



**HAL**  
open science

# Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoides jurassiques (sous-ordre Stylinina)

Shaahin Zaman

► **To cite this version:**

Shaahin Zaman. Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoides jurassiques (sous-ordre Stylinina). Paléontologie. Université de Lorraine, 2012. Français. NNT : 2012LORR0005 . tel-01749149

**HAL Id: tel-01749149**

**<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01749149v1>**

Submitted on 29 Mar 2018

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



## AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : [ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr)

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



**UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE**



Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie ED410  
RP2E (Ressources, Procédés, Produit et Environnement)  
Laboratoire G2R (UMR 7566 Géologie et Gestion des Ressources minérales et énergétiques)

## **Thèse**

Présentée pour l'obtention du titre de  
**Docteur de l'Université de Lorraine**

en Géosciences

par  
**Shaahin ZAMAN**

# **Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoides jurassiques (sous-ordre Stylinina)**

Date de soutenance : 10 Février 2012

Membres du Jury :

M. Bernard LATHUILIÈRE	Professeur Université de Lorraine	Directeur de Thèse
M. Edouard POTY	Professeur Université de Liège	Rapporteur
M. Pascal NEIGE	Professeur Université de Bourgogne	Rapporteur
M. Bertrand MARTIN-GARIN	Maître de conférences Aix-Marseille Université	Examineur
M. Vincent HUAULT	Maître de conférences Université de Lorraine	Examineur
Mme. Ewa RONIEWICZ	Académie Polonaise des Sciences, Varsovie	Examineur





UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE



G2R  
Géologie et Gestion des Ressources  
minérales et énergétiques

# **Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoides jurassiques (sous-ordre Stylinina)**

## **Morphology, morphometry and systematics of plocoid Jurassic corals (suborder Stylinina)**

Université de Lorraine

Par

**Shaahin ZAMAN**

Directeur de Thèse :  
Pr. Dr. Bernard LATHUILLIÈRE  
UMR CNRS 7566 G2R  
Université de Lorraine

**Volume I (Texte)**

Nancy, France  
2012



تقدیم بہ پدر و مادر عزیزم

*À mes formidables parents*



هرگز نمیرد آنکه دلش زنده شده عشق

ثبت است بر جریده عالم دوام ما

حافظ

سده، ششم

*Eternal is the one whose heart has awakened to Love*

*This is how Eternal Records my life define*

Hafez

1325/26–1389/90 C.E (XIV<sup>e</sup> siècle)



## Remerciements

Tout d'abord, je souhaite remercier le Dieu en qui je crois qui m'a aidé, m'a soutenu et m'a donné l'amour des études. Mais ce n'est pas tout; il a donné à ma mère un grand cœur complet d'amour et de gentillesse. Elle m'a montré la voie des études avec patience et dignité. Si elle n'était pas ainsi, je ne serais jamais arrivé à cette voie. Un remerciement spécial, à mon père qui m'a soutenu et a oublié ses vœux, pour améliorer mon cœur et ma sagesse.

Merci mon Dieu et merci beaucoup à mes parents. ♥

Aussi, je voudrais remercier ma chère sœur Mme Sharareh Zaman pour toutes ses gentillesse et toute son aide pendant mes études et ma vie.

Je n'oublierai jamais mon premier enseignant de géologie M. Parviz Zahedi qui m'a enseigné la géologie au collège. La voie de ma vie changeait pour le meilleur et, si je naissais à nouveau, c'est la voie que je choiserais encore. Merci à vous et je souhaite pour vous tout le meilleur, M. Zahedi.

Aussi je voudrais dire combien j'ai apprécié mon premier professeur de paléontologie, M. Pr. Dr Mohammad Ali Jafariyan (Professeur retraité de l'Université Isphahan, l'Iran) qui, avec son grand cœur, a donné et partagé à tous ses étudiants son amour de la paléontologie. Je crois que la paléontologie était une volonté intérieure dans moi que j'ai découverte en moi quand j'ai participé au premier cours de paléontologie du Dr Jafariyan.

J'ai eu la chance et c'était la meilleure chance de ma vie que M. Pr. Dr Bernard Lathuilière avec son grand cœur m'a accepté comme son étudiant de doctorat. Quand je suis arrivé en France, je craignais de constater beaucoup de manques dans ma connaissance sur la paléontologie et c'était vrai. Il est l'une des personnes les plus gentilles et gentleman que j'ai rencontré dans ma vie. Je ne vous oublierai jamais et je suis reconnaissant de toutes vos aides à m'enseigner progressivement la paléontologie de coraux et j'ai aussi appris beaucoup de cours d'humanité de vous. Merci pour tout et je souhaite pour vous toujours la santé et le bonheur.

Je remercie vivement les professeurs Edouard Poty et Pascal Neige d'avoir bien voulu accepter d'être rapporteurs dans mon jury.

Je remercie aussi Bertrand Martin-Garin et Vincent Huault d'avoir accepté la charge d'examineur dans ce même jury.

Je suis aussi très heureux de l'invitation de Mme Ewa Roniewicz qui représente tant de chose pour moi dans ce domaine de la paléontologie.

Je voudrais remercier M. Seyed Mohammad Ali Ashkan et sa famille pour leur aide et leurs conseils.

Je n'oublierai jamais tous mes amis, collègues et le personnel du Laboratoire G2R (Université de Lorraine), leurs aides et leurs gentillesse : Frédéric Lannuzel, Ambrose Kipchumba Kiprop, Apolline Lefort, Luis Camacho Ortegon, Judith Sausse, Jérémy Neto, Talgat Yensepbaev. Je souhaite pour vous tout le meilleur.

Je voudrais remercier Cédric Demeurie le responsable du Laboratoire de lithopréparation et ses collègues qui m'ont préparé toutes les lames minces nécessaires.

Je voudrais aussi remercier un homme toujours souriant et au grand cœur, Patrick Lagrange pour la prise de vue et la préparation des photos d'échantillons. Merci, Patrick ☺.

C'était une grande chance pour moi de visiter le Musée National d'Histoire Naturelle de Paris pendant deux semaines pour l'étude du matériel type de divers coraux plocoides et je voudrais remercier Professeur Jean-Paul Saint-Martin, Jean Michel Pacaud et Sylvain Charbonnier qui m'accueilli à la typpothèque du Musée National d'Histoire Naturelle et pour leur aide, leur gentillesse et leurs conseils qui m'ont aidé à étudier les spécimens-types des coraux plocoides.

Aussi, je voudrais remercier certains de mes amis Iraniens qui m'ont aidé dans quelques parties techniques de cette thèse, M. Hossein Hasheminejad et M. Siyamak Porkar et M.

Ehsan Jamshidpour. Aussi, je voudrais remercier tous mes amis à Nancy qui m'ont aidé à faire ma thèse de la meilleure façon, M. Majid Zandi, M. Ali Saeidi et M. Hamed Layegh.

Un remerciement spécial à mon ami M. Ali Mahdavi (Directeur général de l'Industrie, des Mines et du commerce de la région de l'Alborz, Iran) et M. Roozbahani (Directeur des MCPS Co., Téhéran, Iran).

Je voudrais remercier Karine Pistre, responsable du Laboratoire de Microscopie de G2R à qui j'ai souvent pris du temps pour m'aider à résoudre mes problèmes de binoculaires et d'appareil photo numérique.

Enfin, je voudrais remercier tout le personnel administratif du Laboratoire G2R, de la Faculté des Sciences et des Techniques de l'Université de Lorraine à Nancy qui m'a aidé à résoudre mes problèmes administratifs.

## Acknowledgments

At first, I would like to thank my god that I believe him who helped and supported me and gave me the love of study. But it is not all; he gave to my mother a great heart full of love and kindness. She shows me the way of study with her patience and dignity. If she was not like this, I had never got this way. A special thank, to my father who supports me and forgot his wishes, to improve my heart and wisdom.

Thank my god and thank you very much my parents. ♥

Also, I would like to thank my dear sister Mrs. Sharareh Zaman for all her kindness and her help during my studies and my life.

I will never forget my first geology teacher Mr. Parviz Zahedi who taught me geology in high school. The way of my life changed in the best way and it is the way that if I was born again, I would choose again. Thank you and I wish for you all the best, Mr. Zahedi.

Also I would like to thank my first professor of paleontology, Mr. Prof. Dr. Mohammad Ali Jafariyan (retired Professor of the Isphahan University, Iran) whom with his great heart, gave and shared to all his students his love of paleontology. I think that the paleontology was an inner willingness in me that I knew within myself when I participated in the first paleontology course of Dr. Jafariyan.

I was very lucky and it was the best chance of my life that Mr. Prof. Dr. Bernard Lathuilière with his grand heart accepted me as his PhD student. When I arrived in France, I feared to find many deficiencies in my knowledge in paleontology and it was true. He is one of the most kind and gentleman that I met in my life. I will never forget you and I am thankful for all of your progressive helps to teach me the paleontology of corals and I also learned many course of humanity from you. Thanks for all and I wish for you always health and happiness.

I am thankful to Prof. Edouard Poty and Pascal Neige for accepting to give the review of my thesis in the board of examination. I would like also to thank Bertrand Martin-Garin and Vincent Huault for examining the manuscript and participating in the defense of this thesis.

I feel very happy of the invitation of Dr Ewa Roniewicz who represents so many things in this domain of palaeontology.

I would like to thank Mr. Seyed Mohammad Ali Ashkan and his family for their helps and their guidance.

I shall never forget all my friends, colleagues and staff in the Laboratory G2R of the Faculty of Sciences and Technology of the University of Lorraine, their helps and their kindness: Frédéric Lannuzel, Ambrose Kipchumba Kiprop, Apolline Lefort, Luis Camacho Ortegon, Judith Sausse, Jérémy Neto, Talgat Yensepbaev. I wish for you all the best.

I would like to thank Cédric Demeurie the responsible of the Laboratory of lithopreparation and his colleagues who prepared for me all needed thin sections.

Also I would like to thank a man who is always with a smile and has a grand heart, Patrick Lagrange for taking and preparing photo of samples. Thank you, Patrick ☺.

It was a great chance for me to visit the *Muséum National d'Histoire Naturelle* of Paris during two weeks for studying the type species of some plocoid corals and I would like to thank Professor Jean-Paul Saint-Martin, Jean Michel Pacaud and Sylvain Charbonnier of the *Muséum National d'Histoire Naturelle* for their help, their kindness and their guidance that helped me to study the type-specimens of many plocoid corals.

A special thank to my friend Mr. Ali Mahdavi (Director general of Industry, Mines and Trade of the Alborz Department, Iran) and Mr. Roozbahani (Director of Mining cooperatives procurement & services Co. M.C.P.S. Co., Tehran, Iran).

Also, I would like to thank some of my Iranian friends that helped me in some technical parts of this thesis, Mr. Hossein Hasheminejad, and Mr. Siyamak Porkar and Mr. Ehsan

Jamshidpour. Also, I would like to thank all of my friends in Nancy who helped and assists me to do my thesis in the best way, Mr. Majid Zandi, Ali Saeidi and Mr. Hamed Layegh. I would like to thank Karine Pistre the responsible of the Microscopy Laboratory of G2R; I took her time so often to solve my problems with the binocular and its digital camera. At the end, I would like to thank all the administrative staff of Laboratory G2R and Faculty of the Sciences and Technology of the University of Lorraine who helped me to solve my administrative affairs.

## Résumé

**D**epuis longtemps, des quantités d'informations morphologiques, systématiques et nomenclaturales ont été accumulées sur les genres de coraux plocoides jurassiques cités comme *Stylina* Lamarck 1816, *Cyathophora* Michelin 1843, *Adelocoenia* d'Orbigny 1849, *Cryptocoenia* d'Orbigny 1849, *Convexastrea* d'Orbigny 1849, *Pseudocoenia* d'Orbigny 1850, *Heliocoenia* Étallon 1859, *Ironella* Starostina et Krasnov 1970.... Certains problèmes concernant ces genres restaient complexes, non résolus et gênants. Une révision de ces coraux plocoides était nécessaire et a été l'occasion d'approfondir nos connaissances de ces genres dans les champs morphologique, morphométrique, systématique et nomenclaturale.

Cette étude des coraux plocoides du Jurassique a été réalisée grâce à des matériaux récoltés par B. Lathuilière et B. Martin-Garin de différents pays d'Europe et d'Afrique, des spécimens-types (ou leurs photos) préservés dans certains Muséums d'Europe et des matériaux issus de la littérature.

L'étude morphologique a permis la définition d'un nouveau type de muraille, l'**étallonothèque** structure présente dans les familles Stylinidae et Rhipidogyridae, caractérisée par son épaisseur enveloppant des côtes et par le rôle qu'y jouent des trabécules secondaires. Des trabécules en **franges de tapis** ou **plumeux** sont de nouvelles géométries particulières de microstructures associées à ce type de muraille.

L'**exocôte** est définie comme un type particulier de côte qui existe vers l'extérieur du cœur de la muraille et entre deux côtes voisines, sans aucune partie septale. Elle ne doit pas être confondue avec les « côtes intercalaires » des auteurs qui ne sont pas des côtes.

Des auricules **hastiformes**, **flabelliformes** et **koutaliformes**, nouvelles microarchitectures aux bords internes des septes, ont été définies chez les familles Stylinidae et Rhipidogyridae. La variabilité des auricules en sections transversales apparaissant comme **podoides**, **en forme de "T"**, **fourchues**, **lancéolées**, **losangiques** et **flabelloïdes** a été recherchée dans toutes les familles de coraux plocoides considérées.

Une typologie des **chambres interseptales** est proposée pour décrire ces coraux plus en détail.

Une succession de stades ontogéniques, nouvelle chez des Scleractinia ou hexacoralliaires, a été observée pour la première fois dans ce travail. L'étude de sections sériées transversales chez *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France) et *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Meuse, France) montre un stade initial tétraméral. Ceci est en désaccord avec la définition traditionnelle présentée par Wells 1956, sur le développement des septes prétendu fondamentalement hexaméral chez les Scleractinia.

L'étude systématique aboutit à un rapprochement des familles Stylinidae et Rhipidogyridae au sein du sous-ordre des Stylinina. Le genre *Cryptocoenia* est considéré comme synonyme du genre *Cyathophora*. Les genres *Adelocoenia*, *Branchastrea*, *Elasmophora* sont considérés synonymes du genre *Pseudocoenia*. Les genres *Stylina* et *Heliocoenia* sont maintenus dans l'acceptation donnée par Étallon 1859. *Alloiteaucoenia*, *Kobycoenia*, *Stylohelina* et *Psammohelia* sont considérés synonymes de *Heliocoenia*. Les genres *Gemmastrea*, *Plesiostylina*,

*Tremocoenia* et *Decacoenia* sont considérés synonymes de *Stylina*. Les genres *Ironella*, *Pseudocoeniopsis*, *Diplocoenia* et *Solenocoenia* sont considérés comme valables et indépendants.

Des espèces sont décrites mais leurs limites restent encore parfois ambiguës nécessitant encore une approche morphométrique plus approfondie pour être reproductible.

La traduction nomenclaturale des positions systématiques prises ici a été faite dans le sens de la préservation de la stabilité de l'usage des noms, ce qui nécessite, dans divers cas, des actes nomenclaturaux. Le syntype figuré retrouvé de l'espèce-type de *Cyathophora* nécessite d'être publié comme lectotype pour éviter la confusion avec les autres syntypes qui ne sont pas congénériques. De même, il est proposé de nommer un néotype pour *Heliocoenia*, de changer d'espèce-type pour *Stylina* et de demander à l'ICZN de favoriser l'usage de *Pseudocoenia* aux dépens de la priorité de date d'*Adelocoenia*.

Cette révision a également été l'occasion d'approfondir deux méthodes morphométriques appliquées aux contours 2D des sections de polypierites. L'analyse de Fourier Elliptique a été utilisée grâce au logiciel SHAPE sur certaines coupes de sections sériées transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* (de symétrie variable), *Pseudocoenia fromenteli* (de symétrie octamérale) et sur des modèles théoriques. Les résultats montrent que les différentes symétries et certains genres peuvent se distinguer par cette méthode.

L'analyse des dimensions fractales est aussi une méthode morphométrique simple permettant de quantifier des formes compliquées. Des coupes étudiées dans ce travail, ou issues de la littérature ainsi que des coupes de modèles théoriques ont été analysées par cette méthode. Les résultats de l'analyse des dimensions fractales montrent quelques principes généraux d'interprétation. Les formes étudiées se placent selon un gradient de complexité croissante du contour correspondant à la maximisation de l'interface squelette-porosité. Le long de ce gradient, les différents taxons peuvent se répartir, leur véritable distinction restant souvent délicate à cause de l'existence de plages de recouvrement.

