

LES COCCOLITHES DU PALÉOCÈNE PRÈS DE EL KEF, TUNISIE, ET LEURS ANCÊTRES (1)

par Katharina PERCH-NIELSEN (2)

Résumé. — 29 échantillons de la partie paléocène de la formation El Haria, près de El Kef (Tunisie), ont été étudiés dans le cadre du projet P.I.C.G. 145. Les coccolithes sont communs et assez bien conservés dans la partie inférieure de la coupe d'âge Danien. Plus haut, les coccolithes peuvent parfois être rares et sont généralement moins bien préservés que dans le Danien. Toutes les zones de coccolithes du Paléocène sont représentées, si l'on combine les zones NP 7 et NP 8 en une zone NP 7/8.

Des 45 genres et plus présents dans l'assemblage du Maastrichtien, seulement 14 à 19 semblent continuer dans le Paléocène et, parmi ceux-ci, environ une dizaine persistent aussi dans l'Eocène. Pendant le Paléocène, 28 nouveaux genres apparaissent en évoluant à partir des formes qui ont survécu aux événements de la limite Crétacé-Tertiaire.

Abstract. — 29 samples from the Paleocene part of the El Haria Formation near El Kef (Tunisia) were studied in the context of the I.G.C.P. project 145. Calcareous nannofossils are common and quite well preserved in the lower, Danian part of the section, while they are sometimes rare and generally not as well preserved in the Upper Paleocene. All Paleocene coccolith zones (NP 1 through NP 9) are represented, if the zones NP 7 and NP 8 are combined to NP 7/8.

Of the more than 45 genera reported from Maastrichtian coccolith assemblages, only 14 to 19 continue into the Paleocene and of these, only about 10 continue also into the Eocene. During the Paleocene, 28 new genera evolved from the surviving Cretaceous (and partly even Jurassic!) stock.

I. INTRODUCTION

La coupe de El Kef a été échantillonnée lors du VI^e Colloque africain de Micropaléontologie en Tunisie (1974). Par la suite, un programme international a été lancé pour l'étude de la biostratigraphie (foraminifères planctoniques et benthiques, nannofossiles calcaires, palynologie, ostracodes) du Campanien à l'Eocène inférieur de cette coupe. Les 29 échantillons étudiés pour ce travail ont été mis à ma disposition par P. DONZE (Lyon) qui les avait collectionnés avec le support du Service Géologique de Tunisie. La localisation de la plupart des échantillons peut être trouvée dans SALAJ (1980; fig. 62 et planches 61, 62 et 63). Apparemment, les échantillons proviennent de différents profils de la formation El Haria près de El Kef.

Des «smear slides» ont été préparés à partir de tous les échantillons (PERCH-NIELSEN, 1981) pour l'étude biostratigraphique au microscope photonique. Quatre échantillons ont aussi été étudiés au microscope à balayage pour l'étude structurale de quelques formes très petites.

(1) Note présentée au 8^e Colloque africain de Micropaléontologie, Paris, 18-19 juillet 1980.

(2) Institut de Géologie E.T.H., Sonneggstr. 5, CH-8006 Zürich, Suisse.

II. RÉSULTATS

Toutes les zones de nannofossiles calcaires normalement reconnaissables dans le Paléocène ont été retrouvées dans les échantillons étudiés, du moins si l'on combine les zones NP 7 et NP 8 de MARTINI (1971) en une seule zone NP 7/8 comme l'a proposé ROMEIN (1979) entre autres. Les formes trouvées sont indiquées sur le tableau 1 qui montre aussi la zonation dérivée des nannofossiles calcaires.

Les planches 1 à 3 montrent des coccolithes des Coccolithaceae (1), des Prinsiaceae (2) et de plusieurs autres familles (3).

III. RÉFLEXIONS SUR L'ÉVOLUTION DES COCCOLITHES TERTIAIRES

La plupart du nannoplancton calcaire, au niveau des genres et surtout des espèces, n'a pas survécu ou du moins pas longtemps aux événements qui ont causé la limite Crétacé-Tertiaire. Il y eut donc une «mer presque vide», en terme de coccolithophoridés, à reconquérir par les formes qui survécurent et leurs descendants.

Dans la mer du Nord, ce sont les formes survivantes relativement grandes comme *Biscutum*, *Cyclagelosphaera*, *Markalius*, *Neocrepidolithus* et *Placozygus* qui dominent les assemblages de la zone NP 1 avec *Thoracosphaera*, un dinoflagellé calcaire, et *Biantholithus sparsus*, une forme tertiaire jouant un rôle moins important (PERCH-NIELSEN, 1979 b). En même temps, dans la région de la Téthys, ou en tout cas près de Caravaca en Espagne, au Negev en Israël (ROMEIN, 1979) et à El Kef (PERCH-NIELSEN, 1981), de très petites formes de *Biscutum*, *B. romeinii* (à El Kef) et un peu plus tard *B. parvulum* (à El Kef, à Caravaca et au Negev) dominent les assemblages avec *Thoracosphaera*. Ces petites formes (2 à 3 micromètres) pourraient être les descendants des petites formes de *Biscutum* illustrées par WIND & WISE (1976) dans le Maastrichtien du Plateau du Falkland (Atlantique Sud) et attribuées à *Biscutum notaculum* sur leur planche 26, figure 4.

A. LES GENRES QUI N'ONT PAS SURVÉCU

Dans les sédiments du Crétacé supérieur, on peut compter plus de 45 genres de nannofossiles calcaires; leur liste peut être consultée dans HAY (1977). Dans pratiquement tous les échantillons du Tertiaire basal qui contiennent des coccolithes, on trouve aussi des coccolithes maastrichtiens comme *Micula decussata*, *Arkhangelskiella cymbiformis*, *Prediscosphaera cretacea*, *Eiffellithus turriseiffeli* et d'autres. Ils sont normalement considérés comme remaniés, à l'exception des formes comme *Biscutum*, *Cyclagelosphaera*, *Chiastozygus*, *Markalius*, *Neocrepidolithus* et *Placozygus* qui sont bien plus communes dans le Danien de la mer du Nord que dans le Maastrichtien de la même région (PERCH-NIELSEN, 1969 et 1979 b). On ne peut pas prouver que les autres formes sont remaniées puisque des coccolithes remaniés ne se traduisent pas par une préservation plus mauvaise ni par des signes d'érosion. Dans la plupart des coupes étudiées, des formes crétacées continuent jusqu'à la zone NP 3 ou même plus tard, mais diminuent en fréquence (PERCIVAL & FISCHER, 1977; PERCH-NIELSEN, 1979 b; THIERSTEIN & OKADA, 1979). Je les considère comme éteintes près de la limite Crétacé-Tertiaire parce qu'elles n'ont pas laissé de descendants évidents dans les assemblages du Paléocène.

B. LES GENRES QUI ONT SURVÉCU

Le tableau 2 montre l'ensemble des genres que je considère comme genres vivant tard dans le Crétacé et tôt dans le Danien et les genres tertiaires qui en ont évolué pendant le Paléocène. Les genres *Braarudosphaera*, *Goniolithus*, *Lapideacassis*, *Micrantholithus*, *Scapholithus* et *Thoracosphaera* ont

TABLEAU 1

1

TABLEAU 2
Les genres continuant du Crétacé au Paléocène et leurs descendants au Paléocène.

