C.R. Acad. Sci. Paris,
t. 320, série II *a*,
p. 531 à 538,
1995

Lithocodium aggregatum Elliott n'est pas une algue mais un foraminifère encroûtant, commensalisé par le foraminifère *Troglotella incrustans* Wernli et Fookes

Dieter U. Schmid et Reinhold R. Leinfelder

Institut für Geologie und
Paläontologie der Universität,
Herdweg 51, D-70174 Stuttgart,
Deutschland.

Résumé *Lithocodium aggregatum* Elliott, 1956, originellement considéré comme une algue codiacée encroûtante, est un foraminifère (Loftusiacea). Les critères sont : test enroulé partiellement, paroi alvéolaire, imperforée, microgranulaire et capacité d'agglutiner. Les alvéoles contenaient probablement des endosymbiontes photoautotrophiques. *Lithocodium* n'est pas identique à *Bacinella*, quoique des « phrénothèques » puissent ressembler à celui-ci. Dans le matériel du Jurassique supérieur, presque chaque loge de *Lithocodium* est occupée par le foraminifère *Troglotella incrustans* Wernli et Fookes, 1992 (Telamminidae). C'était un perforant facultatif au stade juvénile ; au stade adulte, les loges développent une forme irrégulière et ont été interprétées par erreur comme des « sporanges » de *Lithocodium*.

Mots-clés : Foraminifères, Microproblematica, Algues, Organismes encroûtants, Foraminifères perforants, Commensalisme.

Abstract ***Lithocodium aggregatum* Elliott: no alga but an encrusting foraminifer, troubled by the endocommensalic foraminifer *Troglotella incrustans* Wernli and Fookes**

Lithocodium aggregatum Elliott, 1956, originally considered as encrusting codiacean alga, represents a loftusiacean foraminifer. The criteria are: partial coiling of the test, alveolar, imperforate and microgranular wall and ability to agglutinate. The alveoli possibly contained photoautotrophic endosymbionts. *Lithocodium* is not identical with *Bacinella,* although phrenoteca-like structures crossing parts of the chambers partly resemble the latter. In the Upper Jurassic material, almost all chambers of *Lithocodium* are occupied by *Troglotella incrustans,* a telamminid foraminifer. It was a facultative borer during juvenile stage, whereas adult chambers developed an irregular shape and therefore were misinterpreted as "sporangia" of *Lithocodium.*

Keywords: Foraminifers, Microproblematica, Algae, Encrusters, Boring foraminifers, Commensalism.

Abridged English Version

THE enigmatic micro-encruster *Lithocodium aggregatum* Elliott occurs widespread in Mesozoic shallow-marine carbonates. Based on the original description (Elliott, 1956), *Lithocodium* is mostly considered as an encrusting codiacean green alga, although many other authors place it with the incertae sedis. Segonzac and Marin (1972), Banner *et al.* (1990) and Maurin *et al.* (1985) interpreted the frequent though not essential intergrowth with *Bacinella irregularis,* another enigmatic micro-encruster, as tissue differentiation or different ecological varieties, respectively, of one single organism, although this interpretation was mostly not followed by other authors.

Note

présentée par
Jean Dercourt.

remise le 18 juillet 1994,
acceptée après révision le 23 janvier 1995.

Quite contrasting, our rich material from the Upper Jurassic of Portugal, Spain and southern Germany allowed identification of *Lithocodium* as an encrusting foraminifer, belonging to the Superfamily Loftusiacea from the Suborder Textulariina. The following diagnostic features could be detected.

Microgranular walls, dark in transmitted and brownish in reflected light. Lack of recrystallization indicates original calcitic composition. Agglutinating abilities are obvious in specimens which incorporated detrital quartz, a fact which already excludes a codiacean nature. Filament-like alveoli, covered by a thin epidermal layer (**figures 1, 2 and 4**), similar to taxa such as *Pseudocyclammina*. Large basal cavities of *Lithocodium* represent the foraminiferal chambers.

Depending on orientation of thin-section, chamber arrangement can be more or less regular (**figure 6**) and occasionally shows an indistinctly coiled juvenile stage; sometimes the whole individual is enrolled (**figure 1**). The encrusting growth habit enabled the foraminifer to contribute to the formation of oncoids and biotic crusts in reefs – a strategy known from several other foraminifers.