## CHAPITRE 1 : Introduction et Histoire des travaux antérieurs

---

### Introduction

Un énorme volume d'études sur les coraux jurassiques a été publié et parmi eux, les formes à structure coloniale dite plocœide fournissent un vaste champ d'études paléontologiques. Elles se caractérisent par le fait que les individus ont généralement leur propre muraille séparée de la muraille voisine par un tissu squelettique: la périthèque. Parmi ces coraux jurassiques plocœides certains, assez nombreux, sont cités dans beaucoup de publications. Par exemple on compte près de 180 espèces nominales de *Stylina* seulement pour le Jurassique (Lathuilière, 1989). Mais certains de ces coraux plocœides comme *Stylina* Lamarck 1816, *Heliocoenia* Étallon 1859, *Cryptocoenia* d'Orbigny 1849, *Pseudocoenia* d'Orbigny 1850, *Adelocoenia* d'Orbigny 1849 et quelques autres - qui seront discutés dans cette étude - sont insuffisamment connus. Leur description générique ou leurs caractères n'ont pas été assez étudiés, leur description est souvent très courte, leur figuration insuffisante, si bien que leur structure tridimensionnelle n'est pas toujours comprise. La faible prise en compte de leur variabilité et des effets différentiels de la diagenèse a multiplié inutilement les taxons. De plus, les règles nomenclaturales comme celle de la priorité n'ont pas été respectées alors qu'elles constituent le socle de l'ordre dans les études systématiques. Chacun des cas mentionnés ci-dessus a causé dans la situation présente une inextricable complexité. Le principal point d'attention de cette thèse se concentrera sur la variabilité des caractères. Cette variabilité sera envisagée selon sa nature discrète ou continue et selon les échelles de l'organisation biologique:

- variation entre les stades ontogéniques d'un individu (un polypiérite),
- variation entre les polypiérites d'une colonie,
- variation entre colonies d'une même espèce,
- variations entre espèces d'un même genre,
- variations entre genres d'une même famille et,
- variations entre familles différentes.

À terme, l'objectif est de mieux comprendre comment les caractères variables des différents niveaux d'organisation peuvent être contrôlés par l'environnement (température, lumière, hydrodynamisme, turbidité, sédimentation, alimentation...) Corrélativement, il peut aider à mieux comprendre les contrôles génétiques et épigénétiques de la croissance d'un corail.

En effet les organismes coloniaux présentent l'avantage de donner un accès, toujours partiel, au contrôle génétique par le fait que, sauf exception, une colonie est issue d'une seule larve planula et que les individus composant la colonie ont leur forme propre mais un génôme commun.

Les Scléactiniaires (ou Hexacoralliaires) sont réputés pour la symétrie de six de leurs stades ontogéniques jeunes. Dans ce modèle développé de longue date (Edwards & Haime 1848) et largement repris dans les traités (Wells 1956), les insertions des cloisons se font en cycles successifs de 12, 24 et 48 et ainsi de suite.

L'analyse détaillée de l'ontogenèse des coraux plocoides étudiés qui ont l'avantage de ne pas être déformés par leur mode de reproduction soutient-elle ces fondamentaux ? L'insertion septale est elle un caractère stable susceptible de fonder des coupures taxinomiques, et à quel niveau ? Ces questions peuvent s'étendre à d'autres caractères et montrent à l'évidence la nécessité de comprendre dans le détail la variabilité des caractères.

## Problématique

L'étude de la variabilité des coraux plocoides nous confronte à des problèmes ou des questions posées depuis de nombreuses années sur ce groupe de coraux. Seules quelques révisions majeures précieuses et importantes (Alloiteau, 1948a, 1948b et 1957, Wells 1956) sur les coraux plocoides donnent une vue d'ensemble. Ces références résument nos connaissances de base sur ces coraux et décrivent plus ou moins précisément les rapports et différences entre genres. Les contradictions flagrantes qui persistent entre ces auteurs rendent nécessaire une nouvelle révision entamée dans le cadre du projet *corallosphere* auquel je participe (<http://www.corallosphere.org/>). De nombreux défis demeurent au sujet des descriptions génériques, de la variabilité des caractères, de la nomenclature, de l'ontogenèse de ce groupe de coraux et sur les méthodes les plus appropriées à leur étude.

### 1- Descriptions

L'état de la littérature disponible reste généralement très insatisfaisant. Les descriptions parfois fort anciennes sont souvent très courtes et pas à la hauteur des progrès qui ont été accomplis par la suite en morphologie. Les descriptions de *Stylina* par Lamarck 1816, en sont un exemple, les diagnoses en deux toutes petites lignes de d'Orbigny 1850 en sont un autre. La description de *Heliocoenia* par Étallon apparait de ce point de vue comme une exception. Les traités plus modernes d'Alloiteau 1952 et de Wells 1956 restent encore très frustrants de ce point de vue.

Les figurations sont aussi très insuffisantes quand elles existent. On ne trouve guère d'images utilisables avant les travaux de Koby (1880-89) et il n'est pas si rare de voir encore aujourd'hui des publications où les caractères diagnostiques ne sont pas figurés. Dans ces conditions il n'est pas difficile de comprendre que le consensus soit difficile à atteindre entre les paléontologues sur la définition des espèces, des genres ou des familles.

Dans ces conditions un challenge de ce travail est de fournir des descriptions aussi précises que possible et des figurations suffisantes quelque soit l'échelle des structures observées.

### 2- Les caractères et leurs variabilités

Les espèces sont constituées de colonies présentant des individus dont chacun présente les mêmes éléments structuraux ou microstructuraux habituellement considérés comme stables mais de dimensions variables à l'intérieur de certaines limites. L'importance de la compréhension des structures, des caractères microarchitecturaux et microstructuraux des taxons et leur variabilité est un autre défi de ce travail. Les niveaux supérieurs de la paléontologie systématique dépendent essentiellement de cette compréhension dans la mesure où par rapport à des vertébrés, les coraux apparaissent bien pauvres en caractères et surtout en caractères stables et utilisables en analyse phylogénétique.

Parmi les caractères dont la disparité ou la variabilité méritent d'être évaluée on trouve par exemple la disposition et la symétrie des septes, leur microstructure, leur microarchitecture la nature de la muraille, de la columelle, de la périthèque ....

De telles évaluations des caractères sont bien sûr le fondement des distinctions entre les genres mais la recherche de caractères suffisamment stables pour constituer de vraies synapomorphies pour des familles, pour des sous ordres ou pour l'ordre même des Scleractinia est encore un défi.

### **3- Ontogénèse des Scléractiniaires**

Les Scléractiniaires sont définis à partir de la disposition des septes, initialement en symétrie hexamérale, avec un modèle de développement des cloisons avec des cycles successifs de 12, 24 et 48 et ainsi de suite (Edwards & Haime 1848, Wells 1956). Même si ce dogme a déjà du souffrir de quelques entorses (Alloiteau 1959, Cuif 1968, Mori 1987) notre connaissance sur l'ontogénèse des différentes espèces, genres et familles de coraux est encore insuffisante. Donc, des études de détail sur l'ontogénie et le développement des septes semblent être une nécessité. Un champ immense de travaux sur la diversité des ontogénèses est ouvert par l'application de méthodes traditionnelles comme de méthodes morphométriques modernes.

### **4- Considérations nomenclaturales**

Au cours de la longue histoire de l'étude des coraux, les règles du code international de nomenclature zoologique qui se sont mise en place progressivement n'ont pas toujours été suivies. La règle de priorité des noms a souffert en particulier de nombreuses exceptions. La pratique relative au matériel type (du groupe espèce ou du groupe genre) est pleine d'erreurs et d'approximations qui ont conduit à des situations inextricables. Le recours au matériel type a été largement utilisé dans cette étude. Le défi est pour ce travail de faire des propositions susceptibles d'éclaircir les situations difficiles. Ces propositions sont destinées à la publication et doivent être équilibrées entre le respect du principe de priorité (article 23) et le respect de la stabilité des noms qui est l'essence même du code.

### **5- Nouvelles et anciennes méthodes**

Les méthodes traditionnelles comme la mesure du diamètre d'un calice, des distances entre les centres calicinaux, du nombre des septes, de leur longueur ou de leurs épaisseurs peuvent aider à reconnaître de nombreuses différences et similitudes entre les espèces ou les genres. Mais considérer et analyser toutes les structures et microarchitectures ensemble par les méthodes traditionnelles est parfois très compliqué voire impossible.

Les méthodes modernes morphométriques peuvent apporter une aide dans cette perspective. J'ai choisi d'essayer d'utiliser, pour la première fois sur les coraux, l'analyse de Fourier elliptique plutôt utilisée jusqu'à présent sur des contours plus simples, par exemple des brachiopodes (Courville *et al.* 2007). J'ai également choisi de tester la méthode toute récente de l'analyse des dimensions fractales telle qu'elle a été décrite par Martin-Garin *et al.* 2007. Ces deux méthodes ont été appliquées dans ce travail pour appréhender ces morphologies compliquées, plus complètement qu'avec de simples mesures linéaires qui restent malgré tout difficilement remplaçables.

## **Histoire des travaux antérieurs**

C'est en 1816 que Lamarck publie la première description de *Stylina* avec ces quelques mots: "Tubes nombreux, cylindriques, fasciculés, réunis, contenant des lames rayonnantes et un axe solide: les axes styliformes, saillant hors des tubes.". Il fonde ainsi le genre *Stylina* sur une espèce: *Stylina echinulata*. Dans la suite de cet exposé historique, nous laisserons de côté

les problèmes de nature proprement nomenclaturale, qui n'ont pas manqué dès le départ de cette histoire, pour nous attacher à l'évolution des conceptions des taxons eux-mêmes.

Dans le travail de Georg August Goldfuss 1826-1829, les formes plocoides sont assignées aux genres *Madrepora*, *Astrea* et *Sarcinula*. Toutes les espèces décrites seront ultérieurement reclassées dans d'autres genres.

En 1837 dans son dictionnaire des sciences naturelles Henri Ducrotay de Blainville crée les genres *Gemmastrea* pour une forme à columelle et *Branchastrea* pour une forme sans columelle. Ces deux genres rapidement mis en synonymie tomberont vite dans l'oubli.

En 1843, Hardouin Michelin crée pour un genre sans columelle et cloisons rudimentaires le nouveau genre *Cyathophora* fondé sur une seule espèce: *Cyathophora richardi* Michelin.

C'est à partir de ce moment que l'histoire des coraux plocoides jurassiques va entrer dans une nouvelle phase de développement, pleine de créations de genres et d'espèces, de synonymies et d'erreurs d'identification qui nécessitent un exposé en deux parties selon que l'on s'adresse aux formes avec ou sans columelle.

### **Histoire des genres plocoides sans columelle**

En 1849, Alcide d'Orbigny crée de nouveaux genres par de très brèves diagnoses, créant ainsi, *Cryptocoenia*, *Adelocoenia* *Dendrocoenia* et *Convexastrea*. Il définit *Cryptocoenia* comme un *Tremocoenia* (c'est-à-dire, dans son esprit, une *Stylina* à calices très profonds) mais sans columelle styliforme. Il définit *Adelocoenia* comme une *Stylina* sans columelle et *Dendrocoenia* comme un *Cryptocoenia* rameux. Il fonde aussi son nouveau genre *Convexastrea* sur une espèce triasique de Klipstein sans succession jurassique. Ce genre va susciter de nombreuses confusions ultérieures dans les espèces jurassiques.

En 1850, multipliant les espèces de tous ces genres, il crée *Pseudocoenia* en décrivant succinctement les coraux de ce genre comme des *Cryptocoenia* "à huit systèmes au lieu de six". Selon le même principe de symétrie septale, il crée aussi *Octocoenia* par comparaison à *Phyllocoenia*, une forme éocène hexamérale décrite en 1848 par Edwards et Haime.

Par la suite, de nombreux auteurs ont suivi les conceptions de d'Orbigny dans sa distinction de *Cryptocoenia* (6 systèmes) et *Pseudocoenia* (8 systèmes).

En 1851, Henri Milne Edwards et Jules Haime examinent les genres *Pseudocoenia*, *Cryptocoenia*, *Adelocoenia* et *Octocoenia* et les considèrent avec quelques doutes comme des synonymes de *Stylina* Lamarck 1816. Gardant le genre *Cyathophora* comme une *Stylina* sans columelle et à planchers, ils reviennent finalement à une conception proche de l'avant-d'Orbigny. Ils croyaient que les genres créés par d'Orbigny avaient une columelle mais qu'ils l'avaient perdu au cours du processus de la fossilisation.

Edouard Gourdan de Fromental 1861 reprend les synonymies d'Edwards et Haime et divise les *Stylina* selon leur symétrie septale (*Stylinae propriae* hexamérales, *Octostylinae* et *Decasytilinae*).

Martin Duncan 1885 suit les auteurs précédents en ignorant l'ensemble des genres sans columelle de d'Orbigny à l'exception des *Convexastrea*.

Louis Frédéric Koby dans sa monographie sur les polypiers jurassiques de la Suisse (1889) retient quatre genres sans columelle: *Heterocoenia*, *Cryptocoenia*, *Convexastrea* et *Cyathophora*. Il réhabilite ainsi l'usage de *Cryptocoenia* en donnant en particulier de ce genre une description détaillée et même un dessin 3D conceptuel remarquable d'un polypierite.

Thomas Wayland Vaughan et John West Wells 1943 puis ce dernier dans le *Treatise on Invertebrate Paleontology* (1956) reprennent ce groupement initié depuis Edwards et Haime entre les formes à columelle et les formes sans columelle de d'Orbigny au sein du genre *Stylina* en admettant implicitement que si la variation est intragénérique, elle est bien réelle et non un problème de préservation. Ces auteurs vont d'ailleurs jusqu'à intégrer *Convexastrea* dans le même genre *Stylina*.

En 1948a, James Alloiteau regroupe certains genres de d'Orbigny 1849 (*Octocoenia* et les formes créacées *Acanthocoenia*, *Pentacoenia*, *Decacoenia*), sous le nom d'un même genre *Pseudocoenia*, mais considère *Heliocoenia*, *Cryptocoenia* et *Convexastrea* comme différents de *Stylina*. En outre, il remarque que, considérer *Cryptocoenia* et *Convexastrea* comme synonymes de *Stylina* est une erreur qui vient de la description d'Edwards & Haime 1851 et Edwards 1857 où il est affirmé à tort qu'ils ont une columelle styliforme.

Alloiteau explique à ce sujet que l'espèce-type de *Cryptocoenia* doit être attribuée à *Cyathophora* et non *Stylina* en raison de ses caractères structuraux: absence de columelle, septes courts, planchers....

Alloiteau 1948b, examine et fixe *Pseudocoenia suboconis* comme espèce-type du genre *Pseudocoenia*, alors que, Wells 1936 avait déjà désigné *Pseudocoenia bernardina* (art IRZN 69a). Alloiteau mentionne que le type de *Cryptocoenia* (*Astrea alveolata* Goldfuss) doit être classé dans le genre *Cyathophora* Michelin. Aussi, Il crée aussi le genre *Orbignycoenia* sur l'espèce-type *Cryptocoenia carantoniana* d'Orbigny 1850 (Cénomancien de l'île d'Aix). Selon Alloiteau, *Orbignycoenia* est caractérisé par sa petite taille de calice, la surface costulée de sa périthèque constituée par les grands planchers subhorizontaux, sa muraille parathécale ou septothécale, son endothèque avec pseudo-planchers, ses septes développés et en symétrie hexamérale et avec dents au bord interne. Il classe ce genre dans les Fungiida. Il mentionne que la seule différence entre *Orbignycoenia* et *Cyathophora* est l'endothèque en pseudo-planchers chez *Orbignycoenia* et l'endothèque et la périthèque tabulaire chez *Cyathophora*.

Alloiteau 1958, en étudiant les coraux de Madagascar crée le genre *Elasmophora* sur un échantillon de forme coloniale massive ayant une croissance par superposition de lamelles, les septes montrant une symétrie hexamérale comme *Cryptocoenia*.

Elzbieta Morycowa 1964 étudie différentes espèces d'*Adelocoenia* du Crétacé et présente deux nouveaux types de muraille: tabulo-parathécale ou tabulo-septothécale.

En 1964, Louise Beauvais suit les travaux d'Alloiteau 1948b. Elle remarque que la seule différence d'*Adelocoenia* avec *Cryptocoenia* et *Cyathophora* est la présence de pseudo-tabulae et l'absence de tabulae vraies chez *Adelocoenia*, et la différence d'*Adelocoenia* avec *Pseudocoenia* est la périthèque subtabulaire d'*Adelocoenia* et la périthèque développée et vésiculeuse de *Pseudocoenia*. L'autre différence entre *Adelocoenia* et *Pseudocoenia* est la muraille septothécale de *Pseudocoenia* et la muraille parathécale d'*Adelocoenia*.

En 1966 Ewa Roniewicz, range de nombreuses espèces précédemment identifiées comme *Cryptocoenia* et *Adelocoenia* sous le nom de *Pseudocoenia*. Considérant *Pseudocoenia suboctionis* comme l'espèce-type de *Pseudocoenia*, elle range dans le genre des espèces à symétrie d'ordre 6, 8 ou plus. Elle reprendra ces conceptions en 1976 et sera suivie par de nombreux auteurs Eliášová 1981, Errenst (1990-91), Turnšek (1972, 1997) et Helm 2005.

En 1966, elle crée un nouveau genre subplocoïde et sans columelle, fondé sur *Cyathophora minima* Étallon, 1864 et le nomme *Etallonia* (plus tard corrigé en *Etallonasteria* (Roniewicz 1987) ; avec l'appareil septal composé des septes peu nombreux, l'endothèque tabuloïde et la muraille synapticulothécale. La périthèque rudimentaire ou nulle formée des planchers synapticulaires. Elle range ce genre dans le sous-ordre des Fungiida Duncan et la famille des Poritidae Gray.

Morycowa 1974, en étudiant les Hexacorallia créacés de Pologne crée le genre *Bilaterocoenia* dans la famille Cyathophoridae selon son type particulier de symétrie bilatérale avec deux secteurs adjacents particuliers ainsi que sa périthèque moins vésiculeuse et plus tabuloïde.