CRETACE		PALEOCENE	FIGURE
1	?	Biantholithus	
2a Biscutum	→	Hornibrookina	1
2b	→?	Prinsius -- Toweius	1
3 Braarudosphaera	→		
4 Chiasozygus	→	Neochiasozygus -- Neococcolithes	2
5a Cyclagelosphaera	→?	Sphenolithus	3
5b	→?	Rhabdolithus	3
6 Goniolithus	→		
7 Lapideacassis	→		
8a Markalius	→?	Fasciculithus -- Bomolithus -- Discoaster	3
		-- Heliolithus -- Discoaster	3
8b	→?	Conococcolithus	3
9 Micula	→?	Rhomboaster -- Tribrachiatus	4
10 Micrantholithus	→		
11 Neocrepidolithus	→?	Pontosphaera	5
12 Octolithus	→?	Lanternithus -- Semihololithus	2
13 Placozygus	→	Zygodiscus -- Helicosphaera	5
		-- Transversopontis	5
		-- Lophodolithus	5
		-- Pontosphaera	5
14 Pontosphaera ?	→		
15 Repagalum	→?	Ellipsolithus	2
16 Scampanella	→		
17 Scapholithus	→		
18 Sollasites	→?	Cruciplacolithus -- Ericsonia	4
		-- Chiasmolithus	4
		-- Campylosphaera	4
19 Thoracosphaera	→		

franchi la limite Crétacé-Tertiaire sans modifications quant à leur aspect. Ils ont seulement donné naissance à quelques espèces nouvelles pendant le Paléocène. Au moins trois de ces genres (*Braarudosphaera*, *Pontosphaera*?, *Scapholithus* et *Thoracosphaera*) ont survécu jusqu'à maintenant. Au contraire les genres *Biscutum*, *Chiastozygus*, *Cyclagelosphaera*, *Markalius*, *Neocrepidolithus* et *Placozygus*, qui sont plus fréquents dans le Danien que dans le Maastrichtien, semblent avoir été un «stock actif». Ci-dessous, je discute par ordre alphabétique le «genre ancêtre» — connu ou proposé — et présente mes réflexions sur l'évolution des genres qui sont apparus au cours du Paléocène.

1. *Biantholithus*

Les formes de *Biantholithus* sont très rares dans la coupe du Kef, plus rares même que dans les coupes des latitudes plus élevées. Leur dérivation de formes crétacées n'a pas encore été démontrée. Bien des variations de formes au sein du genre ont été rencontrées et même illustrées, mais pas encore systématisées. Le nombre d'éléments semble variable, ainsi que la forme générale : presque ronde ou en étoile. L'épaisseur aussi change et l'on peut observer des formes avec un ou deux «disques».

2 a. *Biscutum* - *Hornibrookina*

Hornibrookina, genre décrit par EDWARDS (1973) dans le Paléocène de la Nouvelle-Zélande, a été retrouvé dans l'Atlantique Sud (PERCH-NIELSEN, 1977), en Crimée et même en Tunisie. La forme la plus ancienne, *H. edwardsii*, a été trouvée dans la zone NP 2 de l'Atlantique Sud et semble avoir évolué à partir de *Biscutum* par l'addition d'un extra-cycle d'éléments autour de l'aire centrale (PERCH-NIELSEN, 1977). *Hornibrookina* disparaît vers la fin du Paléocène (figure 1).

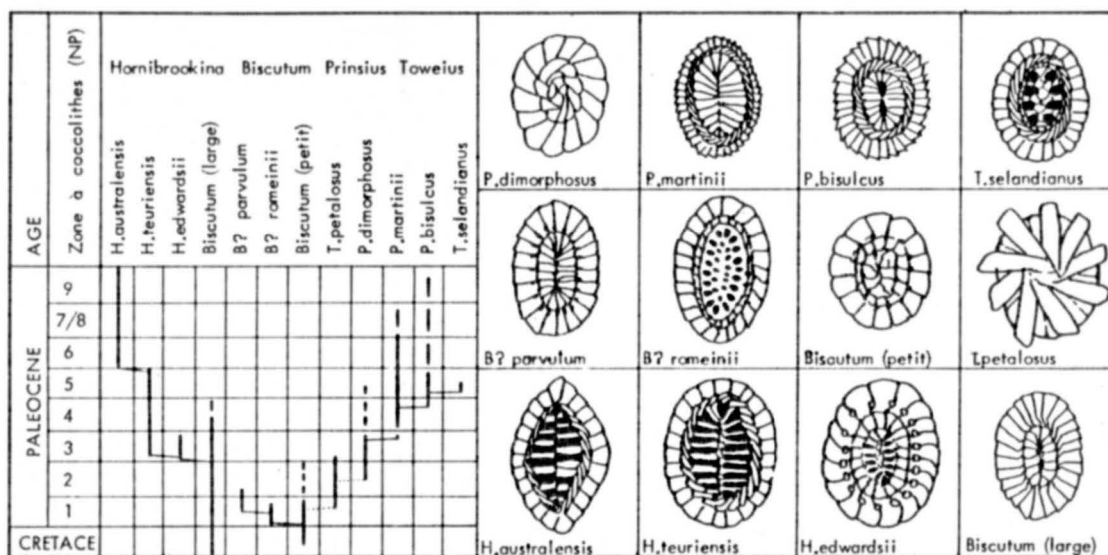


Fig. 1. — Descendants de *Biscutum* dans le Paléocène.

2 b. *Biscutum* (et *Discorhabdus*?) - ? - *Prinsius*, *Toweius*

ROMEIN (1979) a considéré que *Prinsius* (ou *Toweius*) *petalosus* était le premier représentant de *Prinsius*, mais il n'a pas donné d'ancêtre pour cette espèce ni pour ce genre. Dans le matériel de El Kef, on peut observer la transformation de *Biscutum romeinii* en *B. parvulum* qui se produit dans la zone à *Biantholithus sparsus* par un rétrécissement de l'aire centrale, les coccolithes restant elliptiques à long-elliptiques et de 2 à 3 μ m de longueur. Dans quelques échantillons, on a trouvé de plus petits coccolithes, mesurant 1 à 1,5 μ m, et de forme elliptique à large-elliptique avec une aire centrale remplie. Ils ressem-

blent aux formes bien plus larges de *Discorhabdus* (planche 2, figures 12, 13) ou de *Biscutum* (planche 2, figures 1, 6, 9) du Crétacé et du Danien des hautes latitudes. Il me semble bien possible que *T. petalosus* se soit développé au cours de la zone à *Cruciplacolithus primus* à partir de petits *Biscutum*? sp. 1 (comparer planche 2, figures 1 et 2 de *Biscutum*? sp. 1 et un spécimen de *T. petalosus* avec une couronne moins haute que normale). Je n'ai pas encore trouvé de formes intermédiaires entre *Biscutum*? sp. 1 sans couronne et les premiers *T. petalosus* apparaissant dans l'échantillon LM 22 (PERCH-NIELSEN, 1981) avec une couronne déjà assez haute (planche 2, figures 9 et 10). Il serait donc aussi possible que *T. petalosus* se soit développé à partir de *B. parvulum* (comparer respectivement les vues proximales, planche 2, figures 10 et 17, de *T. petalosus* et de *B. parvulum*). Dans les deux cas, on aurait donc une dérivation de *Prinsius* (ou *Toweius*) à partir de *Biscutum*, un des genres crétacés qui a survécu aux événements de la limite Crétacé-Tertiaire. *Toweius* s'est développé au cours du Paléocène à partir de *Prinsius* (figure 1), si l'on rapporte l'espèce *petalosus* au genre *Prinsius*.

3. *Braarudosphaera*

Le genre *Braarudosphaera* apparaît tôt dans le Crétacé et vit encore. L'espèce-type, *B. bigelowii*, passe la limite Crétacé-Tertiaire sans se modifier et l'on peut observer la même chose avec *B. turbinata*. Dans plusieurs coupes à travers la limite Crétacé-Tertiaire, on a signalé des niveaux avec une dominance de *Braarudosphaera* dans le Danien basal. C'est un phénomène local plutôt que global puisqu'il y a d'autres coupes avec très peu ou même sans *Braarudosphaera*.

4. *Chiastozygus* - *Neochiastozygus*, *Neococcolithes*

Dans le Danien basal du Site 356 du DSDP, on trouve une forme de *Chiastozygus* avec une couronne marginale simple et une croix centrale plus ou moins parallèle aux axes : *Chiastozygus ultimus* PERCH-NIELSEN (sous presse). La couronne marginale simple correspond au 1^{er} cycle (cycle externe) de *Neochiastozygus* que l'on voit apparaître en forme de *N. primitivus* PERCH-NIELSEN (sous presse) dans le Danien inférieur en ajoutant un 2^e cycle (interne). Les éléments constituant ce cycle sont orientés inversement à ceux du 1^{er} cycle. Sur la planche 3, figure 13, est illustré un spécimen de *N. primitivus* où le 2^e cycle est déjà bien développé et où la croix centrale est également légèrement tournée. *Neochiastozygus* se serait donc développé à partir du genre crétacé *Chiastozygus* tôt dans le Tertiaire (figure 2). Plus tard dans le Paléocène, plusieurs espèces de *Neochiastozygus* servent de marqueurs pour une zonation

