir être attribué, sans précision spécifique possible, au genre *Mycedium*. C'est une forme coloniale, foliacée, semblant posséder des lames biseptales joignant des calices peu visibles, mais la surface supérieure présente des ondulations qui évoquent les expansions foliacées rencontrées chez *Mycedium*. Aucun détail supplémentaire n'est visible.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – Tortonien: Algérie (Sidi Abdelkader).

Sous-ordre FUNGIINA Verrill, 1865 Super-famille AGARICIOIDEA Gray, 1847 Famille AGARICIIDAE Gray, 1847

Genre Leptoseris Milne-Edwards & Haime, 1849

ESPÈCE TYPE. — Leptoseris fragilis.

?Leptoseris sp. (Fig. 4B)

Remarque

Pour les mêmes raisons que pour l'espèce précédente, il n'est pas possible de donner davantage de précisions concernant cet exemplaire, lui aussi unique. Il s'agit en fait d'un squelette en porosité moldique. On observe un calice central avec tout autour des calices plus petits évoquant un bourgeonnement circum-oral, les lames septales du grand calice central se prolongeant en septes dans les calices périphériques, suggérant donc fortement le genre *Leptoseris*. Il n'est pas possible d'aller plus loin dans l'analyse.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – Messinien: Algérie (Djebel Sebaa Chioukh).

Famille SIDERASTRAEIDAE Vaughan & Wells, 1943

Genre Siderastraea de Blainville, 1830

ESPÈCE TYPE. — Madrepora radians Pallas, 1766.

Siderastraea radians (Pallas, 1766) (Fig. 4C)

SYNONYMIE. — La synonymie de cette espèce, extrêmement abondante, est connue depuis l'Oligocène (Aquitaine) jusqu'à l'époque actuelle (Antilles). On se référera à la longue liste synonymique de cette espèce publiée par Zlatarski (1982: 297), complétée de références plus récentes (par exemple Veron 2000a-c). Nous ne rappellerons ici, hormis la description de l'espèce, que les citations prouvant la présence de cette espèce dans tout l'éventail stratigraphique signalé, dans l'ensemble des régions où elle est présente; notons que dans les régions

où nous l'avons identifiée, elle avait été confondue par les auteurs avec d'autres espèces.

Madrepora radians Pallas, 1766: 322.

Siderastrea galaxea Milne-Edwards & Haime 1850: 139.

Siderastraea tunisica - Stchepinsky 1938: 20, pl. 1, 1a.

Siderastraea crenulata (Goldfuss, 1826) (pars) – Chevalier 1961: 421, pl. XXV, fig. 6, tf. 147.

Siderastraea crenulata – Chevalier 1962: 54. — Chaix 1980: 127. — Saint Martin et al. 1983: 546. — Saint Martin 1996: 242, tab. 1, 244.

?Siderastraea crenulata - Pomar et al. 1996: 207.

Siderastraea miocenica - Chevalier 1962: 54.

Siderastrea radians – Squires 1958: 248, pl. 35, figs 1, 4, pl. 36, fig. 3. — Chevalier 1966b: 1359, pl. VIII, fig. 1.; 1969: 453, photo 1, 2; 1970: 19. — Weisbord 1968: 312, pl. 29, figs 1, 2. — Cahuzac & Chaix 1996: 113, 117, 121 — Chaix & Delrieu: 5, pl. VI, fig. 1. — Veron 2000b: 142.

Siderastrea (Siderastrea) radians - Weisbord 1968: 28, pl. 2, figs 4, 5.

Siderastrea radians radians - Zlatarski & Martinez Estelella 1982: 300, pls 131-133.

MATÉRIEL TYPE. — Exemplaires de *Madrepora radians* de la collection Pallas (décrite en 1766, publication très ancienne que nous n'avons pu nous procurer); peu de données disponibles; exemplaires apparemment disparus.

HORIZON TYPE. — Actuel.

LOCALITÉ TYPE. — « *Mare Americanum* » (Antilles) *fide* Pallas (1766).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Colonies extrêmement nombreuses provenant de toute l'aire occupée par cette espèce très commune dans le Miocène supérieur de Méditerranée.

DIAGNOSE. — Espèce coloniale, souvent de morphose globuleuse, à disposition cérioïde des calices, à synapticules très abondants, qui constituent entre autres les murailles de séparation des polypiérites; le bord distal des septes est perlé et la columelle représentée par une papille. On dénombre entre 24 et 48 septes par calice, et le diamètre calicinal excède rarement 4,5 mm; il n'existe pas dans cette espèce de calices polycentriques.

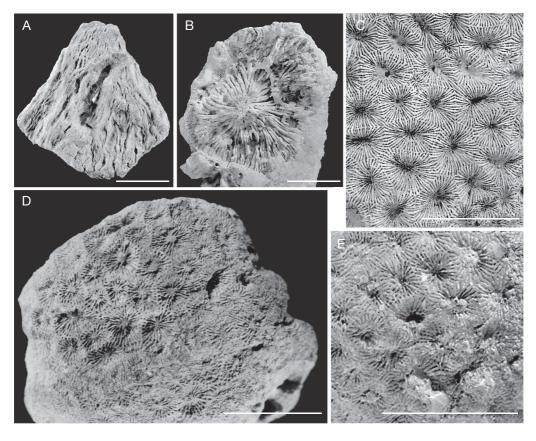


Fig. 4. — **A**, *Mycedium* sp. (MNHN A 26617), fragment de colonie très usée, Tortonien d'Algérie; **B**, ?*Leptoseris* sp. (MNHN A 26618), contre-empreinte de colonie, Messinien d'Algérie; **C**, *Siderastraea radians* (MNHN A 26619), face supérieure de colonie, Messinien de Crète; **D**, *Siderastraea miocenica italica* (MNHN A 26620), face supérieure de colonie, Tortonien de Crète; **E**, *S. felixi* (MNHN A 26621), face supérieure de colonie, Messinien d'Algérie. Échelles: 1 cm.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE Cette espèce, très tolérante pour ce qui est des conditions de milieu, existe depuis le Chattien et a perduré, grâce à des migrations successives, jusqu'à l'époque actuelle.

- Chattien: France (Aquitaine [Cahuzac & Chaix 1996]);
- Aquitanien: France (Aquitaine [Cahuzac & Chaix 1996]), Mexique (Frost & Langenheim 1974);
- Burdigalien: France (Aquitaine, identifications récentes de C. Chaix), province biogéographique des Caraïbes (nombreux auteurs).
- Miocène moyen: France (Aquitaine [Cahuzac & Chaix 1996]), Caraïbes, et peut-être Crète au Serravallien;

- Miocène supérieur : Caraïbes, plate-formes carbonatées méditerranéennes :
 - Tortonien: Espagne (Lorca), Crète (Apomarma, Psalidha, Panasos, Koryphi, Krousonas, Psilo Kastelli), Italie (Montegibbio près de Modène);
 - Messinien: Maroc (Kebdana, Arham Amellal, Melilla), Crète (Kavrochori, Viglotopi), Algérie (Beni Ouarsous, Djebel Skouna, Marabouts, Djebel Tzioua, Sebaa Chioukh, Koudiat Meraina, cap Figalo, Djebel Murdjadjo, Tessala, Bou Djebaa), Sicile (cf. Chevalier 1961: 422), Tunisie (Stchepinsky 1938), Italie (Popogna en Livournois);
- Pliocène: Caraïbes, Venezuela (Weisbord 1968);

- Pléistocène: Caraïbes au sens large, Colombie,
 Venezuela (nombreux auteurs), Mauritanie (Chevalier 1969), Cap Vert, Angola (Chevalier 1970);
- Holocène et Actuel: toute la zone caraïbe, Colombie, Venezuela, Atlantique Ouest tropical (nombreux auteurs), Atlantique Est tropical (Chevalier 1966a-b, 1970).

Siderastraea miocenica italica (Defrance, 1826) (Fig. 4D)

Astrea italica Defrance, 1826: 382.

Siderastraea italica – Milne-Edwards & Haime 1850: 142.

Siderastraea miocenica italica – Chevalier 1961: 425, pl. XXV, fig. 8.

Siderastraea parisiensis – Milne-Edwards & Haime 1850: 143.

Astraea detecta – d'Achiardi 1868: 17, pl. II, fig. 3.