En 1976 Roniewicz et Gill (*in* Roniewicz 1976) reconnaissent pour la première fois des canaux dans le nouveau genre *Solenocoenia* qui regroupe désormais l'essentiel des *Convexastrea* jurassiques. Dans le même ouvrage Roniewicz crée la sous-famille des Pseudocoeniinae à l'intérieur des Stylinidae. Elle en précise les caractères parmi lesquels on note: "bord interne [des septes] muni de dents, en général non élargies sur les côtés".

Dans le même ouvrage, Roniewicz 1976 présente le nouveau genre *Pseudocoeniopsis* dans la sous-famille Pseudocoeniinae avec les caractères suivants : développement des bords internes des S1 par des lobes trabéculaires, dans la partie axiale qui forment une faible columelle pariétale. "Les côtes en nombre deux fois plus grand que le nombre des septes" et "avec une tendance à se dissocier en trabécules dans la périthèque". L'endothèque partout dans le lumen constitué de dissépiments bas et subhorizontaux et périthèque constituée aussi par des dissépiments bas mais étendus.

Helena Eliášová 1981 suit Morycowa 1974 pour *Bilaterocoenia* et détaille les caractères génériques de ce genre en précisant les différences entre *Bilaterocoenia* et les genres similaires comme *Cyathophora* et *Cryptocoenia*.

### **Histoire des genres plocoïdes avec columelle**

En 1849-1850, d'Orbigny divise *Stylina* en de nombreuses espèces selon leur forme générale.

En 1857, Edwards expose longuement sa conception du genre *Stylina* en l'opposant à celle très typologique de d'Orbigny. Il affirme que des variations de forme de la colonie existent dans une même espèce, que la symétrie septale est également variable et que la profondeur des calices varie aussi. Aussi considère-t-il que les espèces diverses créées par d'Orbigny ne sont pas acceptables. Il assure que toutes les espèces de *Cryptocoenia*, *Adelocoenia* et *Octocoenia* ont une columelle styloforme même si elle est parfois difficile à voir.

En 1859, Étallon crée un nouveau genre plocoïde dans la famille Stylinidae: *Heliocoenia*. *Heliocoenia* a beaucoup de similitudes avec *Stylina* mais, selon lui, il présente quelques différences importantes avec *Stylina* : les granulations de la surface de la colonie entre les calices qui empêchent la surface entre les calices d'être continue, la présence des côtes

seulement près du bord calicinal et la disposition de l'appareil septal à symétrie bilatérale dans lequel les deux septes opposés et plus développés arrivent à une columelle légèrement comprimée. Mais quand il détaille l'organisation de l'appareil septal il dit en passant que "l'appareil septal dépend, si ce n'est dans une espèce douteuse, de dix systèmes..." Il semble que dès ce moment, il avait constaté qu'il y avait un peu de doute possible dans l'identification de ce genre ou de certaines de ses espèces à partir de son appareil septal. Mais il est nécessaire de dire en passant qu'à mon opinion, la symétrie bilatérale est la différence la plus importante entre *Heliocoenia* et *Stylina*. Selon Étallon, l'autre caractère important du genre *Heliocoenia* est la muraille double. Cette description d'Étallon est restée sans aucune figure jusqu'en 1864 où il présente un simple croquis de *Heliocoenia* ne correspondant malheureusement pas à la description clairement exprimée en 1859.

De Fromentel 1861 décrit *Stylina* et *Heliocoenia*. Dans ses explications il mentionne *Stylina* avec sa columelle proéminente styloïde, une muraille simple, les dissépiments bien développés et une épithèque plissée. Selon lui, la seule différence d'*Heliocoenia* réside dans ses deux septes opposés qui arrivent à la columelle et les intervalles entre ses calices souvent granulés. Selon son opinion, ces différences ne sont pas suffisantes pour justifier *Heliocoenia* comme un genre à part entière. Il divise les stylines selon leur symétrie en *Stylinae* propriæ (hexamérale), *Octostylinae* et *Decastylinae*. En outre, il crée deux nouveaux genres *Stylohelia* et *Psammohelia* qui ont de nombreuses similitudes avec *Heliocoenia*.

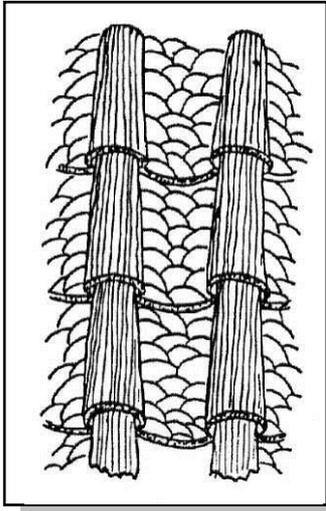
En 1864, Étallon représente *Heliocoenia variabilis* de La Caquerelle (Suisse) pl. 52, figure 13 pour la première fois. Il décrit cette espèce en mentionnant "Cloisons épaisses un peu débordantes, dépassant le bord calicinal, continuées par une granulation fine, serrée; columelle saillante, styloïde, un peu aplatie.". Mais même s'il mentionne des calices serrés, assez elliptiques, ses figures ne correspondent pas à la symétrie bilatérale qu'il a expliquée en 1859 à partir des échantillons de Valfin (France).

Koby 1881 étudie de nombreux coraux plocoides et identifie beaucoup d'entre eux à *Stylina* et *Heliocoenia*. Selon son opinion, *Stylina* présente des calices réunis par leurs côtes avec une exothèque développée de dissépiments cellulaires et il précise en 1889 p. 542 que l'épithèque est forte et plissée. La muraille est complète et la columelle est styloïde ou aplatie et saillante. *Heliocoenia*, selon Koby est composé de calices serrés et les espaces entre eux sont couverts des granules denses qui sont quelquefois arrangés dans des lignes rayonnantes. Les septes sont épais, compacts, débordants, ornés de granules sur leurs faces latérales et enflés à leur bord interne. La columelle est elliptique ou comprimée. Les dissépiments sont rares et la muraille est toujours épaisse, renforcée avec un coenenchyme compact et granulé. En conséquence la surface du coenenchyme est toujours finement costulée. Koby ne dit rien de la muraille de *Heliocoenia*. De même qu'il reprend les divisions de Fromentel en *Hexastylinae*, *Octostylinae* et *Decastylinae*, il divise *Heliocoenia* dans trois groupes infragénériques: *Hexaheliocoeniae*, *Octoheliocoeniae* et *Decaheliocoeniae*. Il présente aussi *Heliocoenia humberti* avec une symétrie septale irrégulière, variant d'un calice à l'autre.

Koby 1904 affirme dans sa description de *H. variabilis* que la muraille est "nettement délimitée" que la "périthèque est granulée, disposée en couches horizontales assez serrées."

Vaughan et Wells 1943 décrivent *Heliocoenia* comme un sous-genre de *Stylina* avec cette explication courte : "Like *Stylina*, but surface of peritheca noncostate, covered by granulations" (Comme *Stylina* mais surface de la périthèque non costulée, couverte par des granulations).

En 1947, à l'occasion de son étude sur les polypiers du Gargasien aragonais (finalement publiée en 1948a selon le *nomenclator zoologicus*), J. Alloiteau désigne implicitement un néotype pour l'espèce-type de *Stylina*. Il décrit le spécimen et mentionne une périthèque costulée, constituée de côtes et de vésicules (Figure 1), une muraille septothécale épaisse et une forte columelle styloforme ou dans quelques calices légèrement aplatie.



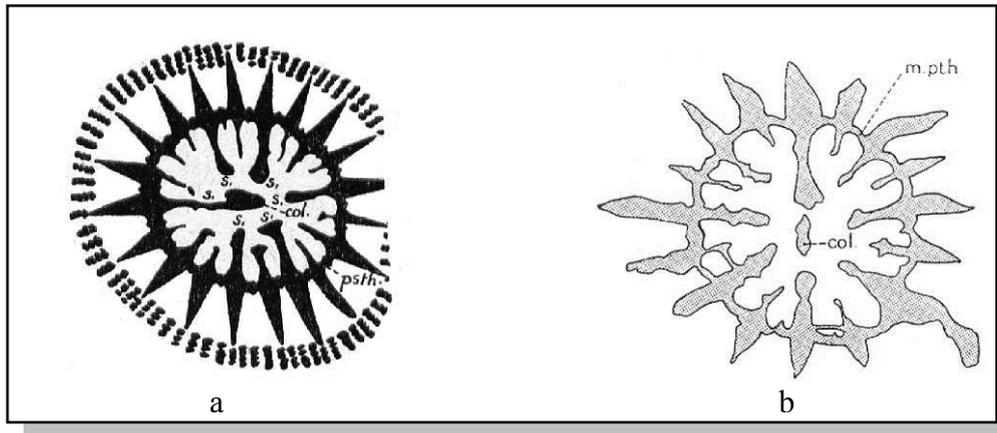
**Figure 1** - *Stylina echinulata* Lamarck in Edwards & Haime, 1857, du Lusitanien de Verdun (Meuse, Lorraine, France) selon Alloiteau 1948b.

Alloiteau 1948b, dans son travail sur les polypiers albiens de Padern poursuit sa révision des Stylinidae et se fonde sur un échantillon de la collection d'Orbigny (n° 4451) de Suilly (Nièvre, France) connu sous le nom *Conocaenia tumularis* (non *Astrea tumularis* Michelin) pour décrire *Heliocoenia*. Il conclue “...*Heliocoenia* constitue un genre précis, non un sous-genre de *Stylina*, encore moins un synonyme. La surface granuleuse de la périthèque; sa muraille septothécale très épaisse constituée par l'insertion entre les costo-septes, de nombreux éléments radiaires [...] auxquels correspondent les côtes supplémentaires sans développement de septes correspondant (on observe cependant quelques filets muraux, amorces de septes rudimentaires); sa columelle aplatie soudée à un ou deux septes S1 opposés et l'agencement particulier de son appareil septal, très bien décrit par Étallon (1859, p. 74) sont assez caractéristiques pour l'isoler du genre *Stylina*.” (Figure 2a).

En 1952, dans le traité de paléontologie de J. Piveteau, Alloiteau propose une nouvelle figure d'un calice de *Stylina echinulata* curieusement à symétrie octamérale et columelle aplatie (Figure 2b). Il décrit succinctement et séparément *Heliocoenia* attribuant par erreur sa paternité à d'Orbigny. Le genre *Stylina* sert désormais de type à un nouveau sous-ordre: les Stylinida.

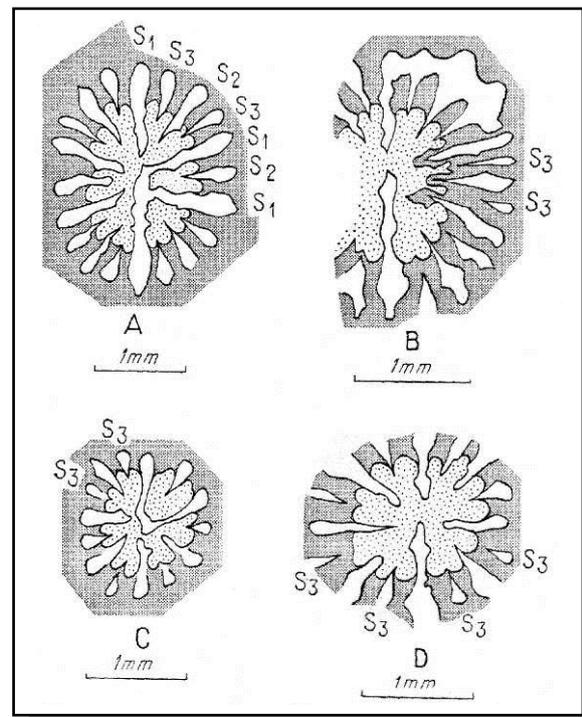
Alloiteau 1956 révisé le genre *Stylohelicia*. Il décrit *Stylohelicia* avec surface de la périthèque bien développée et costulée et non granulée, composée de côtes, dissépiments et synapticules.

Dans le *Treatise on invertebrate paleontology*, Wells 1956 reprend intégralement les positions prises in Vaughan et Wells 1943 sans tenir compte des travaux de Alloiteau.

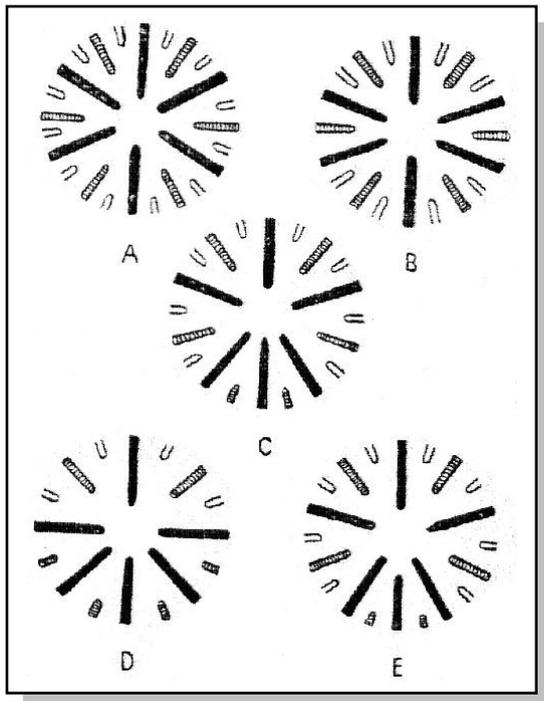


**Figure 2** - a : *Heliocoenia* (= *Conocoenia*) *tumularis* selon Alloiteau, 1948b. b : *Stylina echinulata* Lamarck in Edwards et Haime (in Alloiteau 1952). Section transversale d'un calice. Col : columelle, m. pth. : Muraille parathécale.

Lafuste 1957 distingue *Stylina* de *Heliocoenia* par l'insertion des septes. Il place entre ces deux genres un genre intermédiaire *Heliostylina* qui présente un stade jeune hexaméral de *Stylina* puis le stade bilatéral de *Heliocoenia* avec allongement de la columelle et du calice et insertion de S3 dans le système latéral (Figure 3). Puis il propose un modèle conceptuel de plan d'insertion septale dans lequel toutes les formes de stylines sont intégrées comme étant dérivées d'un plan hexaméral (Figure 4).



**Figure 3** - Différentes phases du développement de *Heliocoenia* à *Stylina* selon Lafuste 1957. A: phase heliocoenide B: étape intermédiaire entre *Heliocoenia* et *Stylina*. C & D: jeunes calices.



**Figure 4** - Positions schématiques des cloisons: A. *Hexastylines* B. *Heliocoenia* C. *Decastylines* D. *Octostylines* E. *Pentacoenia*. (Lafuste, 1957)

Beauvais 1964 étudie *Heliocoenia* en considérant *Heliocoenia variabilis* de La Caquerelle (Suisse) figuré en 1864 et non celui de Valfin matériel type du *Heliocoenia* d'Étallon 1859. A partir de cette erreur nomenclaturale elle crée le nouveau genre *Alloiteaucoenia* synonyme objectif de *Heliocoenia* Étallon 1859. Elle présente trois espèces pour ce nouveau genre, *Alloiteaucoenia tumularis* (Alloiteau) non Michelin avec 20 cloisons et 40 côtes; *A ternodorensis* Beauvais avec le même nombre de cloisons et de côtes et *A. pentagonalis* (Michelin) avec 40 cloisons et 80 côtes. Elle crée également *Alloiteaucoenia (Kobycoenia)* distinguée d'*Alloiteaucoenia* par "l'absence de côtes intercalaires, la disposition de l'appareil septal étant la même". En décrivant le genre *Stylohelium* de Fromentel 1861 elle remarque que les polypiérites "sont disposés en bouquets et réunis par une large périthèque" composée de côtes et de dissépiments. Elle explique qu'"en section longitudinale la périthèque a un aspect tabulaire par des « faux planchers » qui sont « des expansions des murailles au début de chaque période de croissance ». Elle précise la symétrie radiaire pour *Stylohelium*.

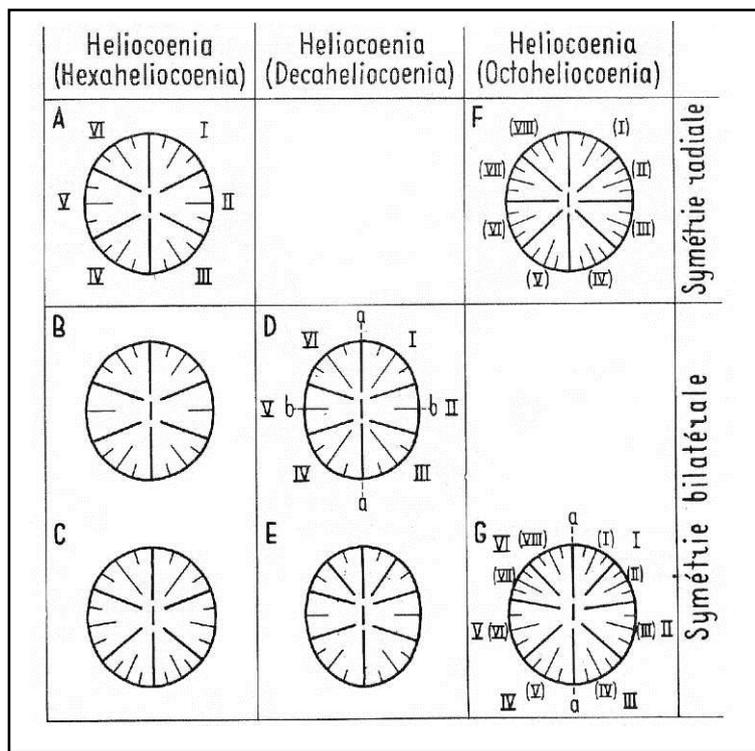
Morycowa 1964 introduit *Heliocoenia rozkowskiae* (p.40) comme une nouvelle espèce pour *Heliocoenia* du Néocomien des Carpathes (Pologne) Elle précise: "Les septes s'élargissent sur le bord du calice et se continuent en côtes assez courtes, bien visibles seulement en coupes transversales dans la plaque mince. Parmi les côtes qui apparaissent dans le prolongement des septes, on remarque des côtes intercalées appartenant aux cycles plus récents. Leur nombre est au moins deux fois plus grand que le nombre de septes, les côtes intercalées apparaissent non pas au bord du calice, mais à une certaine distance. La muraille est très épaisse, formée d'une stéréozone dissépimentale". Elle décrit et figure une exothèque formée de couches périodiques à structure tabulo-columnaire, concaves vers le bas ou parfois presque horizontales. Des dissépiments vésiculeux remplissent les espaces entre ces structures. En outre, elle mentionne que les côtes peuvent être remplacées par des granules. Elle donne la première description microstructurale de *Heliocoenia* et remarque que les costoseptes

présentent une ligne sombre médiane et sont constitués de trabécules inclinés probablement en système divergent.