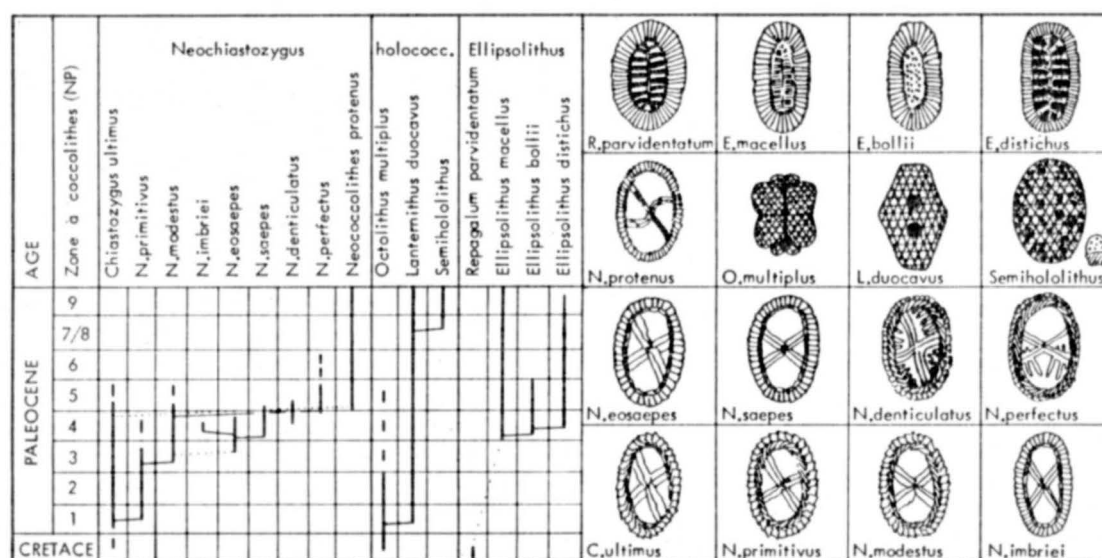


Fig. 2. — Descendants paléocènes de *Chiastozygus*, *Octolithus* et *Repagalum*.

détaillée du Danien dans la région de la mer du Nord (PERCH-NIELSEN, 1971, 1979 a). En plus des espèces avec deux cycles d'éléments inclinés, il y a trois espèces avec une couronne marginale construite par des éléments verticaux : *N. imbrii*, *N. eosaepe* PERCH-NIELSEN (sous presse) et *N. saepe*, tous trouvés principalement dans les zones NP 3 et NP 4 et illustrés dans la figure 2. Dans le Paléocène supérieur, apparaissent encore plusieurs espèces non représentées sur la figure 2, mais illustrées par PERCH-NIELSEN (1971, 1977).

Le genre *Neococcolithes* diffère de *Neochiastozygus* par la présence d'un seul cycle d'éléments dans la couronne marginale et se rapproche donc de *Chiastozygus* par ce caractère. *Neococcolithes* diffère de *Chiastozygus* par sa couronne marginale étroite et haute et par sa croix centrale dont la forme tend à devenir un H dans *Neococcolithes*, un genre décrit à l'Eocène mais apparaissant déjà dans le Paléocène. *Neococcolithes* pourrait avoir *Chiastozygus* comme ancêtre direct ou bien en avoir évolué par *Neochiastozygus*. Des formes intermédiaires n'ont pas encore été signalées.

5 a. *Cyclagelosphaera* - ? - *Sphenolithus*

Le premier *Sphenolithus*, *S. primus*, semble apparaître de nulle part. En vue proximale, la base de *S. primus* ressemble à un disque proximal d'un coccolithe rond. Dans le genre *Cyclagelosphaera* (d'origine Jurassique), on peut observer des formes avec une aire centrale élevée dans le Danien inférieur : *C. reinhardtii*, que l'on trouve aussi au Maastrichtien, et *C. alta*, qui apparaît au Danien basal. Ces formes sont encore plus larges que hautes, mais je peux m'imaginer qu'elles ont pu donner naissance à des formes comme *Sphenolithus primus*, qui est aussi haut que large. Le disque proximal de *Cyclagelosphaera* se serait transformé en disque ou colonne proximale chez *Sphenolithus*, le disque distal en éléments latéraux et les éléments formant l'aire centrale élevée se seraient changés en épine apicale (figure 3). Je n'ai pas encore rencontré des formes intermédiaires qui prouveraient cette hypothèse.

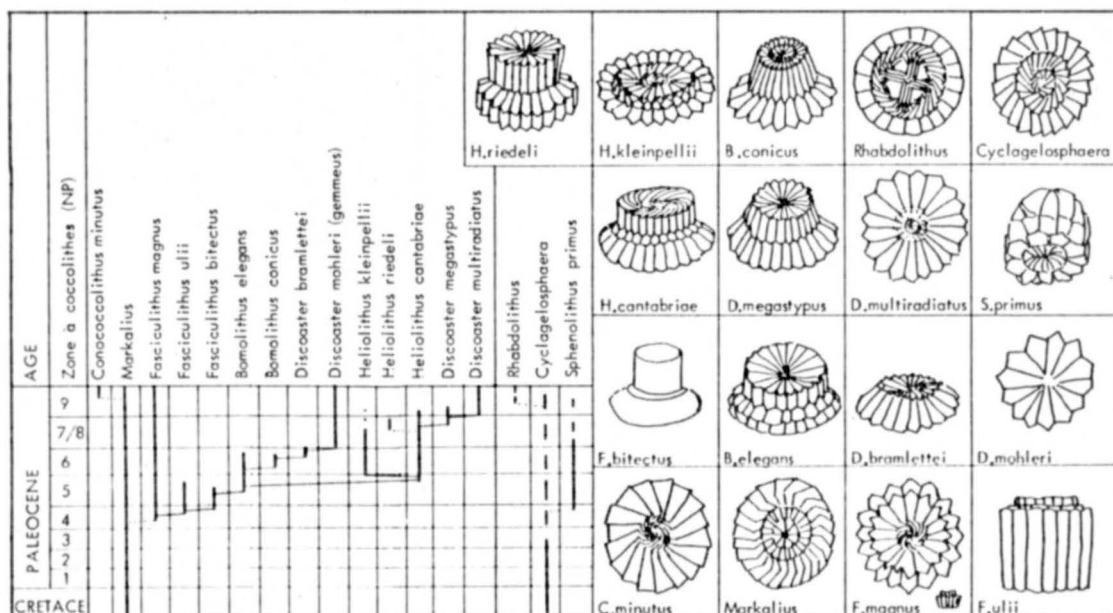


Fig. 3. Les principaux descendants paléocènes de *Markalius* et *Cyclagelosphaera*.

5 b. *Cyclagelosphaera* - ? - *Rhabdolithus*

L'espèce-type de *Rhabdolithus*, *R. perlongus*, a été décrite dans l'Eocène inférieur. Des hampes similaires apparaissent pour la première fois dans le Paléocène terminal (NP9). PERCH-NIELSEN

(1979a: p. 125) a suggéré que *Cyclagelosphaera alta* présentait beaucoup de similarités avec l'embase de *Rhabdolithus vitreus* de l'Eocène inférieur et que *Cyclagelosphaera* pourrait donc être un candidat pour l'ancêtre de *Rhabdolithus* ou en tout cas pour quelques rhabdolithes (figure 3).

6. *Goniolithus*

Le genre *Goniolithus* est un genre monospécifique sans parenté apparente avec quelque autre genre, ni dans le Crétacé ni dans le Tertiaire. Il passe la limite Crétacé-Tertiaire sans modifications et ne semble pas donner naissance à d'autres espèces ni à d'autres genres avant de disparaître vers la fin du Paléogène.

7. *Lapideacassis*

Le genre *Lapideacassis* a été décrit dans le Gault (Crétacé inférieur) de l'Angleterre. Il est rare dans le Crétacé supérieur, mais plusieurs espèces apparaissent dans le Paléocène (PERCH-NIELSEN & FRANZ, 1977). Le genre passe donc du Crétacé au Tertiaire sans modifications.

8a. *Markalius* - ? - *Fasciculithus*, *Bomolithus*, *Heliolithus*, *Discoaster*

Le genre *Fasciculithus*, lui aussi, semble apparaître de nulle part. PERCH-NIELSEN (1977: p. 747) a proposé *M. inversus* comme ancêtre du premier *Fasciculithus*, *F. magnus*, bien qu'aucune forme intermédiaire n'ait été trouvée encore, ici non plus (figure 3).