Astrea frohlichana – Reuss 1871(non 1847): 245, pl. 13, figs 2, 3.

Siderastraea kechabtensis – Stchepinsky 1938: 22, pl. I, figs 2, 3, 3a.

Siderastraea crenulata (pars) - Chevalier 1961: 421, pl. XXV, fig. 6, tf. 147.

Siderastraea crenulata - Chevalier 1969: 287.

Siderastraea miocenica regularis – Chaix & Delrieu 1994: 5, fig. 2.

Astrea italica - Milne-Edwards & Haime 1857: 508.

Siderastraea italica – Filliozat 1911: 8, fig. 4, pl. 2, fig. 4. — Roszkowska 1932: 132, pl. 4, fig. 1. — Alloiteau 1950: 119 + nombreuses figures.

MATÉRIEL TYPE. — Un lectotype, par désignation postérieure (Alloiteau 1950: 120, pl. II, fig. 2, pl. IV, fig. 2) et deux paralectotypes (Faculté des Sciences de Caen, laboratoire de Géologie, coll. Defrance). L'exemplaire signalé par Chevalier comme étant l'holotype (décrit par Filliozat [1911]) a donc été récolté postérieurement et ne doit pas être pris en considération.

HORIZON TYPE. — Incertain; Defrance le signale comme étant le Plaisancien, mais c'est le seul auteur à avoir cité cette espèce dans le Pliocène.

LOCALITÉ TYPE. — Piacenza (Italie) fide Defrance (1826).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Très abondant pour l'Aquitaine (Chattien à Miocène moyen, cf. Cahuzac & Chaix 1996; collections Cahuzac, Cluzaud, Lesport, Gourgues, Rocher; déposées à l'université de Bordeaux); en revanche, une seule colonie pour la Méditerranée, dans le Tortonien d'Algérie.

DIAGNOSE. — Cette espèce ne présente pas la même allure que *Siderastraea radians*. Certes, sa colonie est également globuleuse, mais le plus souvent beaucoup plus petite; le nombre de septes est approximativement le même (quatre cycles incomplets) mais les calices sont plus grands (jusqu'à 5 mm) et les synapticules existent jusqu'au niveau calicinal; de plus, la muraille fine (elle aussi synapticulaire) est très nette. La columelle est ici une papille plus ou moins proéminente.

Remarques sur la synonymie

Toutes les espèces mises ici en synonymie avec *S. miocenica italica* possèdent exactement les mêmes caractères, indiqués clairement par les auteurs: quatre cycles incomplets de septes, diamètre calicinal pouvant atteindre 5 mm, abondance synapticulaire (caractère non spécifique mais subspécifique), muraille nette et columelle plus ou moins proéminente, la morphologie de la colonie étant identique pour toutes ces espèces. La question se pose de savoir si ce taxon est une sous-espèce de *S. miocenica* Osasco, 1897 ou une espèce à part entière, car certains caractères à valeur spécifique les séparent (nombre de septes, diamètre calicinal).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Eocène: bassin de Paris (S. parisiensis Milne-Edward & Haime, 1850);
- Oligocène: non encore signalée à cette époque;
- Miocène:
 - Aquitanien: l'espèce n'est pas citée dans la littérature à cette époque, mais l'un des auteurs (C. Chaix) a retrouvé sept exemplaires de cette espèce dans le stratotype de l'étage (Lariey, coll. Réserve naturelle géologique de Saucats);
 - Burdigalien: Aquitaine (Mérignac, cf. Raulin 1852, Mimbaste: récolte Chaix, Le Péloua: coll. Réserve naturelle géologique de Saucats, Pont-Pourquey: coll. Londeix);

- Miocène moyen: espèce connue dans le Langhien d'Aquitaine (Manciet) et le Miocène moyen du bassin de la Loire (presque tous les gisements de faluns); Badénien du bassin de Vienne (*S. fröhlichiana* Reuss, 1871) et de Pologne (Roszkowska 1932);
- Tortonien: Italie (Montegibbio, et *S. detecta* d'Achiardi, 1868), Tunisie (*S. kechabtensis* Stchepinsky, 1938), Algérie (Sidi Abdelkader près de Mostaganem), Crète (Psalidha), Baléares (Portinatx, Ibiza);
- Messinien: Italie (Popogna en Livournois),
 Sicile (Calatafimi);
- Pliocène: Piacenza (Italie) fide Defrance (1826).

Siderastraea crenulata (Goldfuss, 1826)

SYNONYMIE. — Déjà donnée par Chevalier (1961: 421); nous y renvoyons, en mentionnant toutefois que la plupart des auteurs ont utilisé *Siderastraea crenulata* en tant qu' «espèce morphologique», et que la littérature quant à la présence de cette espèce est parsemée de nombreuses erreurs.

MATÉRIEL TYPE. — Aucune donnée concernant les specimens type de la collection Goldfuss; perdus, *fide* Chevalier (1961).

HORIZON TYPE. — Plaisancien.

LOCALITÉ TYPE. — Piacenza (Italie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Nous n'avons jamais rencontré cette espèce sur le terrain; seules quelques exemplaires de la collection Chevalier (MNHN, numérotés L1 et L2) appartiennent à cette espèce; toutes les autres indications de localités pour cette espèce, faites par Chevalier, sont erronées.

DIAGNOSE. — C'est une espèce à grands calices (la plus grande dimension de ceux-ci est en moyenne de 6,5 mm) possédant quatre cycles complets ou plus d'éléments radiaires (au moins 48 septes, et parfois beaucoup plus); cet assemblage de caractères est suffisamment original pour ne pas pouvoir la confondre avec une autre espèce.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE Cette espèce semble endémique d'Italie. Les indications d'auteurs concernant d'autres localisations sont erronées, dans l'état actuel des connaissances:

Messinien: Italie (Landro, Sicile);

Pliocène inférieur (Plaisancien): Italie (Plaisance).

Siderastraea felixi Roszkowska, 1932 (Fig. 4E)

Siderastraea felixi Roszkowska, 1932: 158, pl. III, fig. 2.

Siderastraea crenulata (pars) - Chevalier 1961: 421, pl. XXV, fig. 6, tf. 147.

Siderastraea cf. felixi – Chevalier 1962: 55, pl. III, fig. 4, pl. IV, fig. 3.

Siderastraea felixi - Cahuzac & Chaix 1996: 121.

MATÉRIEL TYPE. — Cinq syntypes, non étudiés séparément, dont le rangement n'est pas situé, mais bien décrits.

HORIZON TYPE. — Badénien.

LOCALITÉ TYPE. — Zbaraz et Gora Lam (Pologne).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Nombreuses colonies d'Aquitaine (Miocène moyen de Manciet, coll. Cahuzac & Dupuy à l'université de Bordeaux), et également d'Algérie et du Maroc (Miocène supérieur).

DIAGNOSE. — Cette espèce, bien décrite par Roszkowska, est très voisine de *Siderastraea radians* et de *S. miocenica italica*, notamment par le nombre de septes dans les calices adultes; elle s'en éloigne cependant par la petitesse de ses calices, dont la plus grande dimension ne dépasse jamais 3,5 mm; remarquons que, par ses anneaux synapticulaires calicinaux, cette espèce est voisine du groupe *miocenica*.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – Miocène moyen: Aquitaine (Manciet), Pologne;

– Messinien: Maroc (Kebdana), Algérie (Tessala: Bou Djebaa), Italie (Popogna en Livournois), Sicile (Calatafimi, Landro).

Siderastraea sp.

Remarque

Un unique exemplaire, déposé dans les collections du MNHN, provenant du Messinien de Sicile (Resuttano) (récolte Saint Martin), possède des caractères voisins

de *Siderastraea radians*, mais les calices plus grands et le nombre de septes supérieur, non comparables aux autres espèces connues, en font peut-être une nouvelle espèce. De nouvelles récoltes seraient nécessaires.

Super-famille PORITOIDEA Gray, 1842 Famille PORITIDAE Gray, 1842

Genre Porites Link, 1807

ESPÈCE TYPE. — Madrepora porites Pallas, 1766 (partim).

Porites arenosa (Esper, 1797) (Fig. 5A)

Madrepora arenosa Esper, 1797: 80, tab. LXV.

Porites arenacea – Lamarck 1816: 270 (2° éd. p. 455). — Deslongchamps et al. 1824: 651. — Ehrenberg 1834: 119. — Dana 1846: 567.