Roniewicz 1966 n'accepte pas l'interprétation de Lafuste 1957 et décrit des *Stylina* selon les conceptions d'Alloiteau. Elle complète la description de *Heliocoenia* Étallon, 1859 en particulier sur la structure de la périthèque comprise comme une alternance verticale de couches trabéculaires et dissépimentales. Elle détaille la symétrie de *Heliocoenia*, expliquant en détail les nombreux types de symétrie aperçus par Koby 1881 pour ériger les trois sous-genres: *Hexaheliocoenia*, *Octoheliocoenia* et *Decaheliocoenia* (Figure 5). Elle ne dit rien sur la structure de la muraille.

En 1970 Starostina et Krasnov créent le nouveau genre : *Ironella* sur une espèce tithonique du Caucase avec les septes des premiers cycles bicunéiformes et épaissis, l'absence de la columelle et la périthèque constituée par des côtes et des dissépiments vésiculeux. Ils placent le genre dans la famille des Stylinidae.

Morycowa 1974 décrit chez *Heliocoenia orbigny* une symétrie radiale et une symétrie bilatérale marquée par l'allongement de la columelle et les septes rangés en systèmes hexaméraux égaux ou inégaux. Aussi, elle montre qu'en section transversale la microstructure d'un costo-septe, (y compris ce qu'on nommera plus tard une auricule) d'*Heliocoenia orbigny* est faite de centres de calcification alignés dans le plan médio-septal.



**Figure 5** - Différents types de symétrie présentés pour *Heliocoenia* par E. Roniewicz 1966.

En 1976, Roniewicz considère les symétries et leurs transitions dans une colonie comme les caractères les plus importants pour *Heliocoenia*. Elle divise *Heliocoenia* comme en 1966 en trois groupes; les *Heliocoenia hexaméraux* avec une transition vers les *Heliocoenia décaméraux* (*H. orbigny* Roniewicz); les *Heliocoenia décaméraux* avec une transition vers *Heliocoenia octoméraux* (*H. variabilis* Étallon) et les *Heliocoenia octoméraux* qui montrent une affinité avec les *Heliocoenia décaméraux* (*H. gracilis* Roniewicz et *H. corallina* Koby). Elle précise que les caractères comme la forme des cloisons, le type de connexion entre les cloisons et la columelle mettent ce genre dans la famille des Euheliidae.

Dans le même travail elle ajoute aussi divers caractères supplémentaires à la description d'*Ironella* Starostina et Krasnov 1970 comme la columelle rudimentaire rarement développée, la périthèque constituée par "couches vésiculeuses superposées, alternant avec les couches" trabéculaires et les microstructures septales néorhipidacanthés. Elle illustre la forme du bord interne des septes mais sans en formaliser la description.

Gabriel A. Gill 1977 présente une nouvelle microarchitecture et un nouveau terme, les *auricules*, pour désigner le gonflement périodique du bord interne des cloisons du deuxième cycle, présentant un aspect fourchu en section transversale. Cette microarchitecture et le type particulier de la fusion entre S1 et columelle chez *Stylina*, *Heliocoenia*, *Stylosmilia*, *Enallhelia* et *Goniocora*, le conduisent à proposer de regrouper ces genres dans un même taxon supragénérique.

Helena Eliášová 1981 accepte l'idée de limiter la famille des Stylinidae au groupe de genres possédant des auricules, matérialisant ainsi la proposition de Gill 1977.

Lathuilière 1989 recense 31 espèces nominales jurassiques pour *Heliocoenia* et 187 pour *Stylina*, 7 pour *Stylohelia*.

En 1992 Eliášová en étudiant des Scléactiniaires crétacés, explique que la périthèque d'*Heliocoenia* est formée par les vésicules alternant avec les couches trabéculaires qui se révèlent comme des lignes sombres autour des calices.

Beauvais 1994 consacre son dernier article à la révision d'*Heliocoenia* Étallon 1859. Elle met l'accent sur l'existence d'une double muraille avec deux (ou trois) anneaux dont le premier est parathécale et le second (voire le troisième anneau!) est (sont) septoparathécale (aux) constitué(s) de côtes intercalaires.

Elle considère que tous les types d'insertion septale s'organisent par une évolution logique à partir d'un plan hexaméral modifié par la symétrie bilatérale. Beauvais avait exprimé que la périthèque est formée de couches horizontales entre deux calices avec une microstructure colonnaire et les côtes sont constituées par les épines qui donnaient à la surface de la périthèque un aspect granulé. Elle montre une ligne centrale claire dans le milieu des cloisons avec deux flancs sombres qui sont constitués des trabécules qui divergent de la ligne médiane en section transversale. En section longitudinale, elle présente un dessin illustrant des trabécules organisés en un système divergent (*fan system*). Elle remarque que le genre *Heliocoenia* en raison de la structure de sa périthèque et de ses éléments radiaires peut être placé dans la famille des Agatheliidae L. & M. Beauvais 1975.

Enfin, elle propose un regroupement de nombreuses espèces sur la base de leur nombre de septes et de leur diamètre calicinal.

Löser 2000 recense 56 espèces nominales de *Stylina* pour le Crétacé, 12 pour *Heliocoenia*, 4 pour *Stylohelia*.

Löser 2007 explique que “*Stylina* et *Heliocoenia* sont des genres très similaires qui pourraient être distingués par leur type de columelle qui est styloforme, forte et isolée dans le genre *Stylina* et lamellaire, jointe aux cloisons du cycle primaire dans *Heliocoenia*. Il indique qu'il est parfois possible de trouver une colonie à calices montrant une columelle variable. Entre *Stylina* et *Heliocoenia* il existe des formes de transition qui rendent difficile l'attribution générique. Dans ce cas, l'attribution des genres à *Stylina* est en priorité.”

Roniewicz 2008 mentionne que la microstructure des éléments radiaires dans le sous-ordre des Stylinina est composée de trabécules monoaxiaux avec proéminences latérales qui produisent la granulation des faces latérales des septes.

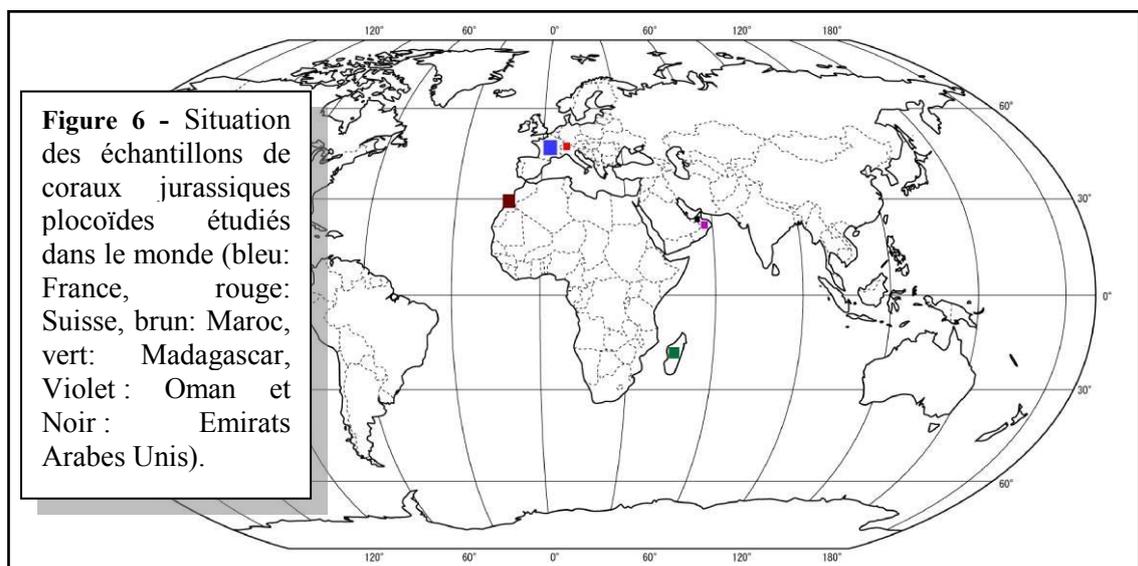
## CHAPITRE 2 : Matériel et Méthodes

### Matériel étudié

Depuis des années, un grand volume d'échantillons de fossiles a été collecté de différents pays, principalement par Bernard Lathuilière et Bertrand Martin-Garin (Thèse de Doctorat, 2005). Ils sont stockés dans les collections du laboratoire de UMR 7566 G2R (Université de Lorraine à Nancy). Parmi eux, les coraux plocoides jurassiques sont représentés par un grand nombre. Les exemplaires étudiés ont été choisis parmi eux. Ils sont originaires de différentes régions de France, de Suisse, du Maroc et de Madagascar (Figure 6). Au total, 81 échantillons ; 59 échantillons de différentes régions de France, 11 échantillons provenant de Suisse, 1 échantillon du Maroc et 10 échantillons de Madagascar ont été sélectionnés et 126 sections sériées avec 3798 photos et 161 lames minces avec 2013 photos ont été faites et étudiées. Ils constituent le matériel original principal de cette thèse.

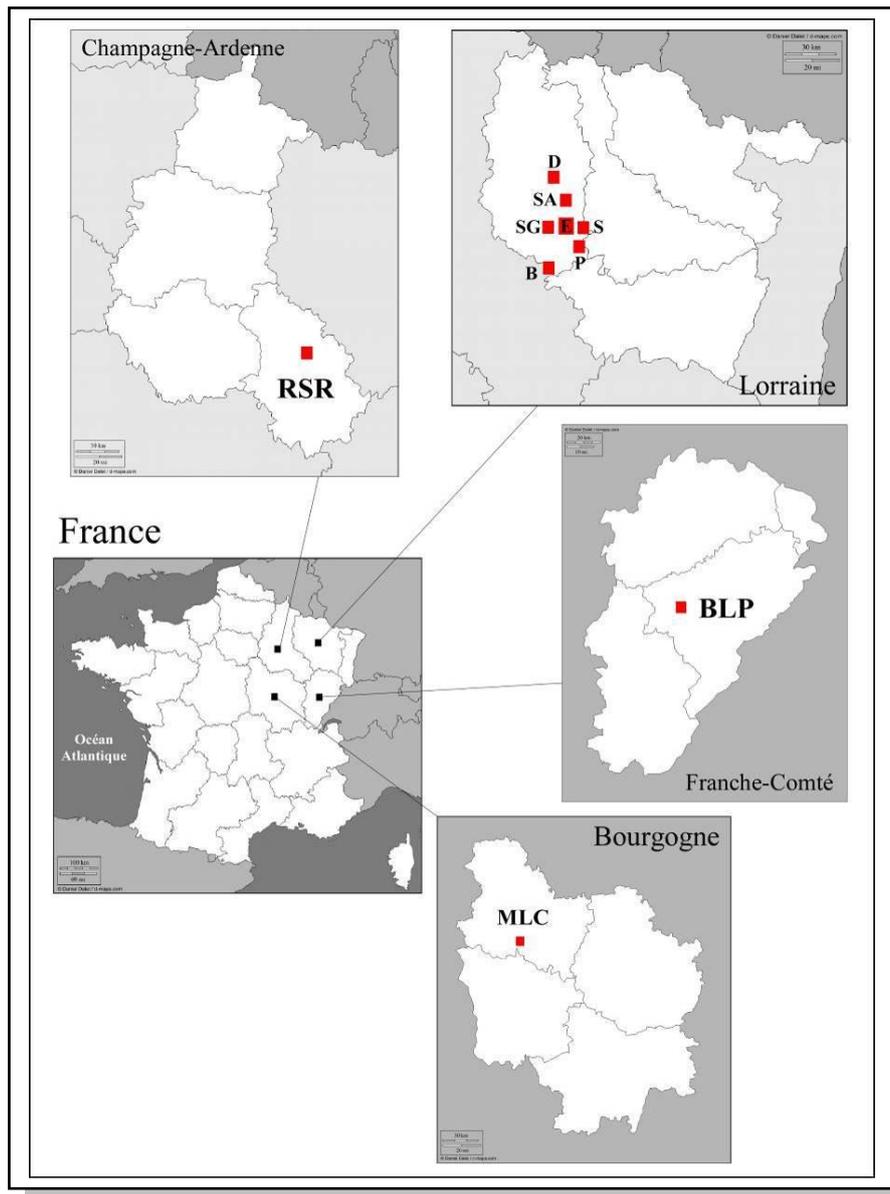
En complément, un séjour au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) a permis d'observer du matériel type ou figuré lié aux genres et espèces étudiés pour une meilleure compréhension nomenclaturale. J'ai aussi bénéficié d'observations et photos réalisées dans d'autres Musées par B. Lathuilière (Bonn, Londres, Stuttgart, Munich, Tübingen, Porrentruy) et j'ai ajouté les résultats des photos de trois lames minces d'Oman et 31 lames minces des Emirats Arabes Unis collectées par une compagnie pétrolière irakienne en 1956 et 1957 et stockées au *British Museum* (Londres, Angleterre) et présentées pour la première fois.

Les figures présentées dans la littérature ont aussi été considérées comme matériel d'étude pour la comparaison avec nos échantillons étudiés, Elles ont pu parfois être utilisées dans les analyses morphométriques.



## Coraux plocoides de France

Les échantillons collectés en France proviennent de Lorraine, de Franche-Comté, de Champagne-Ardenne et de Bourgogne (Figure 7, Tableau 1). Neuf échantillons pour l'étude des sections transversales sériées proviennent du site ANDRA de Bure (Meuse, Lorraine) et 36 échantillons pour l'étude de lames minces de différentes régions de Lorraine, 9 échantillons pour l'étude de lames minces de Franche-Comté, 4 échantillons pour l'étude des lames minces de Bourgogne et 1 échantillon pour l'étude de lames minces de Champagne-Ardenne sélectionné.



**Figure 7** - Localisation des affleurements en Lorraine, Champagne-Ardenne, Bourgogne et Franche-Comté. La localisation des échantillons étudiés est indiquée avec des carrés rouges dans chaque région. Lorraine ; B: Bure (PPA = puits principal d'accès), D : Dompcevrin, S: Sorcy-Saint-Martin, SA: Sampigny, E: Euville, SG: Saint-Germain-sur-Meuse, P: Pagny-sur-Meuse. Champagne-Ardenne, RSR: Roches-sur-Rognon. Franche-Comté, BLP: Bonnevaux-le-Prieuré. Bourgogne, MLC : Mailly-le-Château.

Les échantillons étudiés de France, leur région et les numéros sont les suivants:

	Région	gisement	n° échantillon	unité lithostratigraphique	âge	référence bibliographique
1	Lorraine	Bure	PPA1072E, 1073H, 1073I-E, 1073I-F, 1073AF, 1074A, 1074B, 1074C, 1074D, 1074F, 1074G, 1074T, 1074Z, BUR1	Calcaires crayeux de Gudmont	Oxfordien supérieur	Lathuilière <i>et al.</i> 2006
			PPA1094O	Oolithe de Saucourt	Oxfordien supérieur	
			PPA1054E, 1154E, 1154P, 1158	Calcaires à coraux de Foug	Oxfordien moyen	
2	Lorraine	Sorcy	SOR101, 125, 130, 132, 135, 145	Calcaires coralliens d'Euville	Oxfordien moyen	Carpentier 2004
3	Lorraine	Euville	EUV37, EUVB6	Calcaires coralliens d'Euville	Oxfordien moyen	Geister et Lathuilière 1991, Carpentier 2004
4	Lorraine	Pagny-sur- Meuse	PAG6	Calcaires coralliens d'Euville	Oxfordien moyen	Geister et Lathuilière 1991, Carpentier 2004 Martin-Garin 2005 Olivier <i>et al.</i> 2004
5	Lorraine	Saint- Germain- sur-Meuse	SGE5a, 10, E, d1b	Calcaires coralliens d'Euville	Oxfordien moyen	Carpentier 2004 Martin-Garin 2005
6	Lorraine	Dompcevrin	DOM, 1, 2, 9, 49	Oolithe de St.-Mihiel	Oxfordien moyen	Carpentier C., Lathuilière B. & Ferry S.2004
7	Lorraine	Sampigny	SAM	Calcaires coralliens d'Euville	Oxfordien moyen	-
8	Champagne- Ardenne	Roches-sur- Rognon	RSR L2 A	Oolithe de Doulaincourt	Oxfordien moyen	Carpentier 2004

9	Franche-Comté	Bonnevaux-le-Prieuré	BLP15b 28, 17Q, 22.27, 22.33, 22.44, 22.48, 20.2A, 20.12, 20.36	Oolithe corallienne de Pagnoz	Oxfordien moyen	Lathuilière et al 2005
10	Bourgogne	Mailly-le-Château	MLC, 3, 19	Complexe récifal supérieur	Oxfordien supérieur	Martin-Garin 2005

**Tableau 1** - Régions, gisements, numéros d'échantillons, lithostratigraphie âges et références bibliographiques des spécimens étudiés en France.