L'évolution de *Bomolithus*, de *Heliolithus* et de *Discoaster* à partir de *Fasciculithus* représentée sur la figure 3 a été proposée par plusieurs auteurs et illustrée par ROMEIN (1979), mais est modifiée légèrement ici. Tous ces genres disparaissent près de la limite Paléocène-Eocène, sauf *Discoaster* qui continue jusqu'à la fin du Pliocène.

8b. *Markalius* - ? - *Conococcolithus*

Conococcolithus, un genre peu rencontré, a été décrit dans la partie supérieure de NP9, au Paléocène terminal. *Conococcolithus* ressemble à *Markalius* mais est plus haut et ne possède qu'une aire centrale très petite et sans éléments auxiliaires. Il semble donc raisonnable de proposer le genre *Markalius* comme ancêtre de *Conococcolithus* (figure 3).

9. *Micula* - ? - *Rhomboaster*, *Tribrachiatus*

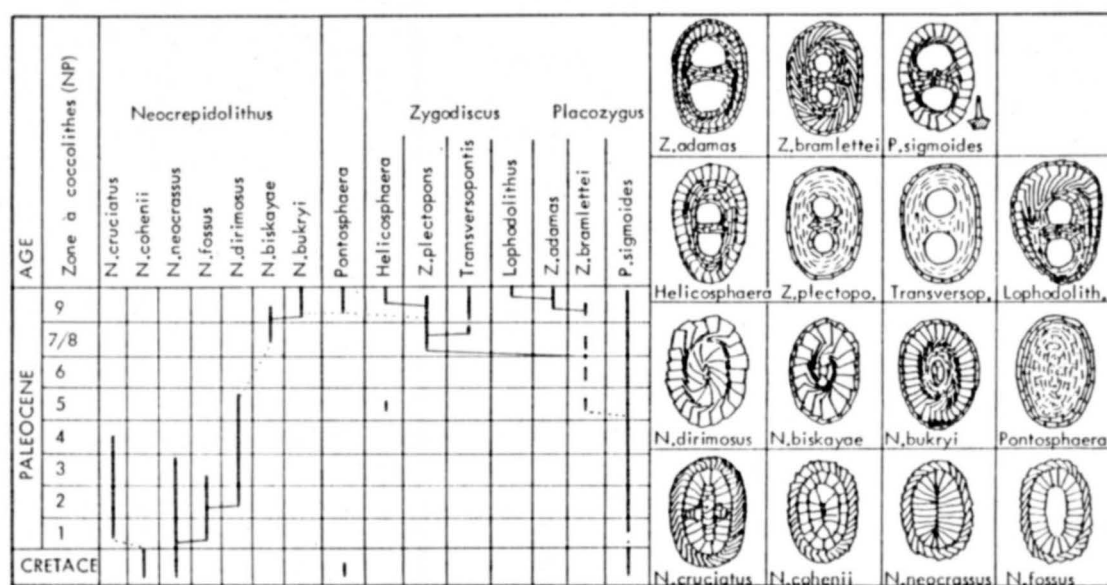
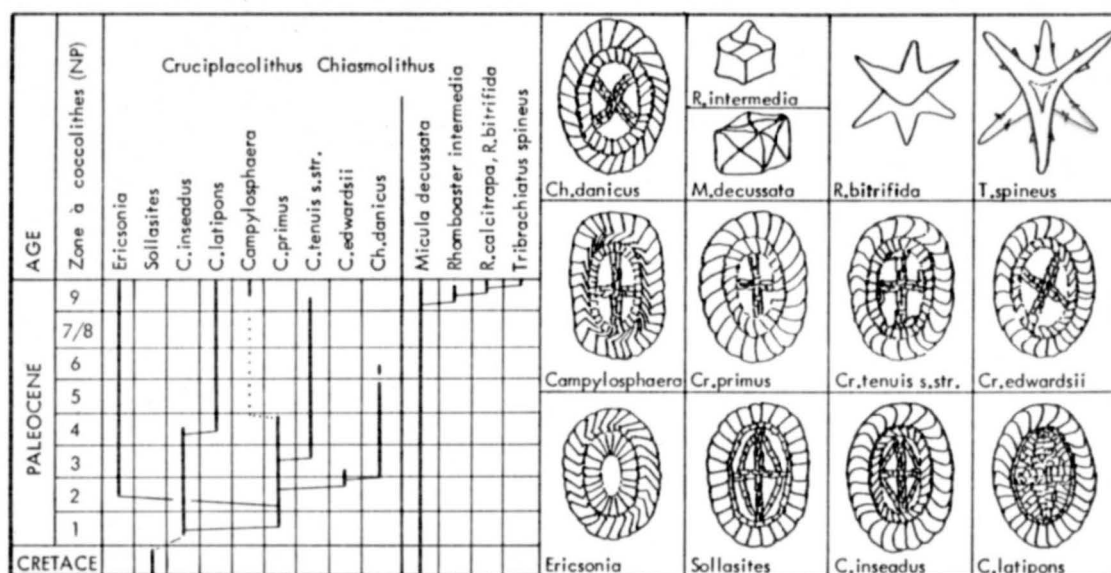
ROMEIN (1979) a proposé le genre *Micula* du Crétacé supérieur comme ancêtre pour *Rhomboaster* et, en conséquence, pour *Tribrachiatus*. Je ne suis toujours pas complètement convaincue de la liaison entre *Micula* et *Rhomboaster* mais je ne peux pour le moment offrir d'ancêtre plus probable (figure 4).

10. *Micrantholithus*

Le genre *Micrantholithus* a été décrit à l'Eocène, mais des formes comparables ont été trouvées au Crétacé inférieur et ont donc été attribuées à ce genre. Les *Micrantholithus* crétacés n'ont pas laissé de fossiles pendant le Crétacé supérieur (PERCH-NIELSEN, 1979 c), mais réapparaissent dans le Danien inférieur sous forme de *M. fornicatus*. En réalité, *Micrantholithus* se serait développé au Danien de nouveau à partir de *Braarudosphaera*. Dans ce dernier cas, les formes du Crétacé devraient être attribuées à un nouveau genre.

11. *Neocrepidolithus* - ? - *Pontosphaera*

L'origine de *Pontosphaera* est douteuse puisqu'on peut trouver des formes très similaires à *Pontosphaera plana* du Paléocène dans le Crétacé supérieur. Ces formes disparaissent complètement durant le Paléocène inférieur et (ré-) apparaissent seulement dans le Paléocène supérieur, au moment où elles auraient pu aussi dériver de *Neocrepidolithus* ou de *Zygodiscus* (voir ceux-ci).



L'évolution dans le Paléocène du genre *Neocrepidolithus* est présentée sur la figure 5. *Neocrepidolithus* apparaît dans le Crétacé supérieur et l'on observe une période à évolution rapide à la base du Danien, puis une période où il n'y a que peu de formes appartenant à *Neocrepidolithus* et enfin de nouveau une période à évolution plus rapide vers la fin du Paléocène. Chez les premiers *Neocrepidolithus* du Danien, la couronne marginale est construite par un seul cycle d'éléments (*N. neocrassus*, *N. fossus*). Dans *N. dirimosus*, on peut observer un deuxième cycle d'éléments couvrant le centre du coccolithe en vue distale. Ce doublement de la couronne marginale se produit dans le Danien inférieur où l'on peut aussi observer l'évolution de *N. cruciatus*, qui est caractérisée par l'arrangement en croix des éléments couvrant l'aire centrale en vue proximale. Dans le Paléocène supérieur, apparaît *N. biskayae* PERCH-

NIELSEN (sous presse) où le cycle extérieur de la couronne marginale est très étroit, le cycle intérieur occupant la plupart de l'aire centrale, et des éléments auxiliaires apparaissent dans l'aire centrale. Cette forme donne naissance à *N. bukryi* PERCH-NIELSEN (sous presse) où le deuxième cycle est plus étroit que dans *N. biskayae* et où l'aire centrale est couverte d'éléments arrangés de façon plus ou moins concentrique. Ces formes ressemblent déjà bien aux *Pontosphaera* comme *P. plana* ou *P. rimosa* du Paléocène supérieur, où le cycle externe est très étroit et où l'aire centrale, en vue distale, est couverte d'éléments orientés concentriquement. Mais on peut aussi arriver à *Pontosphaera* en suivant l'évolution du genre *Zygodiscus* (voir celui-ci).