Porites arenaceus - de Blainville 1826: 50.

Porites cf. collegniana - Chevalier 1969: 287.

Porites arenosa – Milne-Edwards & Haime 1851a: 29; 1860: 180. — Cahuzac & Chaix 1996: 117, 119.

MATÉRIEL TYPE. — Collection très ancienne, de position géographique très incertaine, probablement perdue.

HORIZON TYPE. — Actuel.

LOCALITÉ TYPE. — Indo-Pacifique (localité incertaine).

MATERIEL EXAMINÉ. — Espèce extrêmement abondante dans le Miocène supérieur de Méditerranée.

DIAGNOSE. — Ce taxon a récemment été subdivisé en de multiples espèces (cf. Veron 2000a-c) dont l'identification repose sur des caractères extrêmement variables en fonction de l'environnement (morphologie de la colonie, «épaisseur» du squelette, pali plus ou moins nets, etc.). Pourtant, cette espèce, telle que décrite par Milne-Edwards & Haime (1860) est très caractéristique et facile à identifier : 12 septes, une couronne de pali peu développés, une columelle nette faite d'une papille, un diamètre calicinal moyen mais peu variable de 1,5 mm. Tous les exemplaires que nous avons pu récolter, tant en Aquitaine qu'en Méditerranée, ne présentent que fort peu de variabilité.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE – Aquitanien: France (Aquitaine);

- Burdigalien: France (Aquitaine);
- Miocène moyen: les faunes des localités de cet âge dans lesquelles pourrait se rencontrer cette espèce (Italie par exemple) n'ont pas été révisées récemment;
- Miocène supérieur :
 - Tortonien: Espagne (Lorca), Crète (Mikron Oros, Psalidha, Panasos, Kouryphi, Kavrochori, Kato Moulia), Algérie (Sidi Abdelkader), Baléares (Portinatx, Ibiza);
 - Messinien: Maroc (Melilla, Kebdana),
 Espagne (Lorca), Sicile (Resuttano), Crète (Siva,
 Viglotopi, Kavrochori), Algérie (Beni Ouarsous,
 Pont de Saboune, Djebel Skouna, Sidi Safi, Trois-Marabouts, Sebaa Chioukh, Koudiat Meraina,
 Cap Figalo, Murdjadjo, Tessala, Cheurfa, Bou
 Djebaa, Beni Chougrane);
- Pliocène: faunes non révisées;
- Actuel: tout l'Indo-Pacifique (Milne-Edwards & Haime [1860] citent la mer Rouge, les Seychelles, la Réunion, Vanikoro, etc.).

REMARQUES

Cette espèce n'avait, jusqu'en 1996, jamais été citée en Atlantique ou en Méditerranée. Cependant, elle est si fréquente que la majeure partie des citations de « *Porites* sp. » dans le Miocène supérieur de Méditerranée pourrait s'y rapporter.

Porites collegniana collegniana Michelin, 1842 (Fig. 5B)

Synonymie. — Comme signalé par Chevalier (1961), ce taxon est fort abondant dans tout l'Oligo-Miocène atlantique et méditerranéen, souvent mélangé à d'autres espèces voisines, toutes étant souvent mal conservées et donc mal identifiables; la synonymie en est donc passablement embrouillée et extrêmement longue. Nous renvoyons à la liste succincte donnée par cet auteur, toutes les autres citations pouvant être discutées. Signalons également que les deux sous-espèces *P. c. collegniana* Michelin, 1842 et *P. c. lobatosepta* Chevalier, 1961, distinguées par Chevalier (1961), rentrent entièrement dans la variabilité de *P. collegniana* Michelin, 1842 sensu stricto.

MATÉRIEL TYPE. — Un syntype (non figuré), typothèque des Invertébrés fossiles (MNHN) (ex. M 00730) (cf. Michelin 1840-1847: 65).

HORIZON TYPE. — Burdigalien.

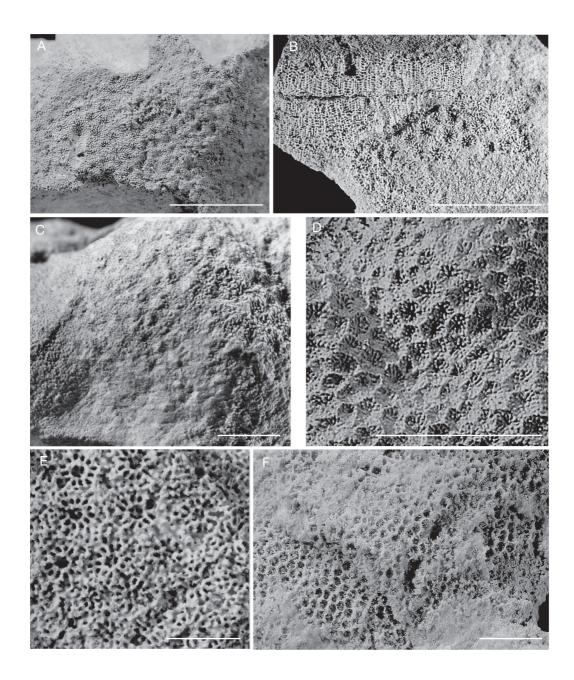


Fig. 5. — **A**, *Porites arenosa* (MNHN A 26622), vue extérieure de la colonie, Messinien du Maroc; **B**, *P. collegniana collegniana* (MNHN A 26623), détail d'une portion de colonie, Tortonien de Crète; **C**, *P. collegniana lobatosepta* (MNHN A 26624), détail de colonie, Messinien du Maroc; **D**, *P. diversiformis* (MNHN A 26625), détail de face supérieure de colonie, Tortonien du Maroc; **E**, *P. maigensis* (MNHN A 26626), détail de face supérieure de colonie, Tortonien de Crète; **F**, *P. calabricae* (MNHN A 26627), détail de face supérieure de colonie, Messinien de Crète. Échelles: A-D, F, 1 cm; E, 0,25 cm.

LOCALITÉ TYPE. — Saucats (Gironde).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Espèce abondante dans les formations oligo-miocènes d'Atlantique Est, depuis le Chattien jusqu'au Langhien en Aquitaine. En Méditerranée, l'espèce est beaucoup plus discrète. L'importante diagenèse ayant affecté les spécimens de cette famille au squelette très poreux n'a pas facilité la distinction des différentes espèces de *Porites* en Méditerranée. Nous avons cependant pu, presque partout, récolter au moins quelques colonies de *P. collegniana*.

DIAGNOSE. — Les anciennes descriptions, même détaillées, des différentes espèces de Porites sont souvent entachées par l'état de conservation des surfaces calicinales. Porites collegniana se reconnaît à son nombre de septes, toujours compris entre 12 et 24 sur une même colonie (P. arenosa ne possède que 12 septes, sans aucune variabilité); de plus, les calices adultes de P. collegniana ont un diamètre compris entre 1,8 et 2,2 mm, alors que ceux de *P. arenosa* ne mesurent que 1,5 mm. La sous-espèce P. c. collegniana se distingue par une morphologie massive, tandis que la sous-espèce P. c. lobatosepta, étudiée ci-dessous, s'en distingue par sa morphologie branchue, les branches se divisant suivant un mode dichotomique assez régulier, pour constituer de grosses colonies extrêmement remarquables sur les fronts récifaux.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE Comme l'a précédemment signalé Chevalier (1961), de nombreuses citations anciennes de *P. incrustans* (synonyme plus récent de *P. collegniana*, très souvent utilisé dans la littérature ancienne) ou *P. collegniana* sont invérifiables.

- Chattien: France (Aquitaine [Cahuzac & Chaix 1996], chaîne de la Nerthe [Chevalier 1961]);
- Aquitanien: France (Aquitaine), Portugal (? fide Chevalier), Grèce (Pinde, Pentalofon: cf. Chevalier 1961);
- Burdigalien: France (Aquitaine), Espagne (Majorque), Algérie (Kabylie de Collo);
- Miocène moyen: France (Aquitaine [Langhien: Cahuzac & Chaix 1996]), Italie (colline de Turin), Égypte, Hongrie (Kopek 1954);
- Miocène supérieur :
 - Tortonien: Crète (Makres, Apomarma, Psalidha, Koules, Mikron Oros);
 - Messinien: Algérie (Beni Ouarsous, Trois Marabouts, Tessala, Beni Chougrane), Crète (Skafidhara, Siva, Voliones, Aghios Sillas), Maroc (Melilla).