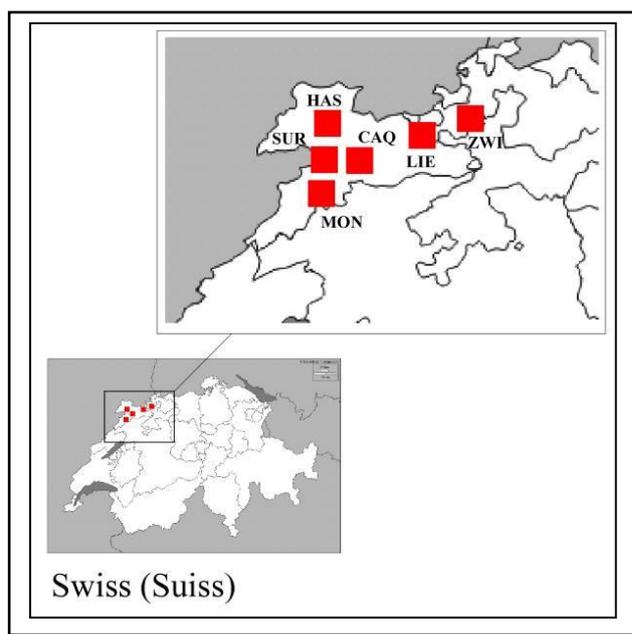
## Coraux plocoides de Suisse

Les échantillons de Suisse proviennent de la Caquerelle, Zwingen, Liesberg, Montfaucon (deux affleurements), Hasenburg et de Saint-Ursanne. Les échantillons ont été collectés dans le cadre de la thèse de B. Martin-Garin 2005, les détails de la localisation sur le terrain peuvent être retrouvés dans son mémoire (Figure 8, Tableau 2). Tous les spécimens mentionnés ci-dessous ont été préparés pour étude de lames minces.

Les échantillons étudiés et leurs régions sont les suivants:

	Région	gisement	n° échantillon	unité lithostratigraphique	âge	référence bibliographique
1	Suisse (Suisse Jura)	Caquerelle	CAQ, CAQ J, CAQ A	Formation St Ursanne	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005
2	Suisse (Suisse Jura)	Zwingen	ZWI	Formation St Ursanne	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005
3	Suisse (Suisse Jura)	Liesberg	LIE MTO, 16	Membre de Liesberg	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005
4	Suisse (Suisse Jura)	Montfaucon 1	MON	Formation St Ursanne	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005
5	Suisse (Suisse Jura)	Montfaucon 2	MON2, MON 3	Formation St Ursanne	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005
6	Suisse (Suisse Jura)	Saint-Ursanne	SURA3	Formation St Ursanne	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005
7	Suisse (Suisse Jura)	Hasenburg	HAS	Formation St Ursanne	Oxfordien moyen	Martin-Garin 2005

**Tableau 2** - Régions, gisements, numéros d'échantillons, lithostratigraphie, âges et références bibliographiques des spécimens étudiés en Suisse.



**Figure 8** - Localisation des affleurements suisses. Localités indiquées avec des carrés rouges dans chaque région. CAQ: Caquerelle, ZWI: Zwingen, LIE: Liesberg, MON: Montfaucon, SUR: Saint-Ursanne, HAS: Hasenburg.

### **Coraux plocoides du Maroc**

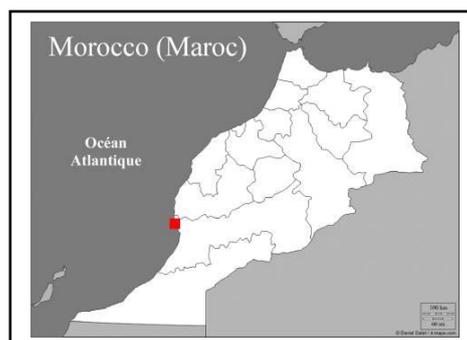
Les spécimens en provenance du Maroc ont été échantillonnés dans le cadre de la thèse B. Martin-Garin (2005) (Figure 9, Tableau 3). Cet échantillon est de la région du Cap Ghir et deux lames minces (une transversale et une longitudinale) ont été faites.

Les échantillons étudiés et leurs régions sont les suivants:

	Région	gisement	n° échantillon	unité lithostratigraphique	âge	référence bibliographique
1	Haut Atlas atlantique	Cap Ghir	CGH-E1 V	Formation Lalla Oujja	Jurassique supérieur (Oxfordien supérieur- Kimméridgien inférieur)	Martin-Garin 2005

**Tableau 3** - Régions, gisements, numéros d'échantillons, âges, lithostratigraphie et références bibliographiques des spécimens étudiés en Maroc.

**Figure 9** - Localisation des affleurements marocains du Cap Ghir (carré rouge).



## Coraux plocoides de Madagascar

Les spécimens de Madagascar ont été échantillonnés par B. Lathuilière (Lathuilière *et al.* 2002). Ces échantillons sont de la région de Betioky (Figure 10, Tableau 4). Ils ont été utilisés uniquement pour les études de lames minces.

Les échantillons étudiés et leurs régions sont les suivants:

	Région	gisement	n° échantillon	stratigraphie	référence bibliographique
1	Betioky	Ankotoboka	5-1, 6-22, 6-36, 37- 9	Calcaires du Bajocien-Bathonien	Lathuilière <i>et al.</i> 2002
2	Betioky	Mikaikarivo	24, 24A, 24B	Calcaires du Bajocien-Callovien	Lathuilière <i>et al.</i> 2002
3	Betioky	Ampasindava	45, 50	Calcaires du Bajocien-Bathonien	Lathuilière <i>et al.</i> 2002
4	Betioky	Anjambalo	51	Calcaires du Bajocien-Bathonien	Lathuilière <i>et al.</i> 2002

**Tableau 4** - Régions, gisements, numéros d'échantillons, âges et références bibliographiques des spécimens étudiés de Madagascar.

Tous les échantillons étudiés n'ont pas l'objet d'une localisation publiée. Aussi voici leurs coordonnées GPS :

Betioky, Madagascar (Dogger) :

- BET 5-1, Ankotoboka, BET6-22, Ankotoboka, BET6-36, Ankotoboka: S 23° 50' 36, E 44° 19' 214
- BET 37-9, BET 24, SE de Mikaikarivo : 23° 46' 830" ; 44° 19' 517"
- BET 24A, SE de Mikaikarivo : 23° 46' 830" ; 44° 19' 517"
- BET24B, SE de Mikaikarivo : 23° 46' 830" ; 44° 19' 517"
- BET 45, Ampasindava non strictement en place
- BET 50, près de Anjambalo : 23°, 47' 110" ; 44° 21' 895"
- BET 51, près de Anjambalo : 23°, 47' 110" ; 44° 21' 895"



**Figure 10** - Localisation des affleurements malgaches près de Betioky (carré rouge).

## Coraux plocoides d'Oman

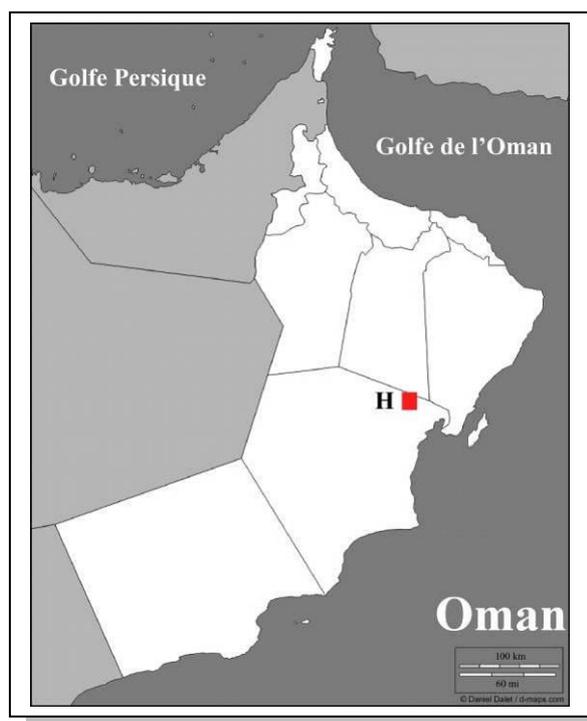
Les matériaux étudiés concernent des lames minces obtenues d'échantillons collectés en Juin 1956 par une compagnie pétrolière irakienne dans une région d'Oman, gisement Haushi (région de Huqf: Nord-est de la région de Al Wusta) (Figure 11, Tableau 5). Les lames minces sont conservées au *British Museum* (Londres – Angleterre). Elles ont été photographiées par B. Lathuilière et les photos ont été examinées en détail dans ce travail. En tout, trois photos de lames minces d'Oman ont été étudiées pour la première fois dans cette thèse.

Les échantillons étudiés et leurs régions sont les suivants:

	Région	gisement	n° échantillon	âge
1	Huqf	Haushi	R41307 ; R41308 ; R41320	Jurassique

**Tableau 5** - Régions, gisements, numéros d'échantillons et âges des lames minces étudiées d'Oman.

**Figure 11** - Localisation de l'affleurement d'Oman (carré rouge, H : Haushi).



## Coraux plocoides des Émirats Arabes Unis

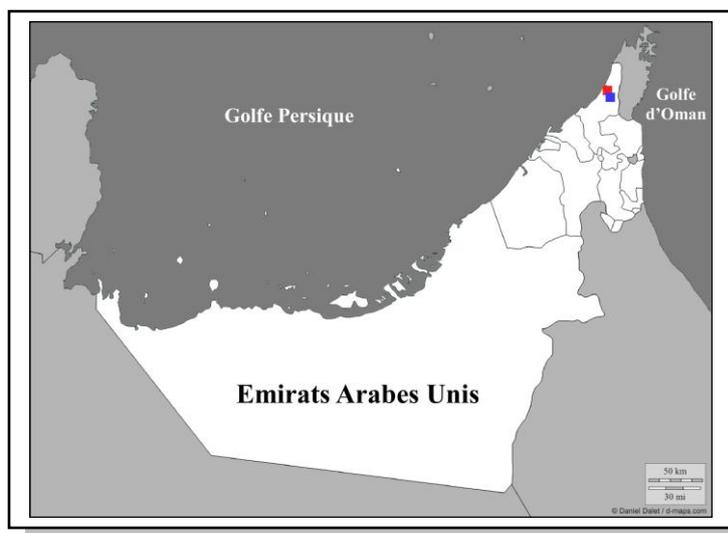
Une partie des matériaux étudiés, concernant 31 lames minces obtenues d'échantillons collectés en Décembre 1957 par une compagnie pétrolière irakienne de trois régions des Emirats Arabes Unis ; au sud ouest de la péninsule de Musandam (sud du détroit d'Ormuz, entre Golfe Persique et Golfe d'Oman - Ruus Al Jibal?) dans le Jibal Haghhab (Ras Al Khaimah : gisement Wadi Hagil et gisement S. de Wadi al Bih) (Figure 12, Tableau 6). Les lames sont conservées au *British Museum* (Londres – Angleterre). Sur les lames minces les

localités des échantillons ont été notées « Oman » mais les régions Wadi Haghil et Wadi al Bih, se trouvent désormais aux Emirats Arabes Unis (Maurer, F., R. Martini, *et al.* 2009). Il y a aussi des lames minces sans gisements précisés (Ruus al Jibal, Oman, Arabia) mais la date sur les lames minces (sur toutes les lames minces Dec. 1957) montre que peut-être ils proviennent des mêmes régions que les autres (Wadi haghil ou Wadi Bih) des Emirats Arabes Unis. Les lames minces ont été photographiées par B. Lathuilière et les photos ont été examinées et étudiées en détail pour la première fois dans cette thèse.

Les échantillons étudiés et leurs régions sont les suivants:

	Région	gisement	n° échantillon	âge
1	l'ouest-sud de Musandam péninsule – Jibal Haghhab	Wadi Hagil (Ras el Khaïmah)	R41865 ; R41871 a ; R41871 b	Jurassique
2	l'ouest-sud de Musandam péninsule – Jibal Haghhab	S. de Wadi al Bih (Ras el Khaïmah)	R41953a ; R41953b ; R41953c	Jurassique
3	l'ouest-sud de Musandam péninsule ?	Ruus Al Jibal ?	R41874 a ; R41900 a ; R41901 a ; R41902 a ; R41913 a ; R41927 a ; R41948 a ; R41948 b ; R41948 c ; R41948 d ; R41950 a ; R41961 a ; R41978 a ; R41978 b ; R41978 c ; R41983 a ; R41984 a ; R41987 a ; R41988 a ; R41989 a ; R41993 a ; R41993 b ; R41993 e ; R41994 a ; R41994 b	Jurassique

**Tableau 6** - Régions, gisements, numéros d'échantillons et âges des lames minces étudiées des Emirats arabes Unis.



**Figure 12** - Localisations des affleurements des Émirats Arabes Unis (carré rouge : Wadi Hagil et carré bleu : Wadi al Bih).

## Méthodes

Sections sériées transversales, sections orientées en lames minces, analyse des dimensions fractales et analyse par la transformée de Fourier elliptique sont les quatre méthodes d'analyse appliquées dans ce travail pour étudier et connaître la variabilité des caractères des coraux plocoides.

### Sections sériées transversales

L'étude des sections sériées est un moyen utile pour connaître les structures et microarchitectures de nombreux groupes fossiles comme les vertébrés, les brachiopodes, les foraminifères, les coraux etc... Chez les coraux, en plus de son aide pour la reconnaissance des caractères structuraux et microarchitecturaux, cette méthode révèle indirectement le développement ontogénique du corail et de ses éléments structuraux depuis les premières étapes de la formation du polypiérite. Neuf échantillons ont été préparés de cette façon, et les sections ont été faites à la main. Les échantillons, tous Lorrains, sont les suivants: Bure, PPA1073i-E, PPA1073i-F, PPA1073AF-D, PPA1074F, PPA1074T, PPA1074Z, PPA1094O, PPA1140AQ; Dompcevrin, DOM

Cette méthode présente l'inconvénient d'être destructive, l'échantillon est complètement perdu, aussi est il nécessaire de prendre les précautions pour conserver les informations potentiellement nécessaires après analyse. Le protocole est le suivant.

1. Les caractères visibles des échantillons, doivent être préalablement mesurés et photographiés. Une autre façon intéressante de conserver et d'enregistrer les caractères visibles ou superficiels de l'échantillon est de réaliser un moule de l'échantillon (non réalisé ici).

Des paramètres d'une colonie comme largeur, hauteur, longueur peuvent être mesurés. D'autres caractères comme l'éminence des calices sur la surface de la colonie, la forme des calices, les distances entre calices, l'existence ou l'absence de la columelle et sa forme, l'état des côtes entre les calices et ont été étudiés pour chacun des échantillons utilisés avant d'entreprendre les sections sériées transversales. Les échantillons ont été photographiés sous différentes directions.

Pour obtenir de bon résultats avec des coraux coloniaux, il faut penser à trouver des calices bien préservés, bien remplis par de la micrite. La micrite crée en effet un contraste avec les éléments structuraux.

2. Après avoir choisi la surface et la première coupe de l'échantillon, on peut aviser sur la nécessité de changer la direction de coupe, de changer d'échantillon ou de poursuivre l'étape suivante. Si la surface sectionnée est composée de calices jeunes et adultes remplis de matrice, on peut passer à l'étape suivante. Mais, si beaucoup d'adultes sont cristallisés et les jeunes ou certains d'entre eux sont remplis de matrice, il est préférable de changer de surface ou d'échantillon parce que les calices cristallisés arrêteront nos sections. L'échantillon doit être coupé au moins selon deux faces parallèles, l'une distale, l'autre proximale.

3. Un repérage est effectué à la scie sur deux faces perpendiculaires verticales de façon à pouvoir replacer les différentes sections sur une même verticale.

4. L'étape suivante est le polissage de la surface proximale. Dans cette étude, les premières sections ont toujours été faites à la scie et les sections sériées ont été effectuées à la main par frottement de la surface coupée sur les poudres abrasives fines carborundum № 12.

5. La distance entre chaque section doit être mesurée. Cela est réalisé par soustraction des épaisseurs avant et après polissage.

6. Après chaque section, les photos sont prises de la surface générale et chaque calice. Les photos ont été prises avec une binoculaire (Olympus SZH) équipée de caméra numérique (DP10) et sont enregistrées en mode JPEG. Repasser à l'étape 4 autant de fois que nécessaire.

7. Les meilleurs sections de calices bien remplis par de la matrice sont sélectionnés et à l'aide de logiciel CANVAS9® les contours sont tracés entre la matrice et le squelette. Ces contours ont été tracés manuellement pour éviter les mauvaises interprétations possibles d'un seuillage automatique.