12. *Octolithus* - ? - *Lanternithus*, *Semihololithus* (holococcolithes)

Nombreux sont les genres et les espèces de holococcolithes décrits au Crétacé supérieur (pour une vue d'ensemble voir PERCH-NIELSEN, 1979 c). Le seul holococcolithe à passer la limite Crétacé-Tertiaire est *Octolithus multiplus*, une forme décrite dans le Maastrichtien de Madagascar et retrouvée au Maastrichtien et au Danien dans plusieurs régions (ROMEIN, 1977; PERCH-NIELSEN, 1973). D'autres holococcolithes apparaissent déjà tôt dans le Danien à El Kef : *Lanternithus duocavus* et *Lanternithus* sp. Ces formes ne sont pas fondamentalement différentes des formes du Crétacé supérieur ou du Récent. Chez les formes récentes, on peut observer des holococcolithes dans la phase motile de l'organisme et des hétérococcolithes dans la phase sessile de l'organisme. Nous ne savons pas, mais nous le supposons, si la même chose a eu lieu au Tertiaire et probablement aussi au Crétacé et au Jurassique. On peut en tout cas observer la même coupure extensive en genres et en espèces à la limite Crétacé-Tertiaire chez les holococcolithes que chez les hétérococcolithes.

L'origine de *Semihololithus* n'est pas connue, mais on peut peut-être supposer que *Lanternithus*, le seul genre de holococcolithe ayant évolué au cours du Paléocène inférieur, sert d'ancêtre à *Semihololithus* qui, dans l'Eocène, donne naissance à *Zygrhablithus* (figure 2).

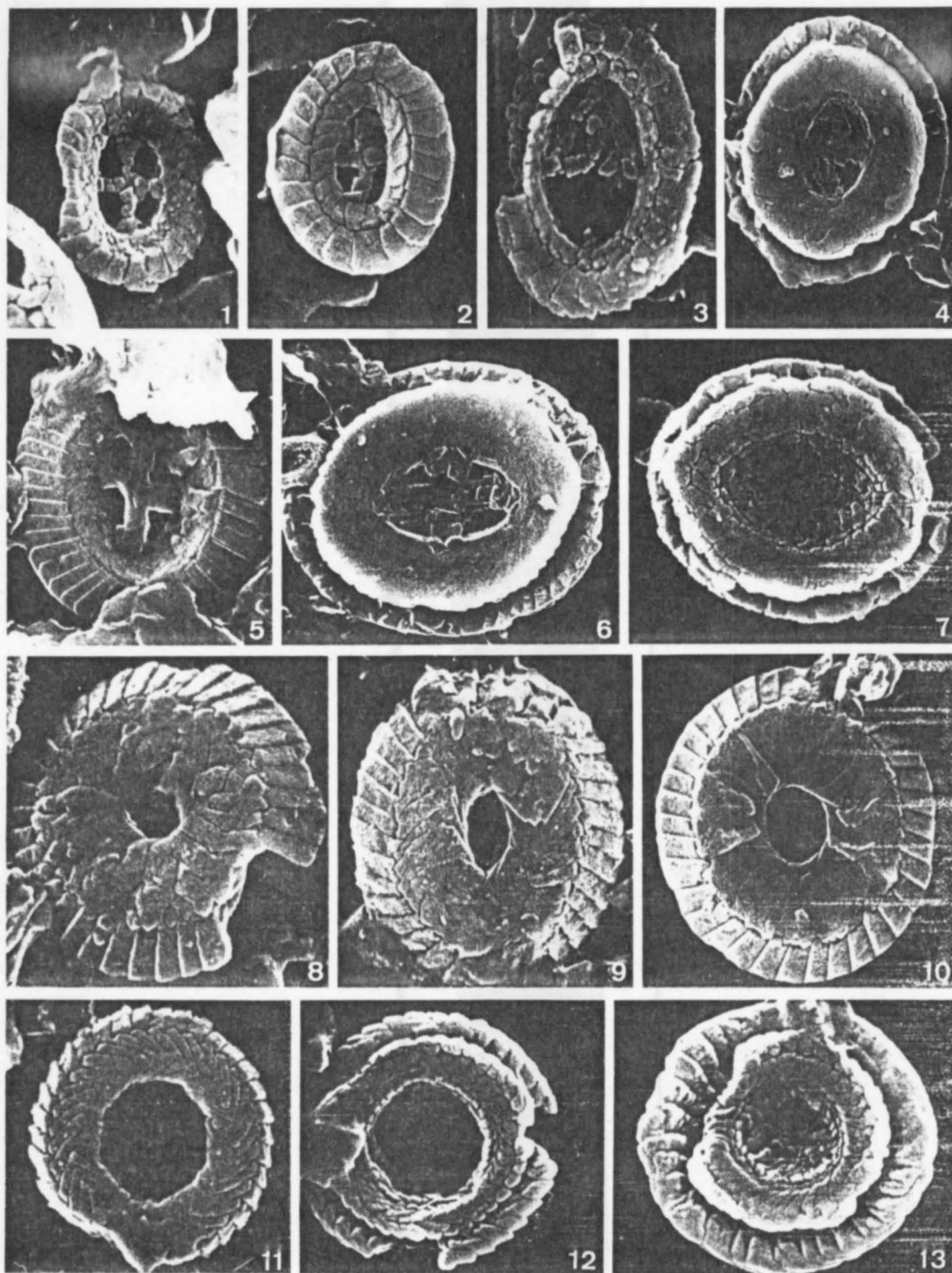
13. *Placozygus* - *Zygodiscus*, *Helicosphaera*, *Transversopontis*, *Lophodololithus*, *Pontosphaera* ?

Le génératype de *Zygodiscus*, *Z. adamas*, a une paroi composée de deux cycles d'éléments inclinés orientés inversement. Le pont ne porte pas de hampe. *P. sigmoides* est donc nettement différent des «vrais» *Zygodiscus*, puisqu'il n'y a qu'un cycle d'éléments dans la couronne marginale de ce dernier et que son pont porte une hampe. Il n'a pas été possible de trouver des formes intermédiaires entre *P. sigmoides* avec un cycle d'éléments et *Z. adamas* avec deux cycles, sauf pour le spécimen illustré par PERCH-

PLANCHE 1

Nannofossiles calcaires (Coccolithaceae) du Paléocène moyen

- | | |
|---|--|
| 1, 2. - <i>Crucioplacolithus primus</i> , vues distales de spécimens avec un disque distal large, 630/K 31 et 630/S 16 (x 13000). | 7. - <i>Crucioplacolithus latipons</i> , vue proximale, 630/K 31 (x 9800). |
| 3, 4. - <i>Crucioplacolithus inseadus</i> , vue distale d'un spécimen typique, avec une aire centrale bien développée et vue proximale d'un spécimen atypique, à aire centrale très petite, 630/K 31 (fig. 3, x 13000; fig. 4, x 6500). | 8, 10. - <i>Ericsonia cava</i> , vue distale de forme ronde, 630/K 31 et 630/S 105 (fig. 8, x 9800; fig. 10, x 8500). |
| 5. - <i>Crucioplacolithus edwardsii</i> , vue distale d'un spécimen avec une croix centrale seulement légèrement oblique, 630/S 16 (x 6500). | 9, 11, 12. - <i>Ericsonia subpertusa</i> , vue distale d'une forme elliptique (9) et ronde, typique (11) et vue proximale d'une forme ronde (12), 630/K 31 (9, 11) et 630/S 105 (fig. 9, x 9800; fig. 11, x 13000; fig. 12, x 6500). |
| 6. - <i>Crucioplacolithus tenuis</i> , vue proximale d'un grand spécimen, 630/105 (x 4000). | 13. - <i>Ericsonia</i> sp. 1, vue proximale d'un <i>Ericsonia</i> circulaire avec aire centrale remplie, 630/S 105 (x 13000). |



NIELSEN (1979 a : planche 4, figure 24) comme *Transversopontis*? sp. Là, on observe un cycle d'éléments dans la couronne marginale mais aussi un cycle d'éléments trapézoïdaux autour des deux perforations de l'aire centrale. Une forme plus proche de *Z. adamas* et de *Z. plectopons* est représentée par l'espèce *Z. bramlettei* PERCH-NIELSEN (sous presse : figure 5), qui a une paroi double, un pont et des éléments trapézoïdaux entourant les deux perforations de l'aire centrale. De cette forme, le chemin ne semble pas très long pour parvenir à *Z. plectopons*, puis à *Z. adamas*.