Porites collegniana lobatosepta Chevalier, 1961 (Fig. 5C)

Porites lobatosepta Chevalier, 1961: 454, pl. XX, fig. 14, pl. XXI, fig. 14.

Porites lobatosepta – Saint Martin & Chaix 1981: 1341. — Chaix et al. 1986: 220. — Saint Martin 1990: nombreuses citations; 1996: 242, tab. 1: 244. — Saint Martin & Cornée 1996: 235.

Porites aff. lobatosepta - Rouchy et al. 1982: 814.

Ainsi que de nombreuses autres citations de l'espèce par tous les auteurs récents ayant travaillé sur le Miocène supérieur de Méditerranée.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype (R 10612), typothèque des Invertébrés fossiles (MNHN) (fig. Chevalier 1961).

HORIZON TYPE. — «Tortonien» (en fait Messinien).

LOCALITÉ TYPE. — Popogna près de Livourne (Toscane, Italie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Très nombreux échantillons provenant d'Espagne, Italie, Sicile, Crète, Algérie, Maroc. C'est une espèce extrêmement abondante par endroits.

DIAGNOSE. — Exactement la même que pour *Porites* collegniana collegniana, seule la morphologie de la colonie diffère: rameuse dichotomique au lieu de massive; ce n'est pas en principe un critère de distinction spécifique car trop variable en fonction de l'environnement local, aussi ne l'avons-nous pas maintenue au rang d'espèce telle que Chevalier l'avait établie; cependant, pour les raisons explicitées dans les remarques, nous en faisons un critère de distinction subspécifique; il y a trop peu d'intermédiaires entre les deux formes pour tout intégrer dans une seule sous-espèce. Porites collegniana lobatosepta représente sans doute une forme d'adaptation, extrêmement constante, de *P. collegniana* aux conditions difficiles, mais sans doute peu turbulentes en général, de la Méditerranée occidentale au Miocène supérieur.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Tortonien: Crète (Psalidha, Panasos);
- Messinien: Maroc (Boughioul, Bir Tam Tam, Draa Sidi Saada, Koudiat el Atchane, Melilla), Espagne (Sorbas), Italie (Toscane), Sicile (Landro, Catalafimi), Crète (Koutsounari, Venerato), Algérie (Beni Ouarsous, Trois Marabouts, Tessala, Beni Chougrane, Sebaa Chioukh, Cap Figalo, Murdjadjo).

REMARQUES

Signalons d'abord que ce taxon est uniquement identifié dans les récifs du Miocène supérieur de Méditerranée occidentale. D'autre part il s'agit ici du premier transfert de cette espèce, décrite par Chevalier, au rang inférieur de sous-espèce; en effet ses caractères squelettiques sont en tous points identiques à ceux de la sous-espèce *P. c. collegniana*: seule la morphologie de la colonie diffère. Ce caractère, lié à l'environnement, est néanmoins retenu comme critère subspécifique par son existence exclusive et sa constance dans le Miocène supérieur, sans intermédiaires nets avec les morphologies de *P. c. collegniana* s.s.

Porites diversiformis (Michelotti, 1871) (Fig. 5D)

Litharaea diversiformis Michelotti in Sismonda, 1871: 279, pl. IX, figs 1, 2.

Goniopora taurina tertia - Bernard 1903: 119.

Porites cf. diversiformis - Chevalier 1961: 451, tf. 167.

Porites diversiformis - Cahuzac & Chaix 1996: 117, 119.

MATÉRIEL TYPE. — Non détaillé par les auteurs, perdu (*fide* Chevalier 1961).

HORIZON TYPE. — Miocène moyen.

LOCALITÉ TYPE. — Colline de Turin (Italie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Rares colonies provenant du Tortonien de Crète et du Maroc, par ailleurs aisément identifiables.

DIAGNOSE. — Comme le signale Chevalier (1961), le nombre de septes oscille entre 12 et 24, comme chez *P. collegniana*, mais ici le diamètre calicinal dépasse à peine 1 mm, et les bords calicinaux sont très aigus, alors qu'ils sont arrondis chez *P. collegniana*. De plus, ici les pali sont bien visibles, mais la couronne qu'ils forment est fort peu détachée des septes.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Aquitanien: France (Aquitaine [Cahuzac & Chaix 1996]);
- Burdigalien: France (Aquitaine [Cahuzac & Chaix 1996]);
- Miocène moyen: Italie (colline de Turin [Sismonda 1871]);

 Tortonien: Maroc (NE, Irs, n° 127886: récolte Benmoussa), Italie (Tortone, *fide* Sismonda 1871), Crète (Ambelousos, Panasos, Psalidha).

REMARQUE

Cette espèce, très commune dans le Miocène inférieur d'Aquitaine, n'est que résiduelle au Miocène supérieur.

Porites maigensis Kühn, 1925 (Fig. 5E)

Porites maigensis Kühn, 1925: 11, fig. 4, pl. 1, fig. 6.

Litharaea carryensis - d'Orbigny 1852: 148.

Porites maigensis – Chevalier 1961: 452, pl. XXI, fig. 20, XXVI, fig. 9, tf. 171c. — Cahuzac & Chaix 1996: 117, 119.

Porites cf. leptoclada - Chevalier 1962: 56, pl. III, fig. 1a, b.

MATÉRIEL TYPE. — Non détaillé par Kühn, 1925.

HORIZON TYPE. — Burdigalien (Eggenburgien).

LOCALITÉ TYPE. — Maigen près d'Eggenburg (bassin de Vienne, Autriche).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — Provient uniquement de Crète, représenté par quelques rares colonies.

DIAGNOSE. — Espèce aisée à identifier, possédant 12 septes au niveau du calice, et une couronne de pali tendant à se souder en cercle autour de la columelle, phénomène peu fréquent à l'intérieur du genre; le diamètre calicinal atteint 2 mm. Cette facilité d'identification a aidé à la reconnaissance de cette espèce extrêmement rare dans les terrains étudiés.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Aquitanien: France (Aquitaine, chaîne de la Nerthe):
- Burdigalien: France (Aquitaine, chaîne de la Nerthe), Autriche (bassin de Vienne), Iran (région de l'Asmari), Maroc (Rif oriental);
- Miocène moyen: non encore trouvé dans ces terrains;
- Tortonien: Crète (Koryphi, Psalidha);
- Messinien: Crète (Kavrochori, Koumi).

REMARQUE

Cette espèce, pourtant très présente dans le Miocène inférieur atlanto-méditerranéen comme *Porites diversiformis*, n'est que résiduelle dans le Miocène supérieur de Méditerranée.

Porites calabricae Chevalier, 1961 (Fig. 5F)

Porites calabricae Chevalier, 1961: 455, pl. XXI, fig. 17, pl. XXVI, fig. 4, tf. 1.

Porites calabricae – Saint Martin & Chaix 1981: 1341 — Chaix et al. 1986: 220. — Saint Martin 1990: nombreuses citations; 1996: 242, tabl. 1: 244. — Saint Martin & Cornée 1996: 235, tabl. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype (ex. R 40611), typothèque des Invertébrés fossiles (MNHN) (fig. Chevalier 1961: pl. XXI, fig. 17).

HORIZON TYPE. — «Tortonien» (Messinien?).

LOCALITÉ TYPE. — Vibo-Valentia (Calabre, Italie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Quelques colonies du Tortonien de Crète, et un grand nombre provenant du Messinien de l'ouest de l'Algérie.

DIAGNOSE. — Très fortes colonies subsphériques, pouvant atteindre un diamètre d'environ 2 m, dont les calices renferment entre 12 et 24 septes, ont jusqu'à 2,5 mm de diamètre, et possèdent une couronne de pali bien nette; lorsque ceux-ci deviennent invisibles pour cause de diagenèse, les bords aigus des calices suffisent à distinguer cette espèce de *P. collegniana*; la morphologie de la colonie est souvent également très particulière.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Tortonien: Crète (Kapariana);
- Messinien: Maroc (Melilla), Algérie (Beni Ouarsous), Italie (Calabre, Sicile et Livournois).