The high amount of tube-like, radially arranged alveolar structures, which are covered by only a minute outer wall, might indicate that these alveoli were containers for autotrophic symbionts, as suggested by Hottinger (1984: 313), similar to some modern perforate and imperforate foraminifers (Hansen and Dalberg, 1979). Judged from modern examples, labyrinthic structures might be a prerequisite for endosymbiosis of imperforate foraminifers, but similar structures may occur in non-symbiotic foraminifers as well (Leutenegger, 1984). The considerable thickness of up to several centimetres together with the restriction of *Lithocodium* to the very shallow, mostly wave-agitated water (Leinfelder *et al.*, 1993) are additional hints towards a symbiotic character.

In the Upper Jurassic material, nearly every specimen of *Lithocodium* is occupied by bubble-like structures, originally interpreted as algal "sporangia" by Endo (1961). These structures (**figures 1-5**) were identified already earlier by us as a cryptic foraminifer. As a consequence, the taxa *Lithocodium morikawai* and *L. japonicum*, which are thought to contrast *L. aggregatum* by exhibiting calcified "sporangia", have to be eliminated. The foraminifer is identical with the imperforate taxon *Troglotella incrustans* Wernli and Fookes, probably of the Telamminidae.

In our material, the occurrence of the form is largely restricted to chambers of *Lithocodium*. We found only a couple of specimens of *Troglotella* that apparently lived outside *Lithocodium*. *Troglotella* could facultatively bore the substrate during juvenile growth stages, whereas adult forms encrust the surface or, more frequently, the inner walls of *Lithocodium* chambers (**figures 1-4**). This is in contrast with the interpretation of Wernli and Fookes (1992) who concluded a cryptic settlement of *Troglotella* in preexisting perforations of unknown organisms. Boring activity of *Troglotella* is evident by discordant perforation of biogenic microfabrics such as lamelloid oyster shells or coral septa. The number of juvenile chambers is stable (7-8), these chambers are regular and completely fill the borehole. Modern examples of textulariid boring foraminifers are known as well (cf. Vénec-Peyré, 1987). *Troglotella* seems to represent the earliest known boring foraminifer.

During its later growth, *Troglotella* develops an irregular shape and often grows into the radial alveoli of the *Lithocodium* walls. We exclude post-mortem settlement of *Troglotella* in empty *Lithocodium* walls by the fact that *Troglotella* is almost exclusively restricted to *Lithocodium* chambers, indicating a close, though possibly facultative, dependence on the latter. Post-mortem inhabitation of undamaged chambers in the basal part of thick *Lithocodium* crusts also appears impossible. Moreover, nutrition of the cryptic foraminifers deep within cavities seems almost impossible, since the cavities only have indirect contact with the open water by a minute pore system connecting subsequent chambers. Sedimentary infill of *Lithocodium* chambers is extremely infrequent, indicating the early clogging of terminal openings by cementation. Consequently, we interpret the cooccurrence of both foraminifers as commensalic relationship, with *Troglotella* possibly feeding on the carbohydrates synthesized by the *Lithocodium*

symbionts or the symbionts themselves located in the outer alveoli.

We reject a genetic relation with the microproblematicum *Bacinella irregularis*, as suggested by others. *Lithocodium* frequently occurs without any *Bacinella*-like structures. The palaeoecological distribution of both forms shows a very broad overlap although *Bacinella* may still occur in slightly more restricted settings such as oncoids of tidal channels, where *Lithocodium* is very rare or absent (Leinfelder *et al.*, 1993). On the other hand, whenever both forms appear together, no rules of their cooccurrence are apparent. Both forms may also coexist laterally, without having spatial contact with each other. The very broad overlap in distribution and the random character of partial intergrowth are not compatible with the view that both forms represent ecological varieties or tissue differentiation, respectively, of one single organism. However, a complication arises by the existence of phrenotheca-like structures, *i.e.* dense threads or sheaths which may cross *Lithocodium* chambers. Such structures are known from some fusulinid and loftusiacean foraminifers (*cf.* Septfontaine, 1980). These facultative structures appear "bacinelloid" by morphologically resembling *Bacinella*, but do not represent the clearly encrusting, partially very thick, problematic organism *Bacinella irregularis*.