Pour arriver ensuite à *Pontosphaera*, on peut suivre l'évolution de *Z. plectopons* vers des formes où le pont diminue de plus en plus et disparaît finalement, laissant *P. plana* (PERCH-NIELSEN, sous presse).

Mais on pourrait aussi arriver à *Zygodiscus* en suivant l'évolution de *Neochiastozygus*. Ce genre produit, en *N. cearae*, des formes avec une croix centrale très étroite et ressemblant beaucoup au pont de *Z. adamas*. Cette «connection» me semble moins probable, puisque des formes comme *N. cearae* n'apparaissent que dans NP 7 et que l'ancêtre de *Z. bramlettei* a été trouvé dans un échantillon d'âge NP 4/5.

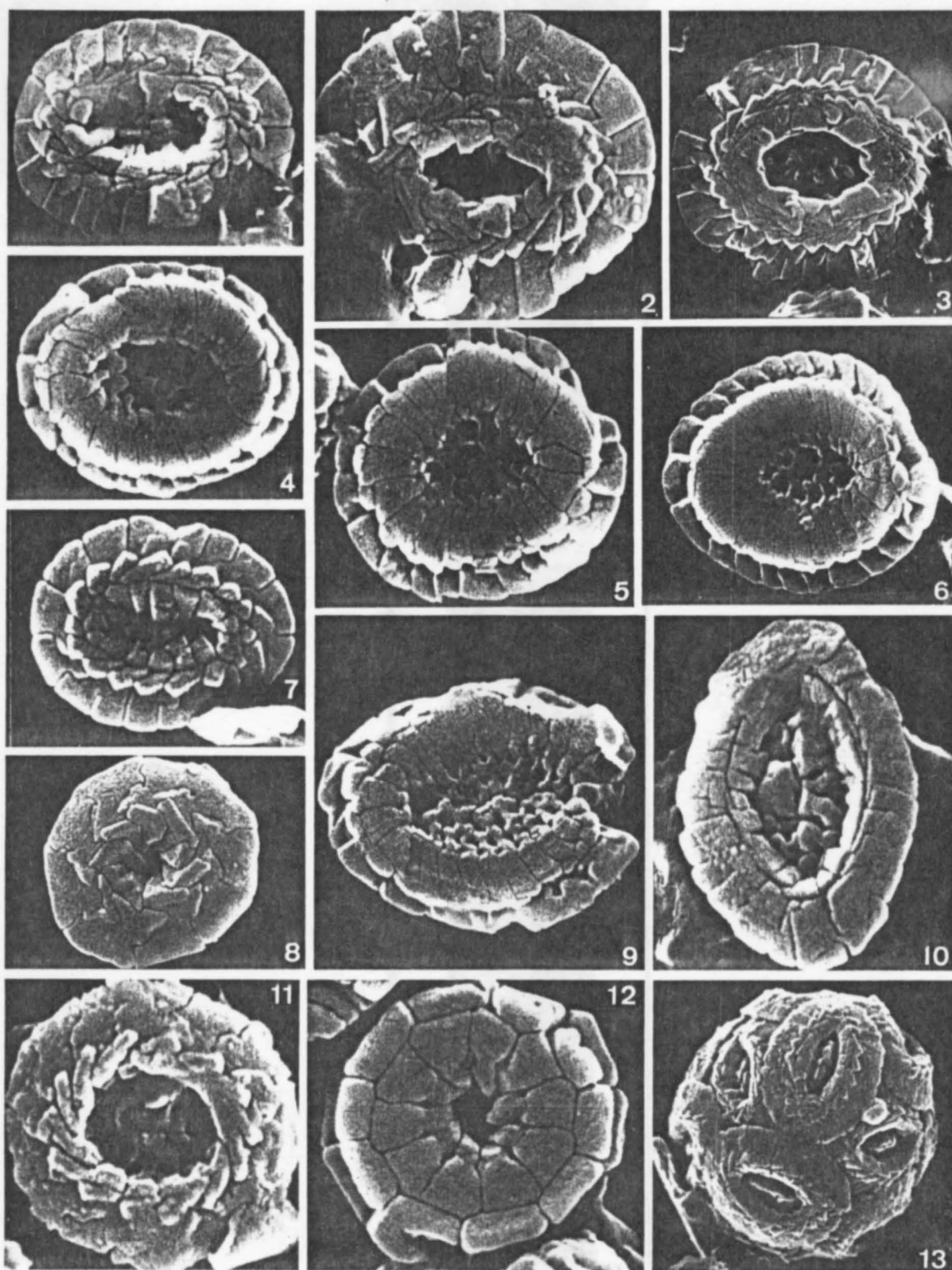
L'*Helicosphaera* le plus ancien a été rapporté par HAQ (1971) dans la zone NP 5 de l'Iran. *Helicosphaera* n'a pas été retrouvé depuis dans des sédiments aussi anciens ou même d'âge intermédiaire entre NP 5 et NP 9 d'où *Helicosphaera* a été signalé dans l'Atlantique Sud par PERCH-NIELSEN (1977). Dans la littérature, on ne trouve les *Helicosphaera* qu'à partir de l'Eocène inférieur dans les tableaux de répartition. HAQ (1973), qui a présenté l'évolution de ce genre du Paléocène au Récent, n'osait pas donner d'ancêtre certain pour ce genre mais proposait un «placolithe elliptique». Comparant le pont chez le genre *Zygodiscus* et le pont chez les *Helicosphaera* du Paléocène et de l'Eocène inférieur, je suis tentée de proposer *Zygodiscus* comme ancêtre de *Helicosphaera* (figure 5). Dans les deux genres, comme dans *Pontosphaera* et *Lophodolithus*, on observe des éléments d'orientation radiale en vue proximale et des éléments d'orientation plus ou moins concentrique en vue distale.

Les premières formes attribuables au genre *Transversopontis* apparaissent aussi pendant le Paléocène supérieur, évoluant probablement à partir de *Z. plectopons* (figure 5). Les premières formes de *Lophodolithus* apparaissent de même dans le Paléocène terminal : *L. nascens* qui donne naissance à *L. reniformis* et à l'espèce type *L. mochloporus* dans l'Eocène inférieur et moyen. L'évolution de *Lophodolithus* à partir de *Zygodiscus* s'est faite par la déformation de la couronne marginale elliptique dans *Zygodiscus* en couronne marginale asymétrique dans *Lophodolithus*.

PLANCHE 2

Nannofossiles calcaires (Prinsiaceae) du Paléocène «moyen»

- 1, 4, 7. — *Prinsius martinii*, vues distales (1, 7) et vue proximale de spécimens avec une aire centrale plus ouverte (et remplie d'un réticule central) que dans le matériel type. Elliptique à longue-elliptique, 630/S 105 (fig. 1, 4, x 16000; fig. 7, x 19500).
- 2, 3, 5, 6. — *Prinsius* cf. *P. bisulcus*, vues distales (2, 3) et vues proximales (5, 6) de *Prinsius* avec aire centrale petite, bien définie. Elliptique à large-elliptique, 630/S 105 (fig. 2, 5, x 16000; fig. 3, x 9700; fig. 6, x 13000).
- 8, 12. — *Prinsius tenuiculum*, vue distale avec une aire centrale très petite et vue proximale, 630/S 16 (fig. 8, x 13000; fig. 2, x 19500).
9. — *Toweius* sp. 1, vue distale, 630/S 105 (x 16300).
10. — *Biscutum*? *romeinii*, vue distale d'un spécimen avec une aire centrale calcifiée (remanié?), 630/S 16 (x 19500).
11. — *Prinsius africanus*, vue distale, 630/K 31 (x 19500).
13. — *Prinsius* cf. *P. bisulcus*, coccosphère, 630/K 31 (x 9800).



14. *Pontosphaera*

Des formes très similaires (au microscope optique, en tout cas) aux *Pontosphaera* du Tertiaire inférieur existent déjà au Maastrichtien mais manquent dans le Danien. Nous avons donc le choix entre un ancêtre crétacé qui aurait disparu pour un certain temps et deux candidats d'autres genres crétacés qui, eux, seraient passés sans modifications du Crétacé au Tertiaire (voir *Neocrepidolithus* et *Placozygus*, figure 5).