REMARQUES

Cette espèce, quoique assez localisée, peut s'avérer abondante, souvent en association avec *P. collegniana lobatosepta*, qui alors occupe tout l'espace disponible entre les grosses boules de *P. calabricae*; ce fait semble montrer une différence dans la vitesse de croissance entre les deux espèces, qui pourrait s'être avérée favorable à *P. collegniana lobatosepta* (Saint Martin 1990), que l'on retrouve souvent

seul à l'affleurement, ce qui n'est jamais le cas de *P. calabricae*.

Sous-ordre DENDROPHYLLIINA Vaughan & Wells, 1943 Famille DENDROPHYLLIIDAE Gray, 1847

Genre Paleoastroides Chevalier, 1961

ESPÈCE TYPE. — *Paleoastroides michelini* Chevalier, 1961.

Paleoastroides subirregularis (Osasco, 1897) (Fig. 6)

Dendrophyllia subirregularis Osasco, 1897: 5, fig. 12.

Paleoastroides subirregularis - Chevalier 1961: 489, tf. 190e. — Cahuzac & Chaix 1996: 119, 121.

MATÉRIEL TYPE. — Non détaillé par Osasco (1897) (perdu, *fide* Chevalier 1961).

HORIZON TYPE. — Miocène moyen.

LOCALITÉ TYPE. — Colline de Turin (Italie).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Abondant dans le Miocène inférieur et moyen de l'ouest de la France, réduit (à l'heure actuelle) à une seule et unique colonie pour le Miocène supérieur de Méditerranée.

DIAGNOSE. — Squelette poreux comme chez tous les Dendrophylliidae, ce genre est le seul purement plocoïde à l'intérieur de cette famille; il se distingue donc aisément de *Dendrophyllia*, qui est branchu (dendroïde); les septes disposés suivant le plan de Pourtalès au niveau du calice confirment l'identification du spécimen. Par ailleurs, il se distingue de *P. provincialis* par son plus grand nombre de septes, et de *P. michelini* par un calice plus grand; *P. theotvoldensis* a des calices encore beaucoup plus grands.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE ET GÉOGRAPHIQUE

- Burdigalien: Aquitaine;
- Miocène moyen: Aquitaine (Cahuzac & Chaix 1996), colline de Turin;
- Tortonien: non encore découvert à cette époque;
- Messinien: Algérie (Ain ed Dehanne).

RÉSULTATS

Nous avons pu étudier dans ce travail une grande quantité de matériel corallien provenant du Miocène supérieur du pourtour méditerranéen, et effectuer un inventaire complet de la faune corallienne hermatypique de ces récifs, qui se compose finalement de 15 espèces réparties en six genres pour le Tortonien, et de 18 espèces réparties en huit genres pour le Messinien. En fait, quatre espèces réparties en deux genres construisent l'essentiel de la trame de ces récifs et sont donc qualifiables de constructeurs primaires, les autres espèces constructrices étant soit secondaires, soit accessoires, si l'on se réfère à la terminologie reconnue universellement de classification des espèces coralliennes constructrices. L'étude de la répartition de ces faunes semble indiquer que les différences faunistiques sont beaucoup plus importantes entre gisements de même âge situés dans des conditions de milieux différentes qu'entre gisements d'âges différents.

DISCUSSION

MENTION DE TAXONS AVEC ATTRIBUTIONS ERRONÉES

De nombreux auteurs ont signalé dans le Miocène supérieur de Méditerranée la présence du genre Montastrea. Chaix & Cahuzac (2005: 42, 43) ont bien montré que ce genre doit être invalidé et que les espèces rattachées à ce genre doivent être révisées et replacées dans d'autres unités génériques. Il semble en conséquence judicieux de considérer que les scléractiniaires attribués au genre Montastrea appartiennent plutôt au genre Tarbellastraea. La seule différence génériquement importante et bien visible se situe en effet au niveau de la columelle, lamellaire chez Tarbellastraea, trabéculaire (ou autre?) chez « Montastrea » (aucune diagnose précise ne fixant les caractères de ce genre). Rappelons que la recristallisation en sparite (Chaix & Saint Martin 1980) peut facilement transformer la columelle, voire la faire disparaître. Ce fait ne fut reconnu qu'assez récemment (Beauvais & Beauvais 1970), la diagenèse n'étant généralement que très peu prise en compte. Chevalier (1962) a également décrit



Fig. 6. — Paleoastroides subirregularis (MNHN A 26628), face calicinale de la colonie, Messinien d'Algérie. Échelle: 1 cm.

des espèces de *Solenastraea* au Miocène supérieur, assimilables en fait à des *Tarbellastraea* à côtes et columelle mal conservées. Tous ces éléments sont intégrés dans nos listes synonymiques ci-dessus. Les citations d'*Heliastraea* reposent sur l'ancienne appellation du genre *Tarbellastraea*, et non sur de véritables *Heliastraea*, genre parfaitement valide mais non présent dans le Miocène supérieur de Méditerranée.

ÉVOLUTION DE LA FAUNE CORALLIENNE DE MÉDITERRANÉE

L'évolution des populations de coraux récifaux dans le Miocène supérieur de Méditerranée (Tableau 1) a été conditionnée par plusieurs événements. Tout d'abord, la tendance progressive au rafraîchissement du climat durant le Miocène moyen (Abels et al. 2005) et le refroidissement plus marqué constaté à la limite Serravallien-Tortonien (Mosbrugger et al. 2005) sont sans doute à l'origine d'une réduction sensible de la biodiversité corallienne. Ainsi, dans la région de la « colline de Turin » en Italie, habituellement datée d'un « Miocène moyen » assez mal argumenté, on peut dénombrer une centaine d'espèces de scléractiniaires; parmi celles-ci, une bonne moitié est récifale constructrice. Durant le Tortonien, 17 espèces (réparties en six genres), qui peuvent être considérées comme résiduelles, ont occupé les aires littorales du bassin méditerranéen. C'est de fait à cette époque que la faune récifale sera la plus réduite

(Tableau 1), beaucoup plus pauvre qu'au Miocène moyen, mais paradoxalement un peu moins riche en nombre de taxons qu'au Messinien (huit genres et 18 espèces, Tableau 1). Un autre facteur réside dans la capacité de ces espèces résiduelles à envahir totalement toutes les niches écologiques occupées précédemment par des espèces plus adaptées, mais disparues entre-temps. On observe donc que seules quelques espèces (appartenant aux genres Tarbellastraea et Porites) ont occupé de vastes surfaces, notamment durant le Messinien, non seulement en raison de conditions de vie leur restant assez favorables, mais aussi peut-être par manque de concurrence. Seuls quelques constructeurs secondaires, voire accessoires, ont pu accompagner cet extraordinaire développement récifal oligospécifique. Il semble qu'au Tortonien supérieur et qu'au début du Messinien, le stock corallien, déjà réduit dès la fin du Miocène moyen, s'avère presque identique, correspondant aux récifs de type A définis par Esteban (1979) sur la base des communautés coralliennes. C'est au cours du Messinien que les communautés coralliennes s'appauvrissent franchement, avec le développement des récifs dits «à *Porites*» de type B sensu Esteban (1979). Cette réduction a été interprétée soit comme la conséquence de la mise en place de la crise du Messinien accompagnée d'une réduction de la température des eaux (Esteban 1979; Bosellini et al. 2001), soit comme dépendant de conditions environnementales particulières, surtout liées à une intensification de la productivité, comme des phénomènes d'upwelling (Mankiewicz 1987; Saint Martin 1990; Moissette & Saint Martin 1992) soit enfin comme une des conséquences du système de siphon des eaux profondes à travers le sillon sud rifain (Benson et al. 1991). Toutes ces hypothèses peuvent sans doute être retenues car non exclusives les unes des autres, et les conditions environnementales étant très variables d'un gisement à un autre. Les ultimes colonies coralliennes connues en Méditerranée sont associées aux sédiments oolitiques et stromatolitiques du Terminal Carbonate Complex (TCC). Les coraux hermatypiques auraient donc perduré après le début de la crise de salinité, daté de 5,96 Ma au niveau des plates-formes carbonatées (Cornée et al. 2002). Il s'agit soit de colonies de Porites et de Siderastraea (Espagne, Maroc), soit

exclusivement de colonies de petite taille de Siderastraea (Sardaigne, récolte personnelle). Le genre Siderastraea se retrouve d'ailleurs dans le milieu très particulier du golfe Persique (Riegl 1999), associé à certains genres actuels et à d'autres genres présents dans le Miocène supérieur de Méditerranée (Favites, Acanthastraea, Plesiastraea). D'autres genres présents dans le golfe persique existaient déjà au Tertiaire (Acropora, Platygyra, etc.) mais pas en Méditerranée. Leur colonisation s'est donc effectuée à partir de l'Océan Indien. Il faut noter que, à l'inverse de ce que l'on peut observer pour d'autres groupes, aucune espèce corallienne récifale n'a pu trouver refuge dans l'Atlantique. Siderastraea radians, espèce actuelle antillaise présente aussi dans le golfe de Guinée, provient d'une migration en retour à partir des Antilles, au début du Quaternaire. Toutes les autres espèces ont disparu.