INTRODUCTION

Lithocodium aggregatum Elliott, 1956, micro-organisme encroûtant et énigmatique, est très répandu dans les sédiments des plates-formes carbonatées du Mésozoïque de milieux peu profonds. D'après la description originale d'Elliott (1956), *Lithocodium* est considéré comme une algue verte, codiacée encroûtante, mais beaucoup d'auteurs considèrent cette forme comme « incertae sedis ». Parmi d'autres interprétations, *Lithocodium* a été rapporté à des cyanobactéries ou même à des animaux comme les stromatopores ou autres spongiaires coralliens. Segonzac et Marin (1972) ainsi que Banner *et al.* (1990) interprètent l'intercroissance fréquente mais pas obligatoire avec *Bacinella irregularis* Radoicic, 1959, un autre micro-organisme encroûtant et énigmatique, comme deux stades de croissance d'un seul et même organisme; Maurin *et al.* (1985) expliquent ces structures comme variétés écologiques. Quoi qu'il en soit, le plus souvent ces interprétations ne sont pas suivies par les autres auteurs.

DESCRIPTION

Notre matériel abondant provient du Jurassique supérieur du Portugal, de l'Espagne et de l'Allemagne du Sud et permet l'attribution de *Lithocodium* à un foraminifère encroûtant qui fait partie de la superfamille Loftusiacea du sous-ordre Textulariina. Nous avons observé les critères diagnostiques suivants.

La paroi est composée d'un matériel carbonaté très fin et microgranulaire, qui apparaît gris foncé en lumière transmise, mais brunâtre en lumière réfléchie. La composition originelle de la calcite est soulignée par l'absence d'une recristallisation. Probablement, la paroi est composée d'un matériel agglutiné fin, associé avec la calcite cryptocristalline secrétée. La capacité d'agglutiner des particules est spécialement évidente sur les spécimens qui ont incorporé des quartz et des micas détritiques de la fraction granulométrique du silt (Leinfelder *et al.*, 1993 : pl. 42, figure 6). Ce critère exclut déjà clairement une nature « codiacéenne ». L'épaisse paroi montre un caractère labyrinthique en raison des alvéoles ressemblant aux filaments, qui peuvent bifurquer ou même trifurquer. En tout cas, il n'existe pas de pores véritables, car les alvéoles sont recouvertes par un mince épiderme (**figures 1, 2 et 4**). Cette structure complexe et alvéolaire, mais imperforée, est identique à la paroi des Loftusiacea (*voir* Loeblich et Tappan, 1988), tels que *Pseudocyclammina lituus* (Yokoyama), *Loftusia* Brady ou un genre récemment établi, *Otaina* Ramalho, 1990. La taille des grandes cavités basales de *Lithocodium*, que nous interprétons comme les loges d'un foramini-

fère, se trouve aussi chez d'autres Loftusiacea. La seule différence avec d'autres Loftusiacea est le mode de vie encroûtant de *Lithocodium*, quoique des Loftusiacea très irréguliers soient connus (*Anchispirocyclina lusitanica, voir* Ramalho, 1971 : 148, pl. 16).

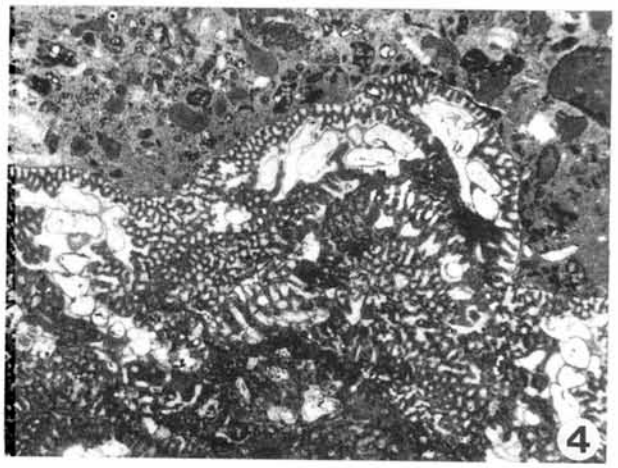
Les spécimens préservés tridimensionnellement montrent une disposition des loges plus ou moins régulière. Quelques spécimens, dans les lames minces, montrent aussi un stade enroulé indistinct, la plupart au stade juvénile, ou sont même entièrement enroulés (**figure 1**). Le mode de vie encroûtant met le foraminifère en état de contribuer à la formation d'oncoïdes et encroûtements biotiques récifaux – une stratégie connue par quelques autres foraminifères, inclusivement des genres actuels comme *Acervulina* (*voir* Perrin, 1987) ou l'espèce « *Bdelloidina* » *urgonensis* du Crétacé (Wernli et Schulte, 1993).