8. Ces contours qui représentent l'interface squelette-porosité, dessinent une ligne lobée complexe et fermée. La surface délimitée par cette ligne est remplie en noir. Le dessin produit est enregistré sous forme d'une image binaire BMP qui sert de base à l'analyse des dimensions fractales et à l'analyse par la transformée de Fourier elliptique.

## **Lames minces**

161 lames minces ont été réalisées sur 77 échantillons afin de déterminer et d'étudier en détail la variabilité structurale et microstructurale des coraux plocoïdes.

Avant d'être coupés, tous les spécimens ont été étudiés et tous les caractères visibles de leur surface ont été observés, leurs dimensions ont été mesurées. Des photos ont été prises sous divers angles en vue générale et en zoom afin de montrer leurs détails. Les sections ont été orientées autant que possible selon les plans transversaux et longitudinaux par rapport aux axes de croissance des polypiérites. Des sections obliques sont toujours possibles. La préparation des lames minces a été faite au laboratoire de lithopréparation. (<http://www.lames-minces.uhp-nancy.fr/>) sous la direction de C. Demeurie.

Les lames minces ont été étudiées en détail, pour les caractères spécifiques et génériques, les structures et microstructures, la variabilité et les caractères morphométriques. Environ 2013 photos ont été prises à partir de ces lames minces.

## **Analyse Fourier Elliptique**

L'analyse Fourier elliptique permet l'analyse de contours fermés en considérant que chacun d'eux est la composition de diverses fonctions périodiques. De telles analyses se sont largement développées ces dernières années (Kaesler et Waters, 1972 ; Anstey et Delmet, 1973 ; Christopher et Waters, 1974 ; Verrecchia *et al.* 1996 ; Dommergues *et al.* 2003 ; Bachnou et Boughdiri, 2005 ; Courville *et al.* 2007). Des applications paléontologiques n'ont pas encore été publiées concernant les coraux. Une première exploration a été tentée ici. Le logiciel SHAPE, simple et pratique, a été utilisé pour la décomposition du signal en plusieurs

harmoniques. Les résultats sortant de cette analyse peuvent être récupérés par un simple logiciel statistique pour présentation finale dans un graphe.

La description détaillée du protocole de cette méthode, et du matériel utilisé est présentée dans le chapitre de paléontologie quantitative (p.219) qui présente dans son entier un caractère assez méthodologique.

### **Analyse des dimensions fractales**

Depuis quelques années l'analyse des dimensions fractales a été appliquée pour l'analyse de formes compliquées de différents organes vivants (Nonnenmacher *et al.* 1994 ; Losa *et al.* 1997 & 2002) ou d'animaux ou de plantes (Smith Jr. *et al.* 1989 ; Sedlak *et al.* 2002 ; Morse *et al.* 1985 ; Vlcek et Cheung 1986). Martin-Garin *et al.* 2007 ont présenté et appliqué cette méthode d'analyse à des coraux.

L'analyse des dimensions fractales est une méthode morphométrique qui permet de quantifier et caractériser par seulement deux chiffres les polypiérites d'un corail aux niveaux calicinal et septal (Martin-Garin *et al.* 2003, Martin-Garin, 2005; B. Martin-Garin *et al.* 2007). Ces auteurs décrivent complètement cette méthode et l'utilise pour comparer quelques espèces de coraux jurassiques et récentes. Dans ce travail, cette méthode a été automatisée grâce à un logiciel Xfracdim (version pour linux) réalisé par Bruno Lathuilière, ce qui a permis le traitement rapide de nombreuses images et de mieux préciser les rapports entre les morphologies observées et les quantifications obtenues.

Une description plus détaillée du protocole de cette méthode, et du matériel utilisé est donnée avec les résultats obtenus dans le chapitre de paléontologie quantitative (p.219) qui présente dans son entier un caractère assez méthodologique.



## CHAPITRE 3 : Description des caractères

---

### Introduction

L'objectif principal de cette partie est de connaître la variabilité des différentes structures, microstructures et microarchitectures pour savoir si l'on peut regrouper ou classer les genres ou espèces en groupes homogènes selon ces caractères.

Dans cette étude, j'ai essayé d'observer et de classer les caractères morphologiques des différents coraux plocoides et de comprendre leur variabilité avec davantage d'attention qu'il n'y est prêté d'ordinaire. Outre les nombreux caractères structuraux, microstructuraux et microarchitecturaux ou caractéristiques connues de ces coraux seront présentés pour la première fois des termes nouveaux en rapport avec la notion d'auricule.

Un autre nouveau point d'intérêt en termes de morphologie concerne la forme des chambres inter-septales. Au cours de mes études sur les coraux plocoides, j'ai trouvé que cette forme de la marge calicinale entre les cloisons est variable selon les genres et les espèces et elle pourrait être utilisée comme un caractère d'identification spécifique. Parfois, une forme mixte de deux types de chambres inter-septales a pu être observée dans un calice, mais dans la majorité des cas le type en est uniforme ou presque uniforme.

Les caractères principaux de la structure et de la microstructure des coraux plocoides comme les cloisons, les systèmes et la symétrie de l'appareil septal, la muraille, les auricules, l'endothèque, la périthèque, la columelle et leur variabilité seront discutés ci-dessous.

### Septes et auricules

Dans les coraux, les septes *s. l.* sont l'une des structures les plus importantes qui divisent la cavité du corps (cavité gastrovasculaire) du polype, suivant la disposition des mésentéries ou cloisons molles (Wells, 1956). La fonction des septes *s.l.* ou cloisons calcaires est de soutenir et de diviser les mésentéries (Wells, 1956). Les septes peuvent être abordés sous différents aspects: arrangement spatial, développement et forme. Dans ce paragraphe j'aborderai surtout ce dernier point, et les données principales concernant l'arrangement spatial. Les questions concernant le développement seront abordées avec les investigations propres à chaque taxon.

La forme des cloisons en section transversale, leur longueur et leur épaisseur, leur ornementation sur les faces latérales et au bord interne et leur relation avec certaines structures remplissant la cavité du corps comme les autres septes, les planchers (*tabulae*) et la columelle sont à connaître dans leurs modalités et leur variabilité.

Certaines modalités sur la morphologie transversale et longitudinale des cloisons sont présentées ici, fondées sur de nombreuses années d'études de différents auteurs et enrichies par la présente étude.

### Systèmes et symétries des septes

Dans les Scléactiniaires, l'arrangement des septes dans le calice suit l'arrangement des mésentéries (Wells, 1956). Selon Wells (1956, p. 369), l'arrangement septal chez les Scleractinia commence toujours par les six premiers septes (6 S1). L'insertion des autres cycles se fait après la création des S1 et en cycles de 6 S2, 12 S3, 24 S4, 48 S5 et plus...en ordre dorsoventral. En acceptant que les Scleractinia commencent toujours leur développement

par 6 septes, on peut s'interroger sur les formes pentamérales, octamérales, décamérales et les modalités de leur développement.

La symétrie dominante peut être radiale, caractérisée par le rangement des septes radialement, dans le calice par rapport à l'axe central et définissant des secteurs égaux en angle et en nombre de septes. Les secteurs délimités par les S1 sont traditionnellement nommés des systèmes et la symétrie radiale peut se décliner selon le nombre de systèmes. Le système le plus courant est hexaméral (6 systèmes). Mais j'ai rencontré des symétries octamérale (8), décamérale (10) rarement heptamérale (7) ou enneamérale (9) et plus.

Une symétrie bilatérale peut apparaître, par rapport à un plan axial qui passe au milieu de la columelle aplatie, lamellaire, comprimée et divise le calice en deux parties. Ce type de symétrie peut apparaître aussi par l'allongement des polypiérites ou l'inégalité des systèmes, les systèmes différant les uns des autres par le nombre de leurs septes et leur valeur angulaire.

### Longueur des septes et arrangement septal

La longueur des septes des différents cycles est l'un des caractères les plus stables dans chaque espèce. Accompagné d'autres caractères, il permet l'identification d'espèces, de genres voire de taxons de niveaux supérieurs. Dans un calice les septes de premier cycle sont souvent plus longs que ceux des autres cycles. Parfois, les septes de deuxième cycle viennent à se développer comme ceux du premier cycle (chez *Heliocoenia*). Il est donc important de bien identifier le type de symétrie axiale: hexaméral, octaméral ou décaméral (ou autres symétries plus rares). Les septes de troisième et quatrième cycles sont toujours plus courts que S1 et S2. Dans une espèce il faut toujours considérer un intervalle de variation de la longueur pour chaque cycle. Cet intervalle est restreint à l'intérieur d'une espèce et a fortiori à l'intérieur d'une colonie. Entre deux espèces et aussi entre les genres, il y toujours une gamme différente de longueurs.

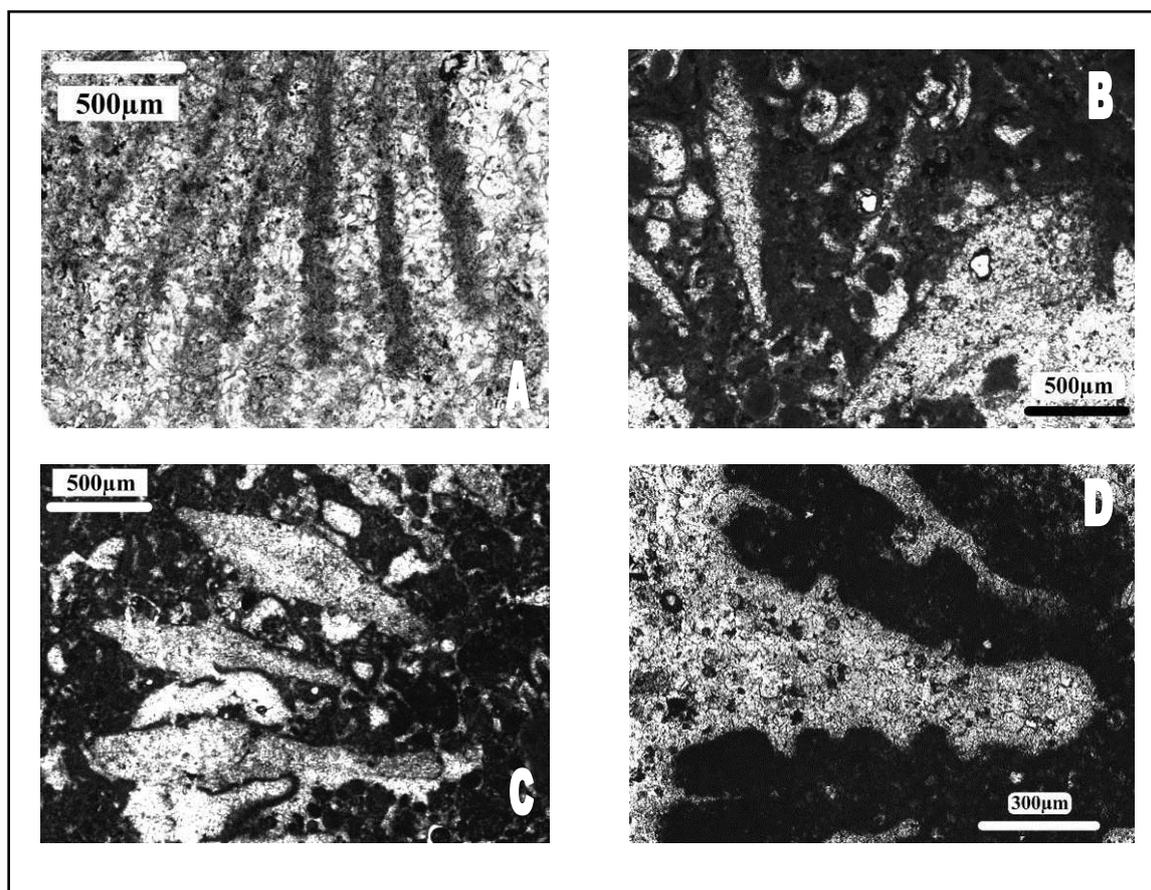
### Epaisseur des septes

L'épaisseur des septes comme la longueur des septes est un caractère fixe chez les espèces avec des changements de faible amplitude. Les septes de premiers cycles sont toujours plus épais que ceux d'autres cycles. Dans un polypiérite comme dans une colonie, la plupart des septes de chaque cycle ont la même épaisseur.

En section transversale, les cloisons non-ornées et ornées peuvent être dites *isopaques*, cunéiformes ou atténuées, bicunéiformes. Les septes isopaques, ont généralement deux faces parallèles ou presque parallèles (Tableau 7 ; Figure 13A). Les septes cunéiformes n'ont pas de partie costale distincte et s'amincissent vers le centre calicinal (Tableau 7). Les septes bicunéiformes sont des costo-septes qui s'amincissent régulièrement à partir de la zone murale (Tableau 7 ; Figure 13B & C). La longueur de chaque partie peut être différente.

Type des cloisons	Cloisons en section transversale	
	Inerne	Ornementé
Isopaque		
Cunéiforme / atténué		
Bicunéiforme		

**Tableau 7** - Différentes formes des cloisons et ornementation des faces latérales.



**Figure 13** - Types des septes. **A**: septes simples *Styliina* aff. *ceriomorpha* Alloiteau 1958, (Betioky, Madagascar, BET 6-22); **B** & **C**: septes *s.l.* bicunéiformes, **B**: *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889, (Dompcevrin, Lorraine, France – DOM 49). **C**: *Styliina girodi* Étallon 1859, (Bure, Meuse, Lorraine, France - PPA1074 G). Les côtes du S1 d'*Ironella* sont plus épaisses par rapport à *Styliina*. La muraille est paraseptothécale chez *Styliina*. **D**: Septes ornés de granules sur ses faces latérales, *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889, (Dompcevrin, Meuse, Lorraine, France - DOM 49-1). Les granules semblent être organisés régulièrement sur l'une des deux faces.

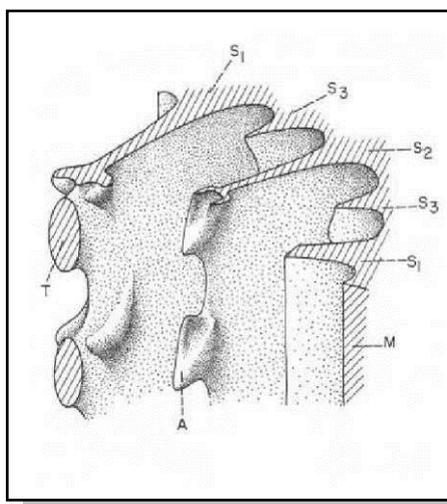
### Ornementation des faces latérales

Certaines formes de septes observées en sections sériées ou en lames minces sont simples, sans ornementation sur les faces latérales (Tableau 7 & Tableau 8 ; Figure 13A), je les nomme ici septes *inermes*. Qu'ils soient inermes ou ornementés, les septes peuvent posséder ou non des auricules. L'ornementation de la face latérale des cloisons tient à la saillie des axes trabéculaires vers l'extérieur des faces cloisonnaires. Ces projections d'axes trabéculaires peuvent apparaître sous forme de granules ou d'épines (Tableau 7 & Tableau 8 ; Figure 13D). Les granules ou épines peuvent prendre des dispositions en rangées ou irrégulières (Figure 13D). Ces ornementations sont généralement visibles quand la préservation de leur forme est réalisée par de la micrite. En profondeur, sous les derniers planchers, la diagenèse (cimentation et transformation en sparite) masque souvent cette ornementation et il est difficile d'en établir la nature.

## Ornementation du bord interne

Chez les coraux plocoides, au bord interne des septes, des ornements ont été reconnus de longue date par différents auteurs (e.g. Koby 1889) mais la notion d'auricules a été introduite pour la première fois par Gill 1977 fondée sur le terme latin d'*auricula* (petite oreille) pour désigner une ornementation longitudinalement en forme de « Y » et périodique et transversalement fourchu à la marge interne des deuxième cycles de cloisons (Figure 14). Même s'il ne fait pas de cette structure, prise seule, une stricte synapomorphie des Stylinidae il propose son utilisation dans le regroupement des coraux possédant cette même structure d'auricule (Figure 15).

Il est nécessaire de mentionner que nous appelons ici toutes les ornements de la marge intérieure des cloisons «auricules» à partir du moment où elles montrent longitudinalement un caractère périodique.



**Figure 14** - Schéma conceptuel 3D des septes et des auricules (Gill, 1977). La reconstruction des auricules au bord interne des septes. S1: septes du cycle primaire. S2: septes du deuxième cycle. S3: septes du troisième cycle. A: auricule. M : muraille. T : tigelle.