15. *Repagalum* - ? - *Ellipsolithus*

L'origine du genre *Ellipsolithus* n'a pas encore été démontrée de manière plausible. Deux des caractères typiques de *Ellipsolithus* sont sa forme elliptique allongée et le grand nombre d'éléments constituant les disques (figure 2). On remarque des caractéristiques similaires dans le genre *Repagalum* du Crétacé supérieur, mais je n'ai pas trouvé de formes intermédiaires jusqu'à présent entre *Repagalum* au Campanien et *Ellipsolithus* à la base de la zone NP 4 du Paléocène.

16. *Scampanella*

Le genre *Scampanella* a été décrit dans le Crétacé supérieur où il est rare. Plusieurs espèces apparaissent dans le Paléocène (PERCH-NIELSEN & FRANZ, 1977), le genre lui-même passant sans modifications du Crétacé au Tertiaire.

17. *Scapholithus*

Le genre *Scapholithus* est basé sur une espèce tertiaire, *S. fossilis*; des formes comparables se trouvent dès le Hauterivien, qui, sous le nom de *Calciosolenia*, vivent toujours. *Scapholithus* est donc aussi un genre qui a passé la limite Crétacé-Tertiaire sans changement et qui n'a pas donné naissance à de nouveaux genres pendant le Paléocène.

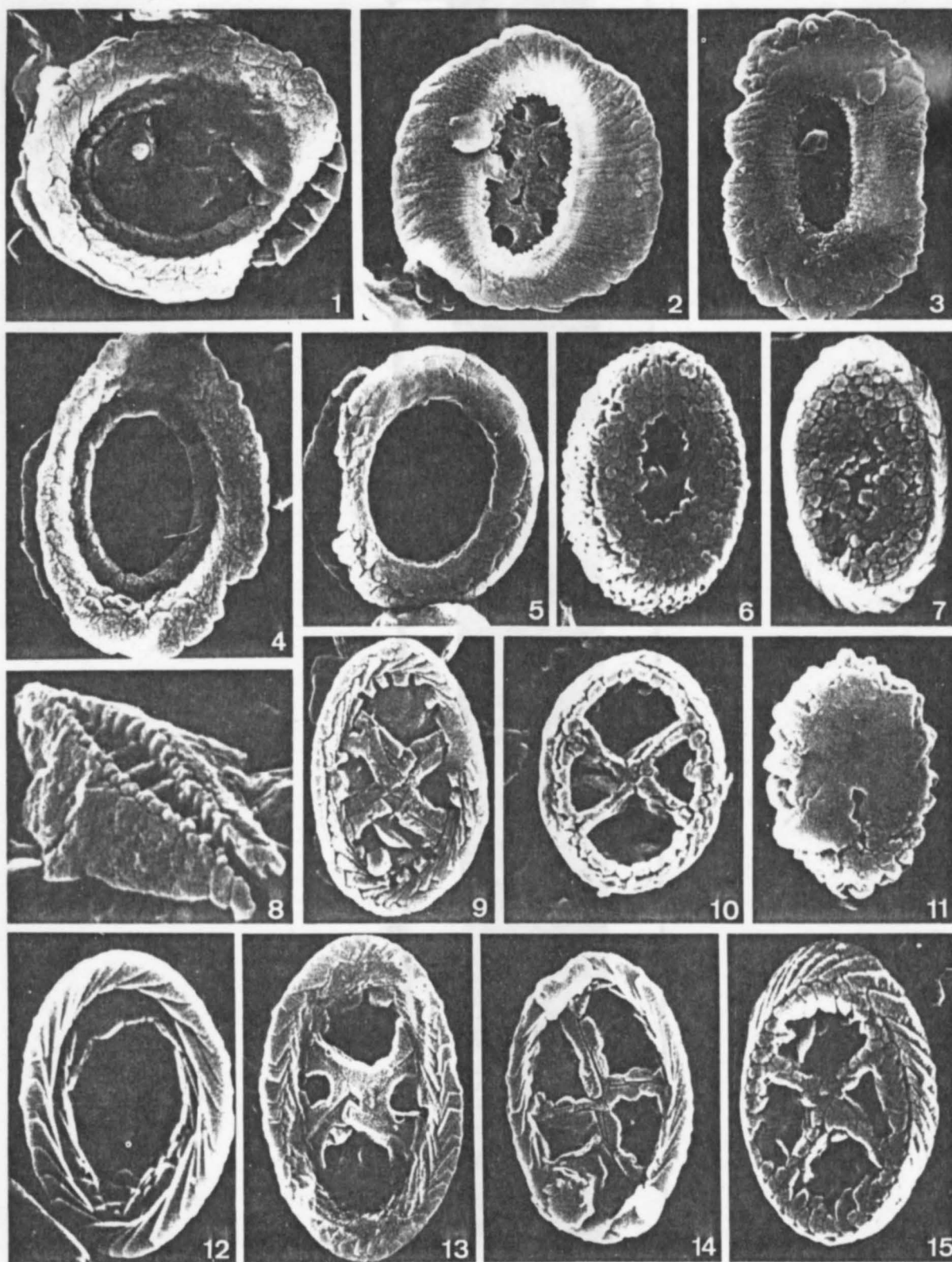
18. *Sollasites* - ? - *Cruciplacolithus*, *Ericsonia*, *Chiasmolithus*, *Campylosphaera*

L'apparition de *Cruciplacolithus* dans les sections du Danien étudiées jusqu'à présent, y compris dans celle de El Kef, est assez soudaine et aucun intermédiaire entre *C. primus* et quelque forme du

PLANCHE 3

Nannofossiles calcaires du Paléocène « moyen »

- | | |
|--|---|
| 1, 4, 5. — <i>Ericsonia</i> cf. <i>E. subpertusa</i> , vues proximale et distale (S); formes intermédiaires entre <i>Ericsonia</i> et <i>Coronocyclus</i> ?, 630/S 105 (fig. 1, 4, x 13000; fig. 5, x 8500). | 9. — <i>Neochiastozygus primitivus</i> , vue distale, 630/K 31 (x 9800). |
| 2. — <i>Ellipsolithus distichus</i> , vue distale, 630/S 105 (x 6500). | 10. — <i>Neochiastozygus digitosus</i> , vue proximale, 630/K 31 (x 13000). |
| 3. — <i>Ellipsolithus bollii</i> , vue distale, 630/S 105 (x 6500). | 11. — <i>Lanternithus</i> ? sp. 1, vue proximale d'une forme avec deux petites perforations, 630/S 16 (x 9800). |
| 6. — <i>Lanternithus duocavus</i> , vue proximale; le caractère «holococcolithe» est bien visible, 630/S 105 (x 13000). | 12. — <i>Neocrepidolithus fossus</i> , vue distale, 630/S 105 (x 16000). |
| 7. — <i>Semihololithus</i> ? sp. 1, vue proximale d'une forme sans perforation (?) ou avec une perforation centrale seulement, 630/S 16 (x 13000). | 13. — <i>Neochiastozygus modestus</i> , vue distale, noter la couronne marginale avec deux cycles d'éléments, 630/S 105 (x 9000). |
| 8. — <i>Scapholithus fossilis</i> , vue proximale, 630/K 31 (x 19000). | 14. — <i>Chiastozygus ultimus</i> , vue distale, noter la couronne marginale simple, 630/S 105 (x 9700). |
| | 15. — <i>Neochiastozygus primitivus</i> , vue proximale, 630/S 105 (x 13000). |



Crétacé n'a été trouvé. ROMEIN (1979: p. 66) a proposé une relation possible entre le genre Jurassique/ Crétacé *Sollasites* et *C. primus* par l'intermédiaire de *C. inaeolus* (figure 4). Cette dernière espèce a été décrite dans le Danien supérieur du Danemark, mais a aussi été découverte dans des sections du Danien inférieur en Tunisie (planche 3, figure 15), dans l'échantillon LM 29 (PERCH-NIELSEN, 1981) et dans la zone NP1 du Site 356 du DSDP (observation de l'auteur non publiée). L'aire centrale de *Sollasites* du Jurassique et du Crétacé est couverte d'une croix parallèle aux axes et de barres auxiliaires, similaires mais parfois plus nombreuses que dans *C. inaeolus*. Ce dernier possède un disque proximal composé de deux cycles, tandis que l'on n'observe qu'un cycle dans *Sollasites*. On constate donc une transformation d'un disque proximal simple à un disque proximal double en traversant la limite Crétacé-Tertiaire. La même chose a été observée et illustrée par PERCH-NIELSEN (1979 a) chez des formes de *Watznaueria* et de *Markalius* dans le Maastrichtien et le Danien du Danemark.