Quelques indications de la nature « foraminiférienne » de *Lithocodium* ont déjà été signalées, mais elles étaient basées sur une confusion entre le genre *Lithocodium*, qui continue à être valide, et d'autres genres de foraminifères. La synonymie de « Microproblematicum A » Ohlen avec *Lithocodium* fut découverte par Schäfer (1979) et Senowbari-Daryan (1980). Tandis que « Microproblematicum A » était déjà en synonymie erronée avec « Microproblematicum 3 » de Flügel (1964), qui fut comparé plus tard avec le foraminifère *Labyrinthina* par Senowbari-Daryan (1980: 91). Johnson (1968) a établi l'espèce *Lithocodium regularis*, qui fut ensuite interprétée par lui (1969) comme un foraminifère. *L. regularis* appartient probablement au genre *Pseudocyclammina*.

La grande quantité des structures alvéolaires sont recouvertes seulement par une couche mince superficielle, l'épiderme. Ceci pourrait indiquer que ces alvéoles étaient des réceptacles pour des symbiontes autotrophes, comme l'a supposé Hottinger (1984 : 313), par similitude avec quelques foraminifères actuels perforés et imperforés (Leutenegger et Hansen, 1979; Hansen et Dalberg, 1979 ; *voir* aussi Cowen, 1988). Comparées à des exemples modernes, les structures labyrinthiques pourraient être une condition pour l'endosymbiose de foraminifères imperforés, mais des structures similaires peuvent se trouver aussi parmi les foraminifères sans symbiontes (Leutenegger, 1984). Malgré le fait qu'un caractère symbiotique ne puisse pas être prouvé, quelques autres critères font penser à l'existence possible de symbiontes autotrophes. Le foraminifère *Lithocodium* au Jurassique supérieur est clairement limité à un milieu marin très peu profond et tropical (Leinfelder *et al.*, 1993). Ceci pourrait indiquer une forte dépendance à la lumière. Les encroûtements de *Lithocodium* peuvent avoir plusieurs centimètres d'épaisseur et peuvent recouvrir mutuellement d'autres organismes encroûtants, indiquant une croissance très rapide des grandes colonies. La calcification était intense, ce qui permet la conclusion que *Lithocodium* s'épanouissait aussi dans des milieux de haute énergie.

INFESTATION PAR *TROGLOTELLA INCRUSTANS*

Dans le matériel du Jurassique supérieur, presque chaque individu de *Lithocodium* est occupé par des structures globuleuses, originellement interprétées comme « sporanges » algaires par Endo (1961). Ces structures (**figures 1-5**) ont déjà été identifiées par nous comme celles d'un foraminifère cryptique (Leinfelder *et al.*, 1993). En conséquence, les espèces *Lithocodium japonicum* et *morikawai* Endo, qui sont considérées comme se distinguant de *L. aggregatum* par la présence de « sporanges » calcifiés, doivent être éliminées. Ce foraminifère cryptique fut dénommé ? *Bullopora* aff. *laevis* par Leinfelder (1992) et Leinfelder *et al.* (1993). De toute façon, un matériel additionnel bien préservé a révélé que ce dernier était responsable de l'altération néomorphique des quelques exemplaires qui présentaient un caractère hyalin et perforé de la paroi. Selon nous, ce foraminifère est identique à l'espèce imperforée *Troglotella incrustans* Wernli et Fookes. Ces auteurs (1992) l'attribuent avec restriction aux Textulariina, éventuellement aux Telamminidae. Dans notre matériel, la coloration brunâtre en lumière réfléchie, l'absence univoque des perforations et