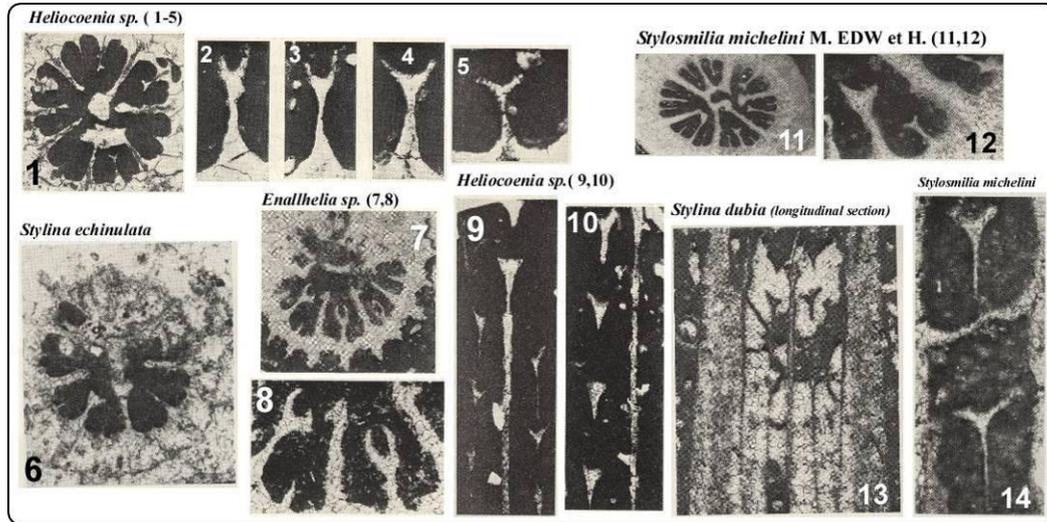
Là aussi, en profondeur, sous les derniers planchers, la diagenèse (cimentation et transformation en sparite) masque souvent la forme précise des auricules et il est plus difficile d'en établir la nature qu'en surface, lorsqu'ils sont moulés par la micrite. Comme nous le verrons par la suite, la diagenèse peut provoquer certains changements à la marge des cloisons et des auricules, mais elle préserve généralement la forme des cloisons ou auricules avec parfois certaines exagérations (Figure 18E & F).

J'introduirai ci-après une double nomenclature pour la forme des auricules selon que l'on considère leur section transversale ou leur volume.

L'ornementation du bord interne telle qu'on l'aperçoit en section transversale revêt plusieurs modalités: rhopaloïde ou claviforme, podoïde (en forme de pied), en forme de T, fourchue, lancéolée, losangique et flabelloïde.

Les formes rhopaloïdes ou claviformes représentent potentiellement des sections d'auricules (Figure 13C & D; Figure 18A, E & F). Mais elles peuvent aussi en être indépendantes. Dans d'autres groupes de coraux de telles morphologies existent mais ne correspondent à rien de

longitudinalement périodique (e.g. Montlivaltiidae). Quand elles sont liées à des auricules, ces sections correspondent à un passage de section particulier par exemple à la base d'une auricule (Figure 18E, F & H). Cela signifie qu'il faut prendre en compte, toujours toutes les sections disponibles de bords internes pour se faire une idée des volumes et parvenir à des résultats acceptables.



**Figure 15** - Différentes variations de septes et leurs ornements à la marge interne des cloisons (*auricule*) dans Gill 1977. **1-5**: *Heliocoenia sp.* **1** : section transversale de *Heliocoenia sp.* **2-5**: la variabilité de différentes auricules chez *Heliocoenia sp.* **6**: coupe transversale de *Stylina echinulata* et variabilité des cloisons. **7 & 8** : *Enallhelia sp.* **7**: cloisons et auricules d'*Enallhelia sp.* **8**: Détail des auricules d'*Enallhelia sp.* **9 & 10**: coupe longitudinale de *Heliocoenia sp.* et forme des auricules en section longitudinale. **11 & 12**; *Stylosmilia michelini* E. & H. **11**: coupe transversale de *Stylosmilia michelini* M. Edw. & H. **12**: Détail des auricules de *Stylosmilia michelini* E. & H. **13**: *Stylina dubia* section longitudinale. Forme des auricules en section longitudinale. **14**: *Stylosmilia michelini* en coupe longitudinale et forme de ses auricules.

Type de bord interne des cloisons	Cloisons en section transversale	
	Inerne	Ornementé
Rhopaloïde ou claviforme		
Podoïde		
En forme de T		
Fourchu		
Lancéolé		
Losangique		
Flabelleïde		

**Tableau 8** - Différentes formes de bord interne des cloisons et ornementation des faces latérales. On peut très bien observer un septé bicunéiforme auriculé mais dans ce tableau pour éviter trop de redondances, les formes des auricules et des ornements des bords latéraux des septes ont été considérés seulement sur des septes isopaques.

Les sections dites *podoïdes* (Tableau 8; Figure 20A) miment le pied d'un homme, avec un gonflement et des allongements terminaux dissymétriques. Ce type d'auricule est connu depuis longtemps et a été figuré dans de nombreuses études par les auteurs. Ces sections posent des problèmes d'interprétation très proches des sections rhopaloïdes en ce sens qu'elles ne sont pas nécessairement liées à des auricules.

Les sections *en forme de "T"* (Tableau 8 ; Figure 18B) sont un ornement de la marge interne des cloisons qui mime la lettre «T».

Les sections *fourchues* (Tableau 8; Figure 14; Figure 15 ; Figure 17 ; Figure 18A) sont les formes typiques décrites par Gill 1977, elles s'observent selon lui particulièrement dans le deuxième cycle de cloisons. Dans son article, il présente néanmoins quelques ornements fourchus dans le premier cycle de certaines espèces (e.g. Figure 15 (1-5), Figure 15 (7&8)).

Les sections *lancéolées* sont interprétées comme des sections d'*auricule hastiforme*, forme particulière d'auricule qui sera définie plus loin.

Les sections *losangiques* sont interprétées comme des sections d'auricules particulières rencontrées généralement dans la famille Rhipidogyridae et en particulier, pour les formes plocoides, dans le genre *Ironella* (Figure 20F). Elles peuvent aussi résulter de sections particulières dans d'autres familles, par exemple dans les genres *Stylina* (Figure 20D) ou *Pseudocoenia*.

Les sections *flabelloïdes* présentent une forme d'éventail large; elles sont interprétées comme les sections losangiques, (Tableau 8 ; Figure 17 ; Figure 18D & G ; Figure 20C & E-H ; Figure 22C ; Figure 32A ; Figure 34D & E) mais elles sont plus spécifiques des Rhipidogyridae.

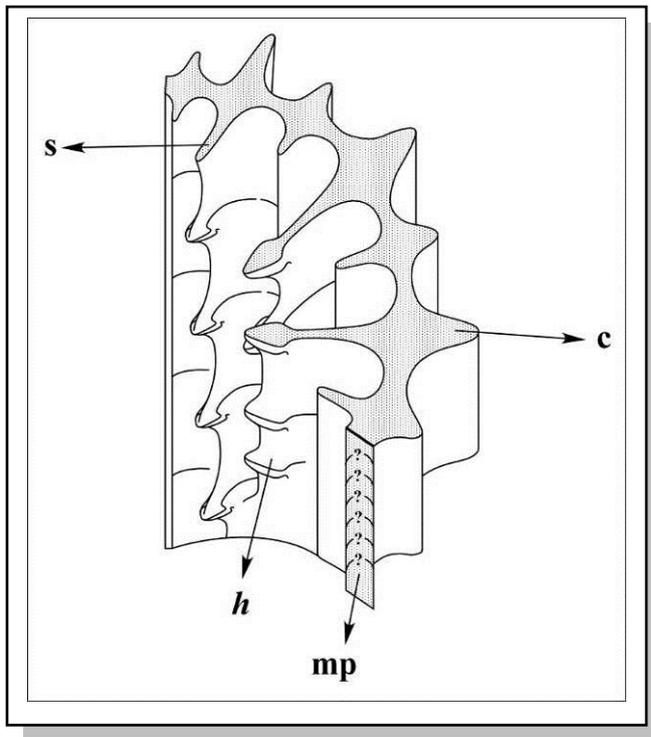
L'étude des sections a conduit à distinguer à côté des auricules typiques de Gill 1977 ici nommées *koutaliformes* des ornements qui appellent un vocabulaire spécifique pour identifier des structures 3D particulières partageant avec les auricules typiques la propriété d'être disposées périodiquement le long du bord interne.

### *Auricules hastiformes*

Ce nouveau type d'auricule a été observé pour la première fois au cours de l'étude des sections sériées dans l'une des espèces de *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Lorraine, France) (Planches XXI-XXIV ; Planches 38-40; Figure 18C). Ce type particulier d'auricule est situé au bord interne du premier cycle des cloisons qui n'atteignent pas l'axe du calice. Le second cycle est toujours sans auricules et son bord interne n'est pas ornementé (Figure 16). Dans les sections sériées ce type d'auricules peut être vu de la première étape du développement dans les calices jeunes aux étapes bien développées chez les adultes. Au vu de sa forme lancéolée en section transversale, je propose le nom d'*auricule hastiforme* (du latin *hasta*: lance;). En section longitudinale, Il ne se produit que dans le premier cycle des cloisons, mais pas au même niveau selon les septes (Figure 16 ; Figure 18C). Dans de nombreuses sections sériées, ce type d'auricule n'existe qu'au bord interne de quelques cloisons. L'existence d'*auricules hastiformes* au bord interne de l'ensemble des S1 et au même niveau est rare. La disposition spiralée des auricules proposée par Gill 1982 pour les Stylines est aussi envisagée ici pour les *auricules hastiformes*. La/les fonction(s) des *auricules hastiformes* comme des auricules en général reste(nt) inconnue(s) pour le moment. Mais il est possible qu'elles soutiennent certains organes mous du corps.

Les auricules hastiformes peuvent s'observer chez quelques autres espèces de *Pseudocoenia* mais simplement en section transversale et je n'ai pas trouvé assez d'évidences en sections longitudinales. Les sections lancéolées peuvent aussi se voir chez *Stylina* (Figure 18E & F)

mais l'examen général des bords internes des septes va révéler que cette forme peut n'être qu'une section exceptionnelle d'une auricule non hastiforme de *Stylina*. Les auricules hastiformes de forme générale lanceoïde mais de différentes tailles peuvent être observées selon les différentes espèces d'un genre. Dans un calice adulte la plupart des auricules hastiformes sont presque de même taille et même forme mais dans une colonie en fonction de la taille des polypierites, elles peuvent être différentes.

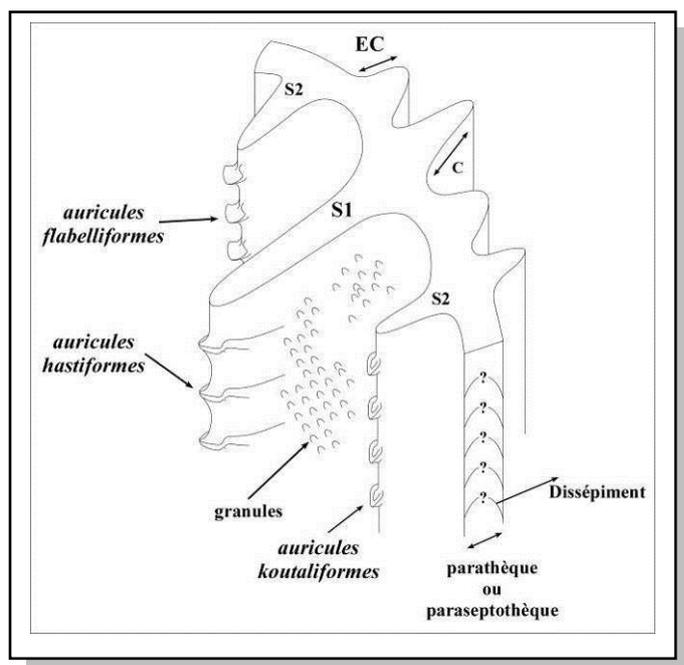


**Figure 16** - Présentation schématique d'auricules hastiformes. *h* : auricule hastiforme ; *s* : septe ; *c* : côte ; *mp* : muraille parathécale.

### *Auricules flabelliformes*

Dans la famille des Rhipidogyridae, le genre *Ironella* présente des ornements particuliers *flabelliformes* (du latin *flabellum*: éventail) sur le bord interne de ses cloisons. Dans son étude sur la microstructure rhipidogyride d'*Ironella*, Roniewicz 1976 illustre cette forme particulière d'auricule (Figure 19). Ces *auricules flabelliformes* également observées dans cette étude-ci (Tableau 8 ; Figure 17 ; Figure 18D&G, Figure 20C & E-H, Figure 25C, Figure 32A, Figure 34D&E) peuvent être séparées en deux catégories selon leur forme en section transversale: losangique ou flabelloïde. Dans les sections longitudinales elles apparaissent losangiques et à distances égales (Figure 20E&H). Dans certaines sections longitudinales et en vue latérale, elles semblent obliques (Figure 17 ; Figure 20H). Chez certains spécimens d'*Ironella*, certains calices munis d'auricules flabelliformes au sein d'une même colonie montrent en section transversale, un type particulier d'auricule au bord interne des septes de premier et deuxième cycles, en deux formes plus (Figure 20G) ou moins (Figure 20C) gonflées mimant le contour d'une cuiller. Au bord des septes de deuxième cycle elles sont normalement moins gonflées que pour le premier cycle ou lancéolées. En section longitudinale, elles apparaissent losangique et à distances égales et comme les auricules flabelliformes (Figure 20H). En outre, les auricules à section en cuiller et losangique ont été

observées dans certaines sections avec des auricules à section flabelloïde. Aussi, ce type de section losangique a été observé chez une *Stylina* de Bure et dans quelques sections sériées de ce genre (Figure 20D). Il est difficile d'établir si ces sections transversales en cuiller des auricules chez *Ironella* et *Stylina* résultent de plans de coupes particuliers d'auricules typiquement Stylinides ou bien si elles correspondent à des auricules flabelliformes exceptionnelles. A mon avis, la première hypothèse est plus probable. D'autre part, si ce sont des auricules flabelliformes exceptionnelles, elles peuvent être le signe de la relation certaine de proximité entre ces deux familles.



**Figure 17** - Schéma de la structure détaillée de la muraille et des auricules chez un corail plocœide. S1: Septe du cycle primaire, S2: Septe de deuxième cycle, C: côte, EC: exocôte.

### *Auricules koutaliformes*

Le terme “*auricule*” proposé par Gill 1977, présente une forme d’ornementation au bord interne de deuxième cycle des septes qui apparaît fourchue en section longitudinale comme en section transversale (Figure 14). Le mot *auricule* signifie en latin : petite oreille, Il désigne donc cette microarchitecture d’une façon suffisamment peu explicite pour qu’on puisse le considérer comme un terme général utile pour nommer toutes les ornementsations qui apparaissent de façon périodique au bord interne des septes de tous les cycles, quel que soit leur aspect en volume. Donc, je décide de proposer le nom d’« *auricule koutaliforme* » (en Grec κουταλι: cuiller) pour faire référence à son aspect en volume et sa concavité vers le haut. Comme Gill 1977 l’a montré cette microarchitecture est comme une petite cuiller installée obliquement vers le bas au bord interne des septes (Figure 15). En fait, c’est la concavité de cette ornementsation qui produit la forme fourchue de cette auricule en section transversale et en section longitudinale. Au premier cycle Gill montre des lobes gonflés des deux côtés des septes qu’il appelle aussi des auricules (Figure 15). Ce type d’ornementsation ne s’observe pas chez les échantillons étudiés et peut-être ces sections en T sont elles associées aux tigelles.

L'auricule koutaliforme peut s'observer dans la famille des Stylinidae chez les genres *Heliocoenia*, *Stylina* et rarement chez *Pseudocoenia*.

Bien que Morycowa 1974 illustre par un dessin la microstructure d'une auricule faite de deux ou trois trabécules centrés, les résultats des lames minces étudiées de différents genres et espèces de coraux plocoides ne montrent pas d'évidences claires des microstructures d'auricules. Dans la plupart des auricules, la microstructure est indistincte. Ainsi, la microstructure de l'auricule reste inconnue jusqu'à ce jour.

La variabilité des différents septes et auricules est illustrée et expliquée dans les tableaux pour chaque espèce décrite dans ce travail au chapitre paléontologie systématique. En section transversale, ces larges gammes de variabilité montrent parfois la forme typique présentée (Tableau 7 & Tableau 8) mais parfois un mélange de formes moins typiques. Ainsi, pour chaque espèce, la forme des cloisons en section doit être décrite mais la conception globale des volumes doit prendre en compte la forme dominante des sections, l'agencement périodique possiblement en spirale des auricules et la localisation des plans de coupe.

## Relation des septes aux autres structures squelettiques

Les septes sont en relation avec des structures endothécales comme les dissépiments ou les planchers (tabulae), avec la structure axiale comme la columelle et aussi éventuellement en relation avec les septes voisins. La relation entre les septes et la columelle sera traitée dans le paragraphe columelle. Les dissépiments remplissent des espaces entre les septes. En section ils apparaissent près de la muraille ou à quelque distance de la muraille et jusqu'à la columelle ou à une petite distance de celle-ci (Figure 29C, D, E & H). Les dissépiments sont convexes vers le haut et de différentes tailles. Le mode d'attachement entre les dissépiments et les septes n'est pas clair et je n'ai pas trouvé les preuves évidentes pour documenter cela. Chez les Cyathophoridae, un mode particulier de relation entre les septes et planchers (tabulae) peut être observé (Pandey et Lathuilière 2002). Dans les lames minces étudiées de quelques *Cyathophora* de Suisse, les septes de premier cycle viennent s'allonger sur la surface supérieure du plancher mais ils n'arrivent pas nécessairement au centre du plancher convexe (Figure 29F). Aussi, les septes ne traversent pas les planchers. Chez les Stylinidae et Rhipidogyridae, les planchers s'installent entre les septes. Chez quelques espèces de *Stylina* les septes de premier cycle arrivent à un anneau ou des anneaux des planchers ou dissépiments autour de la columelle et cet anneau occupe l'espace entre les septes et la columelle (Figure 29C, D, E & H).