Ainsi, il semble que les facteurs locaux soient plus importants pour l'évolution des populations de coraux récifaux que leur implication dans le cadre général d'une «crise» qui s'est manifestée pour les coraux surtout à la fin du Miocène moyen. Les taxons résiduels, presque tous relativement eurybiontes, se sont adaptés aux conditions proposées avec des réponses variables selon les conditions, et ne disparaissent, tous ensemble, qu'à l'issue de la crise messinienne, qui marque la fin du phénomène récifal en Méditerranée (Saint Martin *et al.* 1995).

CONCLUSION

Ce travail, résultat de recherches et récoltes menées sur de nombreux gisements, présente une synthèse des connaissances sur la caractérisation et le développement des faunes coralliennes récifales en Méditerranée pendant le Miocène supérieur. Il comble une lacune dans le domaine de la systématique, aucune étude n'ayant traité jusqu'à présent l'ensemble des coraux récifaux du Miocène supérieur de Méditerranée La révision des 18 espèces recensées permet de mesurer l'évolution de la biodiversité corallienne pendant cette période.

L'étude des coraux, appuyée par des connaissances approfondies de terrain, surtout en ce qui concerne le Messinien, illustre la fin de l'histoire tropicale de

la zone atlantico-méditerranéenne. Cet épisode est d'abord caractérisé par le développement de vastes récifs oligospécifiques rencontrés dans l'ensemble du domaine méditerranéen, puis la disparition des espèces ayant peuplé ces récifs après ce qu'il est convenu d'appeler la « crise de salinité ». Toutes les possibilités de refuge se sont trouvées bloquées à la fin du Miocène, confinant les coraux et les vouant à une disparition rapide et totale. En effet, la réouverture du détroit de Gibraltar entraînera l'apparition d'une faune corallienne pliocène totalement ahermatypique, correspondant à des conditions beaucoup plus froides.

Remerciements

Nous sommes redevables à tous ceux qui ont bien voulu nous fournir du matériel corallien et partager le travail de terrain. Nous remercions également D. Serrette et P. Loubry (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) (ainsi que le regretté L. Merlette) pour les clichés. Les critiques constructives des rapporteurs B. Lathuilière et B. Cahuzac ont permis d'améliorer sensiblement le texte de notre article.

RÉFÉRENCES

- ABELS H. A., HILGEN F. J., KRIJGSMAN W., KRUK R.W., RAFFI I., TURCO E., ZACHARIASSE W. J. 2005. Longperiod orbital control on middle Miocene global cooling: integrated stratigraphy and astronomical tuning of the Blue Clay Formation on Malta. *Paleoceanography* 20, PA4012, doi:10.1029/2004PA001129.
- ACHIARDI A. D' 1868. Studio comparativo fra i coralli dei terreni terziarie del Piemonte e dell'Alpi venete. Annali de la Universita Toscana 10 (2): 1-74.
- ALLOITEAU J. 1950. Types et échantillons de polypiers de l'ancienne collection Defrance. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, n.s., série C, Sciences de la terre, 1 (2): 105-148.
- ALLOITEAU J. 1957. Contribution à la systématique des madréporaires fossiles. Éditions du CNRS, Paris, 2 volumes, 462 p.
- ANGELIS D'OSSAT Ĝ. DE 1894. I corallari dei terreni terziari dell'Italia settentrionale. Atti della reale Accademia dei Lincei, Memorie, Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali, Roma, série 5a, 1: 164-279.
- BEAUVAIS L. & BEAUVAIS M. 1970. Influence de la diagenèse sur les microstructures des madréporaires fossiles. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie

- des Sciences, Paris, 277, série D: 1629-1632.
- BENSON R. H., RAKIC EL BIED K. & BONADUCE G. 1991. An important current reversal (influx) in the Rifian Corridor (Morocco) at the Tortonian-Messinian boundary: the end of the Tethys Ocean. *Paleoceanography* 6: 164-192.
- BERNARD H. M. 1903. *The Genus* Goniopora. British Museum (Natural History), Londres, 4, 206 p.
- BLAINVILLE DE H. M. D. 1826. in Dictionnaire des sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la nature... Suivi d'une biographie des plus célèbres naturalistes... Par plusieurs professeurs du Jardin du Roi, et des principales Écoles de Paris. Levrault, Paris; Le Normant, Strasbourg, tome XLIII.
- BOSELLINI F. R. 2006. Biotic changes and their control on Oligocene-Miocene reefs: a case study from the Apulia platform margin (southern Italy). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241: 393-409.
- BOSELLINI A., BOSELLINI F. R., COLALONGO M. L., PARENTE M., RUSSO A. & VESCOGNI A. 1999. Stratigraphic architecture of the Salento coast from Capo d'Otranto to S. Maria di Leuca (Apulia, Southern Italy). Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 105 (3): 397-416.
- BOSELLINI F. R., RUSSO A. & VESCOGNI A. 2001. Messinian reef-building assemblages of the Salento Peninsula (southern Italy): paleobathymetric and paleoclimatic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 175: 7-26.
- Bossio A., Esteban M., Mazzanti R., Mazzei R. & Salvatorini G. 1996. Rosignano reef complex (Messinian), Livornesi mountains, Tuscany, Central Italy, *in* Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & Rouchy J. M. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. *Concepts in Sedimentology and Paleontology*, SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 277-293.
- BUDD A. F., BOSELLINI F. R. & STEMANN T. A. 1996. Systematics of the Oligocene to Miocene reef coral *Tarbellastraea* in the northern Mediterranean. *Palaeontology* 39 (3): 515-560.
- Cahuzac B. & Chaix C. 1996. Structural and faunal evolution of Chattian-Miocene reefs and corals in western France and the northeastern Atlantic ocean, in Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & Rouchy J. M. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. Concepts in Sedimentology and Paleontology. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 105-127.
- CALVET F., AMARRENO I. & VALLES D. 1996. Late Miocene reefs of the Alicante-Elche basin, southeast Spain, *in* Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & ROUCHY J. M (eds) Models for carbonate

- stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. *Concepts in Sedimentology and Paleontology*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 177-190.
- CHAIX C. 1980. Les Turbinolia et Sphenotrochus (sclératiniaires) du Lutécien de Grignon (Yvelines); Anatomie, dévellopement ontogénique ey microstructure squelettique. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, série 2, section C, 2: 105-163.
- 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. *Annales de Paléontologie* 91: 33-72.
- CHAIX C., CAHUZAC B. & CLUZAUD A. 1999. Découverte d'Acanthastraea (Isophyllastraea) (Scléractiniaires, Mussidae) dans le Langhien d'Aquitaine, SW France; intérêt paléobiogéographique. Géologie méditerranéenne XXVI (3-4): 143-151.
- CHAIX C. & DELRIEU B. 1993. Les récifs coralliens du Miocène supérieur en Crète centrale (Grèce). Les récifs tortoniens. *Minéraux et Fossiles* 211: 7-13, 212: 6-13.
- CHAIX C. & DELRIEU B. 1994. Les récifs coralliens du Miocène supérieur en Crète centrale (Grèce). Les récifs tortoniens. *Minéraux et Fossiles* 214: 6-16.
- CHAIX C., DELRIEU B., MERLE D., SAINT MARTIN J.-P. & TSAGARIS S. 1990. Les peuplements de scléractiniaires dans les récifs du Miocène supérieur de Crète centrale. *1er Congrès national de Paléontologie*, SGF, Paris, 27 p.
- CHAIX C., MOISSETTE P. & SAINT MARTIN J.-P. 1986. Réflexions sur les biocénoses et paléobiocénoses en milieu récifal (Messinien d'Algérie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4° série, section C, 2: 219-230.
- CHAIX C. & SAINT MARTIN J.-P. 1980. La diagenèse dans un récif du Miocène supérieur: un exemple en Oranie (Algérie), in Cristallisation, déformation, dissolution des carbonates, Actes du Symposium (Bordeaux, novembre 1980): 111-120.
- CHAIX C. & SAINT MARTIN J.-P. 1984. Apport de la répartition des madréporaires à l'étude de l'évolution des paléoenvironnements au Messinien en Oranie. 10° Réunion annuelle des Sciences de la Terre, Bordeaux, Paris, SGF, 128 p.
- CHENNOUF R., ANDRÉ J. P., BENMOUSSA A., BOUKLI-HACENE S., CORNÉE J. J., EL HAJJAJI K., MULLER J. MÜNCH P., & SAINT MARTIN J.-P. 1996. La plateforme messinienne de la bordure NE des Kebdana (Maroc nord-oriental): organisation dynamique. Géologie méditerranéenne XXIII (3-4): 227-234.
- CHEVALIER J. P. 1961. Recherches sur les madréporaires et les formations récifales miocènes de la Méditerranée occidentale. Mémoire de la Société géologique de France, Paris, n.s., t. XL, 93: 1-562.