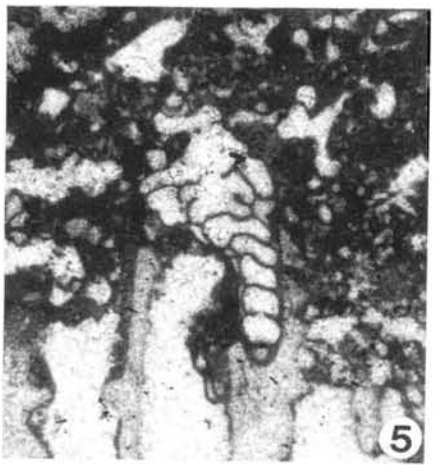


Figure 1 Spécimen enroulé de *Lithocodium*, occupé par *Troglotella* (flèche), lame mince SOT 1, G × 12.

Coiled specimen of ***Lithocodium***, occupied by *Troglotella* (arrow), thin section SOT 1, M × 12.

Figure 2 Les loges de *Troglotella* (flèches) croissent dans les alvéoles de *Lithocodium*, lame mince 86/28.2.10, G × 23.

The chambers of *Troglotella* are growing into the alveoli of *Lithocodium*, thin section 86/28.2.10, M × 23.

Figure 3 *Lithocodium* avec des loges de *Troglotella* (flèche à gauche) et des « phrénothèques » (flèche à droite), lame mince AM I 2, G × 23.

Lithocodium with chambers of *Troglotella* (left arrow) and phrenoteca-like structures (right arrow), thin section AM I 2, M × 23.

Figure 4 *Lithocodium* avec plusieurs loges, occupées par ***Troglotella***, lame mince SV 26a, G × 12.

Lithocodium with several chambers, occupied by ***Troglotella***, thin section SV 26a, M × 12.

Figure 5 *Troglotella incrustans* dans une loge de *Lithocodium* (à la coupe tangentielle), perforant une cloison corallienne au stade juvénile, lame mince ALQ 12, G × 23.

Troglotella incrustans in a chamber of *Lithocodium* (in tangential section), boring in a coral septum during juvenile stage, thin section ALQ 12, M × 23.

le caractère microgranulaire de la paroi (tous les deux visibles au MEB) corroborent la supposition de Wernli et Fookes (1992). La présence de cet organisme est, dans la plupart des cas, limitée aux loges de *Lithocodium*. Nous avons trouvé seulement peu d'individus de *Troglotella* qui vivaient certainement à l'extérieur de *Lithocodium*, mais ils apparaissent au-dessous d'un matériel cryptocristallin dense qui, partiellement, pourrait représenter des restes de spécimens érodés de *Lithocodium* ou des sections marginales de parois de *Lithocodium*. Notre matériel montre clairement que *Troglotella* perfore souvent le substrat pendant les stades juvéniles (**figure 5**). Par contre, Wernli et Fookes (1992) concluent à l'habitat du foraminifère dans les microperforations préexistantes d'un organisme inconnu. Ils excluent une activité perforante puisque, à leur avis, l'ectoplasme de cette espèce de foraminifère imperforé ne peut pas recouvrir le test