Chez les premières formes de *Crucioplacolithus*, *C. inaeolus* et *C. primus*, on trouve une grande variabilité. L'aire centrale est large ou très petite et les disques sont larges ou minces. L'orientation de la croix centrale de *C. primus* change de parallèle aux axes à oblique dans *C. edwardsii*.

Quand l'aire centrale de *C. primus* diminue, on peut arriver à des formes petites sans croix centrale, normalement rattachées à *Ericsonia* (ou *Coccolithus* chez ceux qui considèrent ces deux genres comme synonymes). En effet, une petite croix réapparaît à plusieurs occasions chez des formes tertiaires de *Ericsonia/Coccolithus*, la dernière fois chez *Crucioplacolithus neohelis*, une forme pleistocène et récente.

Le genre *Chiasmolithus* s'est développé à partir de *Crucioplacolithus* déjà au Danien, comme l'a dernièrement montré ROMEIN (1979), par la torsion continue de la croix centrale de *Crucioplacolithus edwardsii*.

Le genre *Campylosphaera* semble apparaître au Paléocène terminal, dans la partie supérieure de la zone NP9. Mais des formes comparables, bien que très petites, avec une aire centrale nettement plus basse que chez les *Crucioplacolithus* typiques, apparaissent déjà approximativement dans la zone NP 4/5 (observation personnelle non publiée).

19. *Thoracosphaera*

Le genre *Thoracosphaera* est un autre de ces genres qui passent du Crétacé au Tertiaire et vivent encore. Dans quelques coupes, surtout dans la région de la Téthys, on peut observer *Thoracosphaera* dans le Maastrichtien, mais en faible abondance, puis dans le Danien basal avec une abondance nettement plus grande. Dans la région de la mer du Nord et de l'Atlantique Sud, *Thoracosphaera* manque pratiquement dans le Maastrichtien mais apparaît tout de suite à la base du Danien. FÜTTERER (1976) a établi que *Thoracosphaera* n'était pas un coccolithophoridé mais un dinoflagellé calcaire. JAFAR (1979) discute en détail le genre et ses espèces du Jurassique au Récent.

IV. CONCLUSIONS

Il semble possible maintenant de démontrer de manière plausible la présomption que chaque genre du Paléocène a un ancêtre dans le Crétacé. Premièrement, il y a les genres qui sont passés tels quels du Crétacé au Tertiaire sans donner naissance à des descendants plus évolués au Paléocène. Quelques-uns vivent encore (*Thoracosphaera*, *Braarudosphaera*, *Scapholithus* et *Pontosphaera* ?), les autres disparaissant au cours du Paléogène (*Goniolithus*, *Lapideacassis*, *Micrantholithus*, *Scampanella*). Deuxièmement, il y a des genres qui sont assez rares dans le Maastrichtien, mais qui dominent les assemblages du Danien basal des régions de haute latitude où ils engendrent de nouvelles espèces au cours des zones NP 1 et NP 2. C'est à partir de ces mêmes genres que se développent, dès la zone NP 2 et surtout durant NP 4/5 et NP 9, les nouveaux genres, cela surtout dans les latitudes intermédiaires et basses.

Remerciements. — Je tiens à remercier le Service Géologique de Tunisie, grâce auquel la coupe près de El Kef a pu être prélevée. P. DONZE (Lyon) m'a transmis les échantillons, ce dont je le remercie. M. TOUMARKINE (Zürich) a corrigé le manuscrit et U. GERBER (Zürich) a préparé les clichés pour les planches, ce dont je leur suis très reconnaissante. Enfin j'aimerais remercier les nombreux collègues qui, ces dernières années, ont bien voulu discuter avec moi mes idées sur la dérivation des coccolithes du Danien.

BIBLIOGRAPHIE

- EDWARDS A.R. (1973). — Key species of New Zealand calcareous nannofossils. *N.Z. J. Geol. Geophys.*, 16: 68-89.
- FÜTTERER D. (1976). — Calcareous dinoflagellates (Calciodineiloideae) and the taxonomic position of the Thoracosphaeroideae. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 151/2: 119-141.
- HAQ B.U. (1971). — Paleogene calcareous nannoflora, Part I: The Paleocene of west-central Persia and the Upper Paleocene-Eocene of West Pakistan. *Acta Univ. Stockholmsensis, Stockh. contr. geol.*, 25/1: 1-56.
- (1973). — Evolutionary trends in the Cenozoic coccolithophore genus *Helicopontosphaera*. *Micropaleontology*, 19 (1): 32-52.
- HAY W.W. (1977). Calcareous nannofossils. In: Oceanic Micropaleontology, A.T.S. RAMSAY (ed.), Acad. Press, London: 1055-1200.
- JAFAR S.A. (1979). Taxonomy, stratigraphy and affinities of calcareous nannoplankton genus *Thoracosphaera* KAMPTNER. IV Int. Palynol. Conf., Lucknow (1976-77), 2: 1-21.
- MARTINI E. (1971). — Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In: FARINACCI A. (Ed.), Plankton. Conf. Second, Rome 1970, Proc., 2: 739-785.
- PERCH-NIELSEN K. (1969). — Die Coccolithen einiger dänischer Maastrichtien- und Danienlokalitäten. *Meddel. Dansk Geol. For.*, 19: 51-68.
- (1971). — Einige neue Coccolithen aus dem Paläozän von Dänemark, der Bucht von Biskaya und dem Eozän den Labrador See. *Bull. Geol. Soc. Denmark*, 21: 51-66.
- (1973). — Neue Coccolithen aus dem Maastrichtien von Dänemark, Madagaskar und Ägypten. *Bull. Geol. Soc. Denmark*, 22: 306-333.
- (1977). — Albian to Pleistocene calcareous nannofossils from the Western South Atlantic, DSDP Leg 39. SUPKO P.R., PERCH-NIELSEN, K. et al., Initial Rep. DSDP, XXXIX: 699-825.
- (1979a). — Calcareous nannofossil zonation at the Cretaceous/Tertiary boundary in Denmark. In: T. BIRKELUND & R.G. BROMLEY: Cretaceous Tertiary boundary events, I. University of Copenhagen: 115-136.
- (1979b). — Calcareous nannofossils in Cretaceous/Tertiary boundary sections in Denmark. In: W. KEGEL CHRISTENSEN & Y. BIRKELUND: Cretaceous-Tertiary boundary events, II, University of Copenhagen: 120-126.
- (1979c). — Calcareous nannofossils from the Cretaceous between the North Sea and the Mediterranean. *IUGS Series, A*, 6: 223-272.
- (1981). — Les nannofossiles calcaires à la limite Crétacé-Tertiaire près de El Kef, Tunisie. *Cahiers de Micropaléont.*, 3: 25-36.
- (sous presse). — New Maastrichtian and Paleocene calcareous nannofossils from Africa, Denmark and the South Atlantic. *Eclogae geol. Helv.*, 74 (3).
- PERCIVAL S.F. & FISCHER A.G. (1977). Changes in calcareous nannoplankton in the Cretaceous-Tertiary crisis at Zumaya, Spain. *Evol. Theory*, 2: 1-35.
- ROMEIN A.J.T. (1979). Lineages in early Paleogene calcareous nannoplankton. *Utrecht Micropal. Bull.*, 22: 1-231.
- SALAJ J. (1980). — Microbiostratigraphie du Crétacé et du Paléogène de la Tunisie septentrionale et orientale. Inst. Géol. de Dionyz stur, Bratislava: 5-238.
- THIERSTEIN H.R. & OKADA H. (1979). The Cretaceous/Tertiary boundary event in the North Atlantic. TUCHOLKE, B.E., VOGT, P.R. et al. Initial Rep. DSDP XLIII: 601-616.
- WIND F.H. & WISE S.W.Jr. (1976). Mesozoic. In WISE S.W.Jr., WIND F.H.: Mesozoic and Cenozoic calcareous nannofossils recovered by DSDP Leg 36 drilling on the Falkland Plateau, SW Atlantic sector of the Southern Ocean. BARKER P.F., DALZIEL I.W.D. et al., Initial Rep. DSDP XXXVI: 296-309.

(manuscrit déposé le 18 juillet 1980)