- CHEVALIER J. P. 1962. Les madréporaires miocènes du Maroc. Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc 173: 74.
- CHEVALIER J. P. 1966a. Contribution à l'étude des Madréporaires des côtes occidentales de l'Afrique tropicale. *Bulletin de l'Institut français d'Afrique Noire*, A, 3: 912-975.
- CHEVALIER J. P. 1966b. Contribution à l'étude des Madréporaires des côtes occidentales de l'Afrique tropicale. Bulletin de l'Institut français d'Afrique Noire, A, 4: 1356-1405.
- CHEVALIER J. P. 1970. Les Madréporaires du Néogène et du Quaternaire de l'Angola. Annales du Musée royal d'Afrique centrale, Tervuren, 68: 11-32.
- CHEVALIER J. P. 1972. Les sclératiniaires du Miocène de Porto Santo (archipel de Madère). Étude paléontologique. Annales de Paléontologie 58 (2): 141-160.
- CORNÉE J. J., ROGER S., MÜNCH P., SAINT MARTIN J.-P., FÉRAUD G., CONESA G. & PESTREA-SAINT MARTIN S. 2002. Messinian events: new constraints from sedimentological investigations and new 40Ar/39Ar ages in the Melilla-Nador Basin (Morocco). Sedimentary Geology 151: 127-147.
- DANA J. D. 1846. Structure and classification of Zoophytes. *Geological United States Exploring Expedition*, Londres, 1838-1842, 7 (Zoophytes): 740 p.
- Defrance M. 1826. Polypiers, in Dictionnaire des sciences naturelles. Levrault, Paris; Le Normant, Strasbourg: 42.
- DELRIEU B. 1990 Évolution tectonosédimentaire du Malevisi et du secteur d'Ano Moulia au Miocène supérieur (bassin d'Heraklion, Crète centrale, Grèce). Mémoire Géologue IGAL 42: 1-369.
- DESLONGCHAMPS E., LAMOUROUX J. V. F. & DE SAINT-VINCENT B. 1824. Histoire naturelle des Zoophytes ou animaux rayonnés. *Encyclopédie méthodique*, II-VIII: 819 p.
- EHRENBERG C. G. 1834. Beitrag zur Kenntniss der Corallenthiere des rothen Meeres. Abhandlungen der königlich-preussischen Akademie der Wissenschaften (Physische Classe), Berlin: 225-380.
- EL HAMZAOUI O. 2006. Le pointement récifal d'Aïn el Bergoug (Agouraï, sud de Meknes, bordure sud du sillon sud rifain, Maroc): un témoin des échanges atlanto-méditerranéens au Miocène terminal. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 18 (3-4): 213-216.
- EL HAMZAOUI O. & LACHKHEM H. 1996. L'affleurement récifal (Miocène terminal) d'Aghram Amallal (sud-est de Fès, Maroc): paléoécologie et contrôle tectonosédimentaire. *Communicacoes de Instituto da Geologica e Mineiro* 82: 131-140.
- EL HAMZAOUI O., LACHKHEM H. & RACHID A. 2000a. Le couloir Fès-Taza: le phénomène récifal d'âge Miocène terminal au sud-est de Fès (Maroc septentrional). XI^e Congrès international RCMNS, Fès, Livret guide d'excursion: 17-48.

- EL HAMZAOUI O., LACHKHEM H., GONZALEZ-DELGADO J. A. & CIVIS J. 2000b. — El complejo arrecifal del Mioceno superior de Tazouta (SE de Fez, Marruecos): paleontología, paleoambientes y paleogeografia. Geogaceta 28: 39-42.
- ESPER E. J. C. 1797. Die Pflanzenthiere in Abbildungen nach der Natur mit Farben erleuchtet nebst Beschreibungen, Part 7-8. Raspe, Nürnberg: 169-230.
- ESTEBAN M. 1996. An overview of Miocene reefs from Mediterranean areas: general trend and facies models in Franseen E. K., ESTEBAN M., WARD W. C. & ROUCHY J. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene reef complexes of Mediterranean region. Concepts in Sedimentology and Paleontology. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 3-53.
- FILLIOZAT M. 1911. Les polypiers des faluns. (Révision des Polypiers des faluns de Touraine recueillis par Mme la Comtesse P. Lecointre). Feuilles des Jeunes Naturalistes 41, 491: 169-175, 492: 185-190.
- FRANSEEN E. K. & GOLDSTEIN R. H. 1996. Paleoslope, sea-level and climate controls on upper Miocene platform evolution, Las negras area, southeastern Spain, in FRANSEEN E. K., ESTEBAN M., WARD W. C. & ROUCHY J. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene reef complexes of Mediterranean region. *Concepts in Sedimentology and Paleontology*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5:159-176.
- FROST S. H. & LANGENHEIM. R. L. 1974. *Cenozoic Reef Biofacies*. Northern Illinois University Press, DeKalb, 388 p.
- KOPEK G. 1954. Les coraux du Miocène de la Hongrie septentrionale. *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici* 42 (1): 1-63.
- KÜHN Ö. 1925. Die Korallen des Miocäns von Eggenburg. Abhandlungen der Geologischen Bundensanstalt, Wien, Bd. 22, H. 3, 18 p.
- KÜHN O. 1933. Das Becken von Isfahan-Saidabad und seine altmiocäne Korallenfauna. *Paleontographica*, Bd. 79, Abt. A: 143-218.
- LAMARCK J. B. P. DE. 1816 *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 7 volumes, IV + 568 p.
- MANKIEWICZ C. 1988. Occurrence and paleoecologic signicance of Halimeda in late Miocene reefs, southeastern Spain. *Coral Reefs* 6: 271-279.
- MANKIEWICZ C. 1996. The middle to upper Miocene carbonate complex of Nijar, Almeria province, southeastern Spain, *in* Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & Rouchy J. (eds), Models for Carbonate Stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Region. *Concepts in Sedimentology and Paleontology*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 141-157.
- Mayer K. 1864. Die Tertiär-Fauna der Azoren und Madeiren. Mayer, Zurich, 107 p.