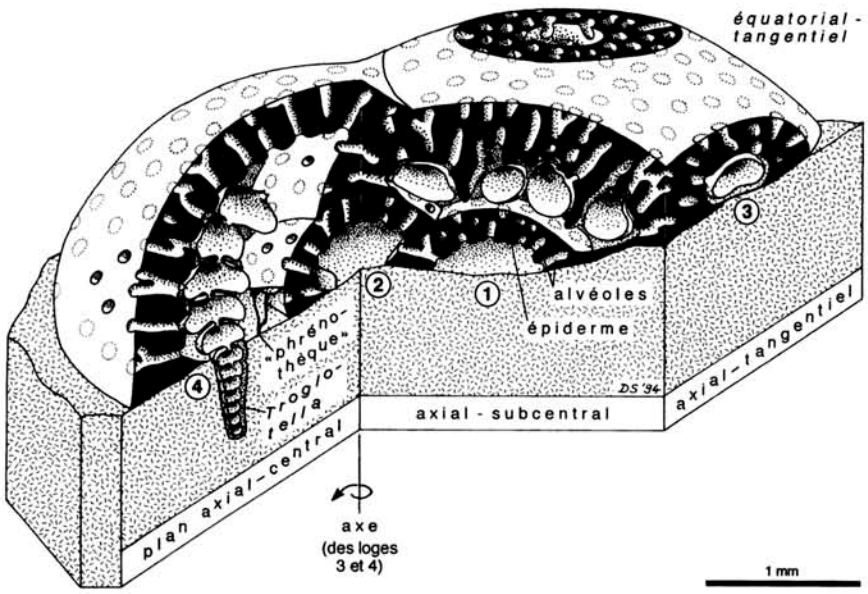


Figure 6 Reconstitution de *Lithocodium*, occupé par des individus de *Troglotella*. 1 - 4 = succession des loges. En coupe subcentrale ou tangentielle, où les connexions entre les loges de *Troglotella* sont invisibles, les loges peuvent ressembler aux « sporanges » algaires.

Reconstruction of *Lithocodium*, occupied by individuals of *Troglotella*. 1 - 4 = succession of chambers. In subcentral or tangential section, where connections between the chambers of *Troglotella* are not visible, the chambers may resemble algal "sporangia".

jusqu'à l'apex, mettant le foraminifère hors d'état de forer. Pourtant, l'activité perforante de *Troglotella* est évidente sur de nombreux individus, où les perforations coupent les cloisons des coraux ou les couches des coquilles des bivalves. Dans tous les cas, les loges serrées et régulières (!) du stade juvénile épousent bien les formes des perforations ; de plus, les perforations ne sont jamais plus grandes que le test. Évidemment, l'activité perforante est seulement possible au stade juvénile qui n'excède jamais plus de 7 ou 8 loges. A ce stade, l'ectoplasme peut recouvrir le test et le foraminifère peut en effet « forer à reculons au fur et à mesure de sa croissance », ce que Wernli et Fookes (1992 : 102) n'admettent pas. Ceci semble tout à fait possible, si l'on considère que les pseudopodes des foraminifères peuvent atteindre en général une longueur qui est trois fois plus grande que le diamètre du test (Haynes, 1981). Rappellons que Vénec-Peyré (1987) a décrit deux espèces actuelles de foraminifères agglutinants, avec un mode de vie bioérosif.

Pendant la croissance postérieure, au stade adulte, *Troglotella* développe une forme irrégulière et souvent croît dans les alvéoles radiales de la paroi de *Lithocodium* (**figure 6**). Nous pouvons exclure une colonisation *post-mortem* de *Troglotella* dans les loges vides de *Lithocodium*, en raison du fait que *Troglotella* est limité presque exclusivement aux loges de *Lithocodium*, indiquant une interdépendance, quoique éventuellement facultative, de celui-ci. La colonisation *post-mortem* des loges intactes dans la partie basale des encroûtements épais de *Lithocodium* semble aussi impossible. En effet, la nutrition de ce foraminifère cryptique profondément enkysté dans les loges de *Lithocodium* semble presque impossible, puisque ces loges ont seulement un contact indirect avec l'eau de mer par un système des pores exigus connectant les loges subséquentes. Par conséquent, nous interprétons l'association des deux genres de foraminifères comme une relation de commensalisme: *Troglotella* se nourrissant éventuellement des hydrates de carbone synthétisés par les symbiontes de *Lithocodium* ou nourrissant les symbiontes eux-mêmes. Cette interprétation est corroborée par la croissance des loges irrégulières de *Troglotella* dans les alvéoles de *Lithocodium*, c'est-à-dire le siège supposé des symbiontes autotrophiques présumés.

RELATION DE *LITHOCODIUM* ELLIOTT AVEC *BACINELLA* RADOICIC

Notre matériel ne révèle pas de relations génétiques avec le microproblematicum *Bacinella irregularis* Radoicic, comme le supposent d'autres auteurs (*voir* ci-dessus). Fréquemment, *Lithocodium* apparaît sans structures ressemblantes à celles de *Bacinella*. La distribution paléoécologique des deux genres montre un recouvrement très ample, bien que *Bacinella* puisse apparaître dans des milieux un peu plus restrictifs, comme des oncoïdes dans des chenaux de marée, où *Lithocodium* est très rare ou absent (Leinfelder *et al.*, 1993). Au cas où les deux organismes apparaissent ensemble, aucune règle concernant leur mode d'association n'est vérifiable. Les deux formes peuvent croître mutuellement, et *Bacinella* ou *Lithocodium* peuvent former la couche basale. *Lithocodium* peut être moins fréquent que *Bacinella* ou inversement. Les deux organismes peuvent aussi coexister latéralement, sans avoir de contact spatial l'un avec l'autre. Ces caractères sont incompatibles avec l'interprétation

selon laquelle les deux formes représentent des variétés écologiques ou deux stades de croissance d'un seul et même organisme. Particulièrement dans le matériel du Crétacé, des filaments ressemblant à ceux de *Bacinella* peuvent croiser les loges de *Lithocodium*. Bien que leurs origine et fonction soient obscures, de tels faits apparaissent chez les foraminifères, quelques genres des Fusulinina et Loftusiacea par exemple, et sont connus comme des « phrénothèques » (*voir* Septfontaine, 1980). Ces structures facultatives peuvent ressembler à la structure de *Bacinella*, mais ne représentent pas l'organisme problématique *Bacinella irregularis*, qui est clairement encroûtant et partiellement très épais.

CONCLUSION

Lithocodium aggregatum Elliott représente un autre exemple d'un foraminifère faussement attribué à une algue. Ceci est analogue à l'exemple de l'algue rouge supposée « *Solenomeris* » du Tertiaire, qui a été identifiée comme un foraminifère par Perrin (1987). Exceptionnelle est la relation entre *Lithocodium* et le foraminifère cryptique *Troglotella incrustans* Wernli et Fookes, interprété comme un habitant endocommensal, avec *Troglotella* nourrissant éventuellement des symbiontes photoautotrophiques de *Lithocodium* ou des produits synthétisés par les symbiontes. La confusion ou même la synonymie avec l'organisme encroûtant problématique *Bacinella irregularis* Radoicic semble à mettre en relation avec la présence occasionnelle de « phrénothèques » bacinellimorphes dans les loges de *Lithocodium*. *Lithocodium* est un fossile indicateur de milieux très peu profonds, souvent agités, récifaux et lagunaires avec une salinité normale.

Remerciements : Nous adressons nos remerciements pour le matériel complémentaire à M. Nose et W. Werner. Nous sommes reconnaissants à la Société Allemande de Recherches pour son support financier (programme de priorité- « Sédimentation Biogène », projet Le 580/4).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BANNER, F. T., FINCH, E. M. et SIMMONS, M.D., 1990. On *Lithocodium* Elliott (Calcareous algae); its paleobiological and stratigraphical significance, *J. Micropalaeont.*, 9, p. 21-36.

COWEN, R., 1988. The role of algal symbiosis in reefs through time, *Palaios*, 3, p. 221-227.

ELLIOTT, G. F., 1956. Further records of fossil calcareous algae from the Middle East, *Micropaleontology*, 2, p. 327-334.

ENDO, R., 1961. Calcareous algae from the Jurassic Torinosu Limestone of Japan, *Sci. Rep. Saitama Univ.*, Ser. B, Endo Commemorative Volume, p. 53-75.

FLÜGEL, E., 1964. Mikroproblematika aus den rhätischen Riffkalken der Nordalpen, *Paläont. Z.*, 38, p. 74-87.

HANSEN, H. J. et DALBERG, P., 1979. Symbiotic algae in milioline foraminifera: CO_2 uptake and shell adaptations, *Bull. Geol. Soc. Denmark*, 28, p. 47-55.

HAYNES, J. R., 1981. *Foraminifera*, Macmillan, London, 433 p.

HOTTINGER, L., 1984. Foraminifères de grande taille : Signification des structures complexes de la coquille, *Benthos '83, 2nd Int. Symp. Benthic Foraminifera (Pau)*, p. 309-315.

JOHNSON, J. H., 1968. Lower Cretaceous algae from the Blake Escarpment, Atlantic Ocean, and from Israel, *Prof. Contr. Colorado School of Mines*, 5, p. 1-46.