- MAYER-EYMAR K. 1883. Die Versteinerungen der tertiären Schichten von der westlichen Insel im Birketel-Qurun See in Zittel K. A. (1883). *Paleontographica*, t. XXX, 1er volume, II, Pal. Teil.: 67-77.
- MICHELIN J. L. H. 1840-1847. Iconographie zoophytologique. Description par localités et terrains des polypiers fossiles de France, et pays environnants. Bertrand, Paris, 348 p.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J. 1850. Recherches sur la structure et la classification des Polypiers récents et fossiles. Astraeidae. *Annales des Sciences naturelles*, série 3, 12: 95-197.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J. 1851a. Recherches sur la structure et la classification des Polypiers récents et fossiles. Poritidae. *Annales des Sciences naturelles*, série 3, 16: 21-70.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J. 1851b. Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris, 5: 1-200 + 201-502, 20 pls.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J. 1857. Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits. Librairie encyclopédique de Roret, Paris, tome 2, 633 p.
- MILNE-EDWARDS H. & HAIME J. 1860. Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits. Librairie encyclopédique de Roret, , Paris, tome 3, 219 p.
- MOISSETTE P. & SAINT MARTIN J.-P. 1992. Upwellings and benthic life in the Messinian of Western Mediterranean. *Paleontologia i Evolució* 24-25: 245-254.
- MOISSETTE P. & SAINT MARTIN J.-P. 1995. Bryozoaires des milieux récifaux miocènes du sillon sud-rifain au Maroc. *Lethaia* 28: 271-283.
- MOSBRUGGER V., UTESCHER T., DILCHER D. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (42): 14964-14969.
- Orbigny A. C. V. D. D' 1849-1852. Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés, faisant suite au cours élémentaire de paléontologie. Masson, Paris, 3 volumes.
- OSASCO E. 1897. Die alcuni corallari miocenici del Piemonte. *Atti della Reale Accademia delle Scienze di Torino* 32: 436-449.
- Pallas P. S. 1766. Elenchus zoophytorum sistems generum adumbrationes generaliores et specierum cognitarum succinctes descriptiones cum selectis auctorum synonymis. Hagae conitum n° 176B, Francfort-surle-Main, 451 p.
- PEDLEY M. 1996a. Miocene reef distributions and their associations in the central Mediterranean region: an overview, *in* Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & Rouchy J. M. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. *SConcepts in Sedimentology and Paleontology*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 73-87.

- PEDLEY M. 1996b. Miocene reef facies of the pelagian region (Central Mediterranean), in Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & Rouchy J. M. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. Concepts in Sedimentology and Paleontology. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 247-259.
- Perrin C. 2002. Tertiary: the emergence of modern reef ecosystems, in Kiessling W., Flügel E. & Golonka, J. (eds), Phanerozoic Reef Patterns. Concepts in Sedimentology and Paleontology. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 72: 587-621.
- Perrin C., Bosence D. W. & Rosen B. 1995. Quantitative approaches to palaeozonation and palaeobathimetry of corals and coralline algae in Cenozoic reefs, in Bosence D. W. & Allison P. A. (eds), Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils. The Geological Society, Special Publication Londres, 83: 181-229.
- POMAR L. 2001. Ecological control of sedimentary accommodation: evolution from a carbonate ramp to rimmed shelf, Upper Miocene, Balearic Islands. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 175: 249-272.
- Pomar L., Ward W. C. & Green D. G. 1996. Upper Miocene reef complex of the Llucmajor area, Mallorca, Spain, *in* Franseen E. K., Esteban M., Ward W. C. & Rouchy J. M. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. *Concepts in Sedimentology and Paleontology*. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 191-225.
- RANGHEARD Y. 1969. Étude géologique des îles d'Ibiza et de Formentera (Baléares). Thèse de Sciences, université de Besançon, France, 478 p.
- RAULIN V. 1852. Note relative aux terrains tertiaires de l'Aquitaine. Bulletin de la Société géologique de France (2), IX: 406-422.
- REUSS A. E. VON 1847. Die fossilen Polyparien des Wiener Tertiärbeckens. Naturwissenschaftliche Abhandlungen, Bd. II: 1-109.
- REUSS A. E. VON 1871. Die fossilen Korallen des Österreichisch-Ungarnischen Miocäns. Denkschrift der königlischen Akademie der Wissenschaften, Wien, Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse 3: 197-270.
- RIEGL B. 1999. Corals in a non-reef setting in the southern Arabian Gulf (Dubai, UAE): fauna and community structure in response to recurring mass mortality. *Coral Reefs* 18: 63-73.
- ROBERTSON A. H. F. 1998. Miocene shallow-water carbonates of the Erathostenes seamount, eastermost mediterranean sea. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results* 160: 419-436.
- ROSZKOWSKA M. D. 1932. Korale miocenskie Polski. Polnischen geologischen Gesellschaft, Jahrg, Cracovie, 8 (1): 97-171, pls. 2-7.

- ROUCHY J. M., CHAIX C. & SAINT MARTIN J.-P. 1982. Importance et implications de l'existence d'un récif corallien messinien sur le flanc sud du Djebel Murdjadjo (Oranie, Algérie). Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Paris, série II, 294: 813-816.
- SAINT MARTIN J.-P. 1990. Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, série C, 56: 1-366.
- SAINT MARTIN J.-P. 1996. Messinian coral reefs of Western Oranie (Algeria), in Franseen E. K., ESTEBAN M., WARD W. C. & ROUCHY J. M (eds) Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. Concepts in Sedimentology and Paleontology. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 239-246.
- SAINT MARTIN J.-P. & CHAIX C. 1981. Sur la paléoécologie des formations récifales du Miocène supérieur d'Oranie occidentale. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Paris, série II, 292: 1341-1343.
- SAINT MARTIN J.-P., CHAIX C., CISZAK R. & GONORD H. 1980. — Récifs et sédimentation récifale au Miocène supérieur en Oranie occidentale (Algérie). 8º RAST, Marseille, résumés, p. 319.
- SAINT MARTIN J.-P., CHAIX C. & MOISSETTE P. 1983. Le Messinien récifal d'Oranie: une mise au point. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences, Paris, 297, série II: 545-547.
- SAINT MARTIN J.-P. & CORNÉE J. J. 1996. The Melilla reef complex (Northeastern Rif, Morocco), in Fran-SEEN E. K., ESTEBAN M., WARD W. C. & ROUCHY J. M. (eds), Models for carbonate stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions. Concepts in Sedimentology and Paleontology. SEPM Society for Sedimentary Geology, Tulsa 5: 227-237.
- SAINT MARTIN J.-P., CORNÉE J. J. & MULLER J. 1995. La disparition des récifs coralliens en Méditerranée au Miocène supérieur: un événement écologique majeur. Actes du Colloque Okeanos 1995: 70-74.
- SISMONDA E. 1871. Matériaux pour servir à la paléontologie du terrain terciaire du Piedmont. Memoria della Reale Accademia di Scienze di Torino, série II, 25: 257-361.
- SQUIRES D. F. 1958. The cretaceous and tertiary corals of New Zealand. *New Zealand geological Survey, Paleontological Bulletin* 29: 1-107.
- STCHEPINSKY V. 1938. Contribution à l'étude du Sahélien de Tunisie. *Mémoires de la. Société géologique de France*, n.s., t. XVI, 37: 1-121.
- TSAGARIS S. 1991. Le Néogène supérieur de la Messara nord-occidentale (Crète, Grèce). Étude stratigraphique, sédimentaire et structurale. Essai de reconstitution paléoenvironnementale. *Mémoire de Géologue IGAL* 47: 1-262.

- TSAPARAS N. & MARCOPOULOU-DIACANTONI A. 2005. Tortonian scleractinian corals from the island of Gavdos (South Greece). *Revue de Paléobiologie*, Genève, 24 (2): 629-637.
- VAUGHAN T. W. 1919. Fossil corals from Central America, Cuba, Porto-Rico with an account of the American tertiary, pleistocene and recent coral reefs. *United States National Museum, Bulletin* 103: 189-524.
- VENNIN E., ROUCHY J. M., CHAIX C., BLANC-VALLERON M. M., CARUSO A. & ROMMEVAU V. 2004. Paleoecological constraints on reef-coral morphologies in the Tortonian-early Messinian of the Lorca Basin, SE Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213: 163-185.
- VERON J. E. N. 2000a. *Corals of the World.* volume 1, Australian Institute of Marine Science, 463 p.

- VERON J. E. N. 2000b. *Corals of the World.* Volume 2, Australian Institute of Marine Science, 429 p.
- VERON J. E. N. 2000c. *Corals of the World.* Volume 3, Australian Institute of Marine Science, 490 p.
- WEISBORD N. E. 1968. Late cenozoic corals of south Florida. *Bulletins of American Paleontology*, volume 66, 285: 259-511
- WROBEL F. & MICHALZIK D. 1999. Facies successions in the pre-evaporitic Late Miocene of the Lorca Basin, SE Spain. Sedimentary Geology 127: 171-191.
- ZLATARSKI V. N. & MARTINEZ ESTALELLA N. 1982. Les scléractiniaires de Cuba avec des données sur les organismes associés. Académie bulgare des Sciences (Institut géologique) & Académie des Sciences de Cuba (Institut d'Océanologie), 471 p.

Soumis le 6 avril 2007; accepté le 20 décembre 2007.