JOHNSON, J. H., 1969. A review of the Lower Cretaceous algae, *Prof. Contr. Colorado School of Mines*, 6, p. 1-180.

LEINFELDER, R. R., 1992. A modern-type Kimmeridgian reef (Ota Limestone, Portugal): Implications for Jurassic reef models, *Facies*, 26, p. 11-34.

LEINFELDER, R. R., NOSE, M., SCHMID, D. U. et WERNER, W., 1993. Microbial crusts of the Late Jurassic: Composition, palaeoecological significance and importance in reef construction, *Facies*, 29, p. 195-230.

LEUTENEGGER, S., 1984. Symbiosis in benthic foraminifera: Specificity and host adaptations, *J. Foram. Res.*, 14, p. 16-35.

LEUTENEGGER, S. et HANSEN, H. J., 1979. Ultrastructural and radiotracer studies of pore function in foraminifera, *Marine Biol.*, 54, p. 11-16.

LOEBLICH, A. R. et TAPPAN, H., 1988. *Foraminiferal genera and their classification*, Van Nostrand Reinhold Company, New York, 970 p.

MAURIN, A. F., BERNET-ROLLANDE, M. C., MONTY, C. L. V. et NAZHAT, S., 1985. The microbial nature of bacinellid

textures – sedimentological bearings, *Abstracts, 6th Europ. reg. meeting of Sedimentol., Int. Assoc. Sedimentol. (Lérida)*, 2 p.

PERRIN, C., 1987. *Solenomeris* un foraminifère Acervulinidae constructeur de récifs, *Rev. Micropaléont.*, 30, p. 197-206.

RADOICIC, R., 1959. Some problematic microfossils from the Dinarian Cretaceous, *Bull. Serv. Géol. Géophys. R.P. Serbie*, 17, p. 87-92.

RAMALHO, M., 1971. Contribution à l'étude micropaléontologique et stratigraphique du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur des environs de Lisbonne (Portugal), *Serv. Geol. Portugal, Mem.*, 19, p. 1-212.

RAMALHO, M., 1990. *Otaina magna* n. gen., n. sp., foraminifère nouveau du Kimméridgien du Portugal, *Comunic. Serv. Geol. Portugal*, 76, p. 55-60.

SCHÄFER, P., 1979. Fazielle Entwicklung und palökologische Zonierung zweier obertriadischer Riffstrukturen in den Nördlichen Kalkalpen ("Oberrhät"-Riff-Kalke, Salzburg), *Facies*, 1, p. 3-245.

SEGONZAC, G. et MARIN, P., 1972. *Lithocodium aggregatum* Elliott et *Bacinella irregularis* Radoicic de l'Aptien de Teruel (Espagne): deux stades de croissance d'un seul et même organisme *incertae sedis, Bull. Soc. géol. France*, (7), XIV, p. 331-335.

SENOWBARI-DARYAN, B., 1980. Fazielle und paläontologische Untersuchungen in oberrhätischen Riffen (Feichtenstein- und Gruberriff bei Hintersee, Salzburg, Nördliche Kalkalpen), *Facies*, 3, p. 1-237.

SEPTFONTAINE, M., 1980. Les Foraminifères imperforés des milieux de plate-forme au Mésozoïque : détermination pratique, interprétation phylogénétique et utilisation biostratigraphique, *Rev. Micropaléont.*, 23, p. 169-203.

VÉNEC-PEYRÉ, M. T., 1987. Boring foraminifera in French Polynesian coral reefs, *Coral Reefs*, 5, p. 205-212.

WERNLI, R. et FOOKES, E., 1992. *Troglotella incrustans* n. gen., n. sp., un étrange et nouveau foraminifère calcicavicole du complexe récifal kimméridgien de Saint-Germain-de-Joux (Ain, France), *Boll. Soc. Paleont. Ital.*, 31, p. 95-103.

WERNLI, R. et SCHULTE, S., 1993. « *Bdelloidina* » *urgonensis* n. sp., un foraminifère constructeur de biohermes dans l'Urgonien de Haute-Savoie (France), *Eclogae geol. Helv.*, 86, p. 529-541.