---

**Figure 18** - Les différentes modalités des ornements au bord interne des septes. **A**: Auricule à section fourchue d'*Heliocoenia variabilis* Étallon 1859, au deuxième cycle (Sorcy, Meuse, Lorraine, France - SOR145). Premier cycle orné en auricule à section rhopaloïde ou claviforme. **B**: Un jeune calice avec une auricule en forme de T chez *Heliocoenia variabilis* Étallon 1859, En premier cycle (Bure, Lorraine, Meuse, France - PPA1074t). **C**: auricule hastiforme chez *Pseudocoenia* sp. (Dompcevrin, Meuse, Lorraine, France - DOM 4 ; section sériée à 2.975 cm). **D & G**: auricule flabelliforme chez *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889, (Dompcevrin, Meuse, Lorraine, France - DOM 49-1). **E & F**: section lancéolée au premier cycle chez *Stylina girodi* Étallon 1859, (Bure, Meuse, Lorraine, France - PPA1074 C) dans un calice ou les sections sont plutôt rhopaloïdes ou claviformes. Noter les sparites soit d'origine diagénétique soit liées à des sections particulières. **H**: Section transversale de *Stylina girodi* Étallon 1859, (section sériée 1.390 cm - Bure, Meuse, Lorraine, France - PPA1074 F (B)) Cette section du calice correspond à un passage de section particulier mimant les auricules flabelliformes.

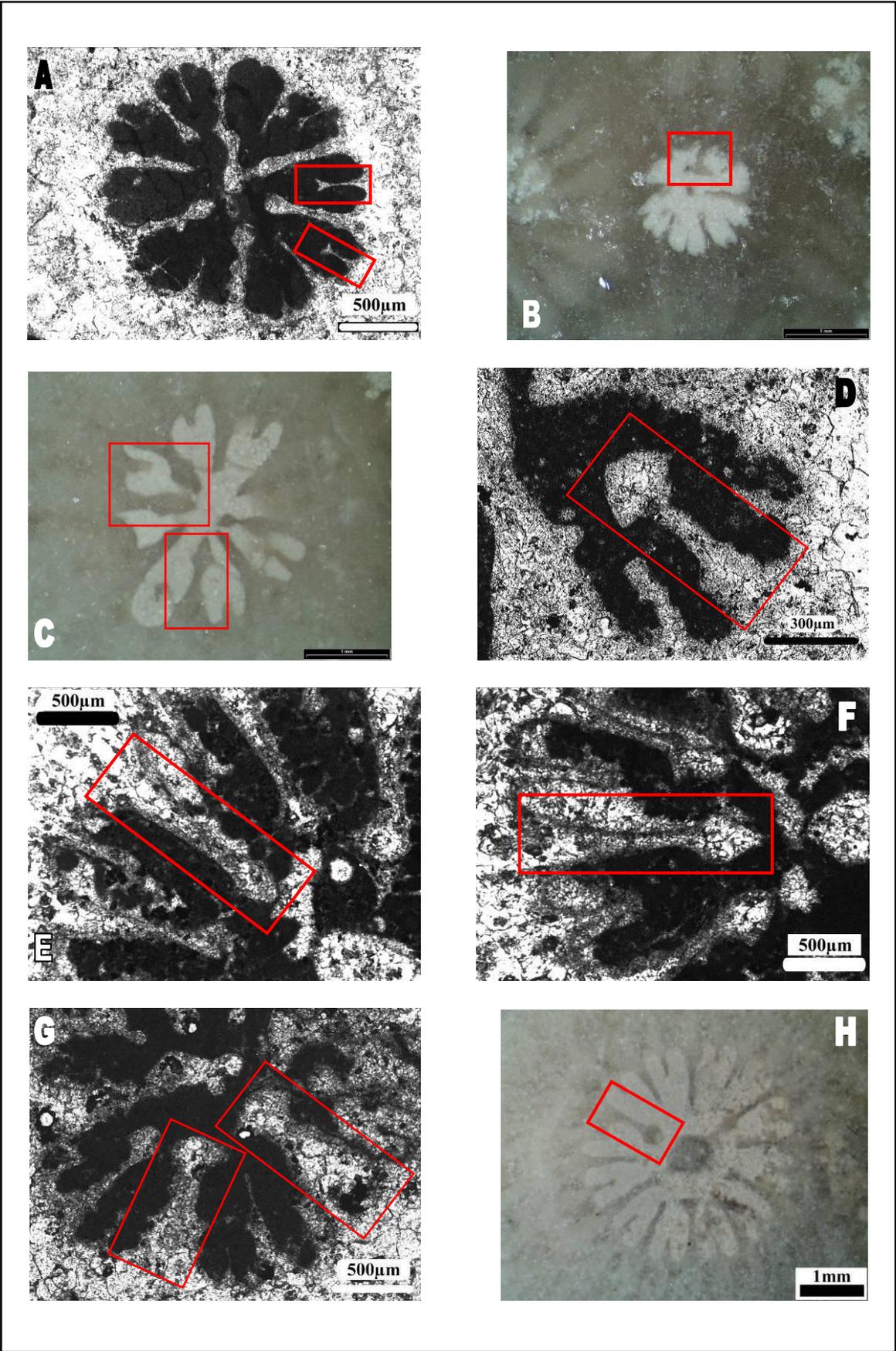


Figure 18

Parfois, chez les différents genres et les différentes espèces des Stylinides, les septes voisins viennent s'attacher par leurs bords internes (septes anastomosés) (Figure 26C).

## Les côtes et la microstructure des éléments radiaires

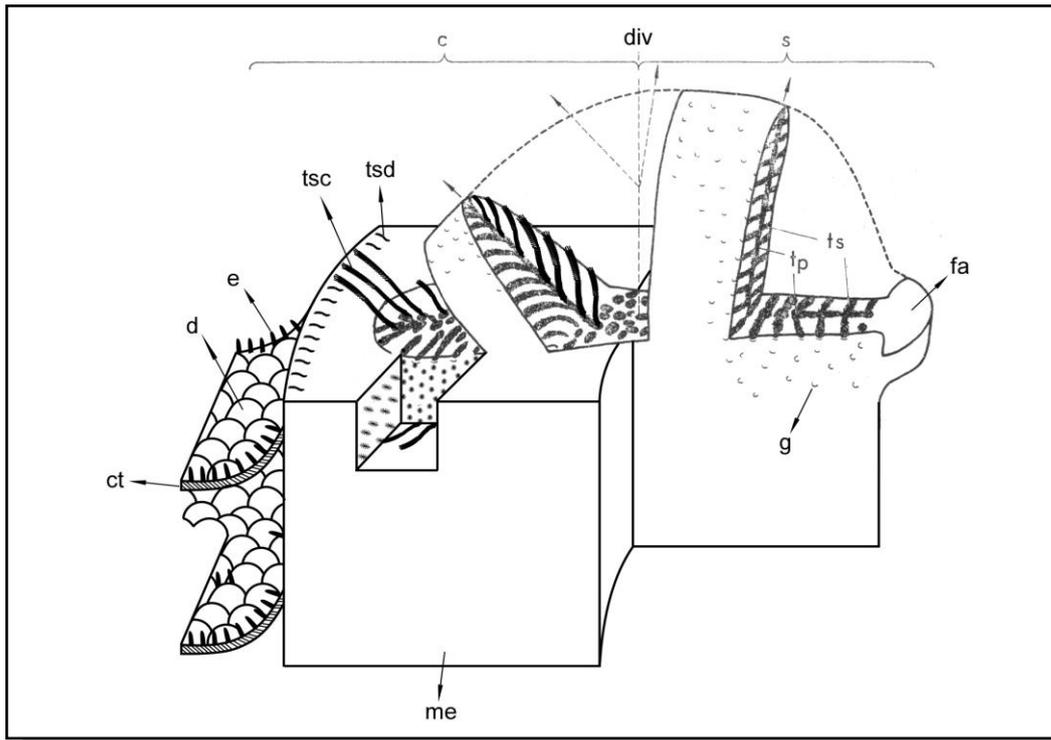
Vers l'extérieur de la muraille, quelque soit sa nature, ou dans la muraille elle-même à partir de son cœur, les éléments radiaires se prolongent sous forme de côtes. Ces côtes présentent des modalités diverses et une certaine variabilité dans leur forme et leur relation avec les côtes des calices voisins. La microstructure des éléments radiaires chez certaines espèces est bien préservée et plus observable dans la partie costale que dans la partie septale. Je décris donc la microstructure dans la partie costale considérant qu'elle peut être généralisée aussi pour la partie septale. Les côtes peuvent être vues en section transversale sous deux états : soit avec une marge détectable, avec ou sans microstructure distincte (Figure 13B & C ; Figure 20A-D ; Figure 27A & C-E & G ; Figure 26C & E), ou à bord indéfini sans marge détectable (Figure 22A-D) et composée par une microstructure distincte ou indistincte.

En section transversale, les côtes comme les septes peuvent présenter:

- une microstructure *granuleuse* (les axes trabéculaires subverticaux coupés transversalement, en rangs ou alternant) (Figure 13A),
- une microstructure à *trabécules ramifiés* partant d'un plan médian matérialisé par une ligne claire ou sombre droite, irrégulière ou en zigzag (Figure 19). Dans le plan médian on suppose l'existence de trabécules primaires (*tp*), vers les faces latérales on observe des trabécules secondaires (*ts*) disposés à angle droit ou arrangés en axes courbes vers l'extérieur du calice. Dans certains cas, la disposition des trabécules secondaires produit des géométries particulières en *plumes* (*tsc* : trabécules secondaires continues) (Figure 21A) ou en *franges de tapis* (*tsc*) (Figure 21B&C). Ces trabécules secondaires en franges de tapis ont pu être considérées dans le passé comme des « côtes intercalaires » (Alloiteau, 1948b ; Beauvais, 1994) ce que l'on peut comprendre quand leurs relations avec les trabécules secondaires des côtes sont coupées (*tsd* : trabécules secondaires discontinues). Mais la Figure 21B montre que ces structures ne peuvent être homologues des côtes puisqu'elles sont reliées aux trabécules secondaires. Les trabécules en plumes ou en franges de tapis sont situées vers la marge externe de la thèque, les premières en plumes résultent de côtes proches, les secondes en franges de tapis de côtes plus distantes les unes des autres autorisant la croissance de trabécules parallèles. Certains de ces trabécules apparaissent en situation intercalaire, sans qu'on puisse établir clairement leur relation avec des trabécules secondaires issus des côtes.

Dans la partie septale la microstructure granuleuse (liée aux axes trabéculaires verticaux), les trabécules ramifiées les axes trabéculaires centraux ont la même structure que dans les côtes. Les trabécules sont arrêtées aux bords latéraux des septes mais quand elles dépassent légèrement des limites des septes, elles donnent un aspect épineux ou granuleux aux faces latérales des éléments radiaires (Figure 13D).

Les côtes en sections transversales peuvent être longues ou courtes ; verticalement continues ou discontinues. Comme les septes, les côtes peuvent être isopaques (Figure 13A), cunéiformes (vers l'extérieur du calice). Chez certains genres les côtes sont plus courtes que les septes (*Cyathophora*, *Pseudocoenia*) mais chez d'autres, elles sont plus longues ou plus épaisses que les septes (*Ironella*, *Heliocoenia*, *Stylina*).



**Figure 19** - Microstructure des éléments radiaires chez le genre *Ironella* Starostina et Krasnov 1970 (modifié à partir de Roniewicz 1976). Les axes trabéculaires néorhipidacanthés dans la partie septale (s), et costale (c) et dans la muraille étallonothécale (me). Les axes trabéculaires primaires (axiaux) (tp) et secondaires ramifiés (ts) sous deux formes : les axes ramifiés tournés vers les faces latérales (ts) et les axes ramifiés sortant des côtes tournés vers l'extérieur de la muraille. Les axes peuvent être continus (tsc) ou discontinus (tsd) dans la muraille jusqu'à son bord extérieur. Les axes trabéculaires ramifiés continus peuvent paraître sous la forme de plumes ou de franges de tapis (tsc). Les axes trabéculaires ramifiés discontinus peuvent paraître sous la forme de « côtes intercalaires » (tsd). ct : couches trabéculaires, d : dissépiments, e : épines, g : granules, fa : auricule flabelloïde, div : zone de divergence des trabécules. Les flèches montrent la direction de l'axe des trabécules primaires.

La microstructure des éléments radiaires du genre *Pseudocoenia* n'est pas bien connue mais quelques lames minces transversales montrent qu'elle est probablement faite d'un groupe de trabécules à arrangement divergent du plan septal. Chez quelques genres (*Stylina*, *Heliocoenia* et *Pseudocoenia*) une ligne médiane claire et un peu en zigzag au milieu des éléments radiaires est la seule structure qui peut être visible (Figure 20B) (Beauvais 1994).

**Figure 20** - Types de sections d'auricule, côtes et microstructures. **A**: Auricule à section podôïde de *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny 1850 (Sampigny, Meuse, Lorraine, France - SAM) en premier cycle. **B**: Ligne médiane au milieu des septes et côtes de *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny 1850 (Sampigny, Meuse, Lorraine, France - SAM) (Flèches rouges). **C**: Auricules et microstructures des septes et côtes en section transversale chez le Rhipidogyride *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889 (Mailly-le-Château, Yonne, Bourgogne, France - MLC3). **D**: Section transversale de *Stylina girodi* Étallon 1859 (section sériée 1.2.90 cm – Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1074F (B)). **E**: Coupe longitudinale d'auricules chez le Rhipidogyride *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889 (Mailly-le-Château, Yonne, Bourgogne, France - MLC3). **F & G** : lames minces transversales des auricules flabelliformes d'*Ironella sp. 2* (Betioky, Madagascar - BET51). **H**: section longitudinale d'auricule flabelliforme d'*Ironella sp. 2* (Betioky, Madagascar - BET51) montrant à la fois la vue latérale et de face de l'auricule flabelliforme.

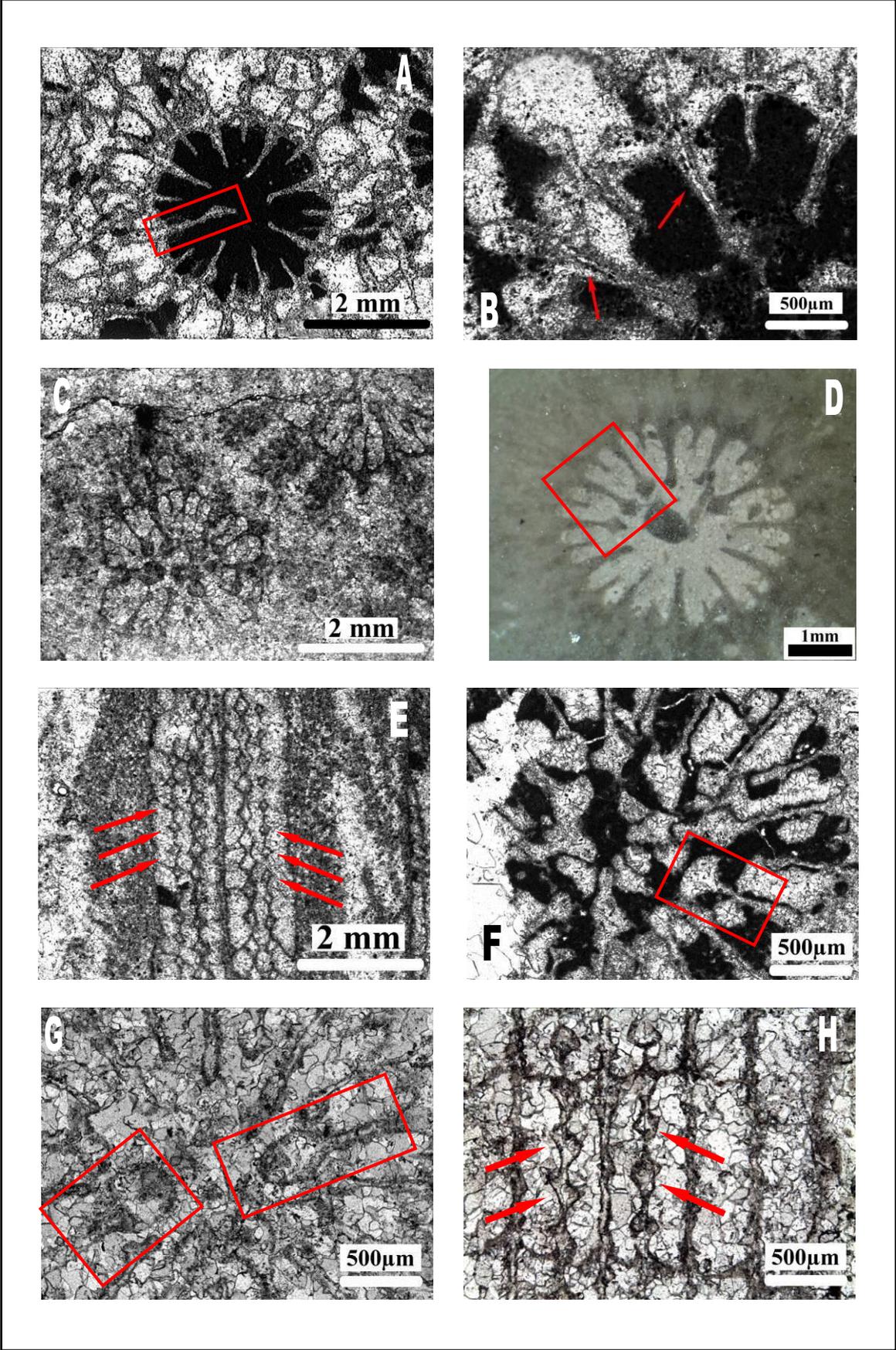
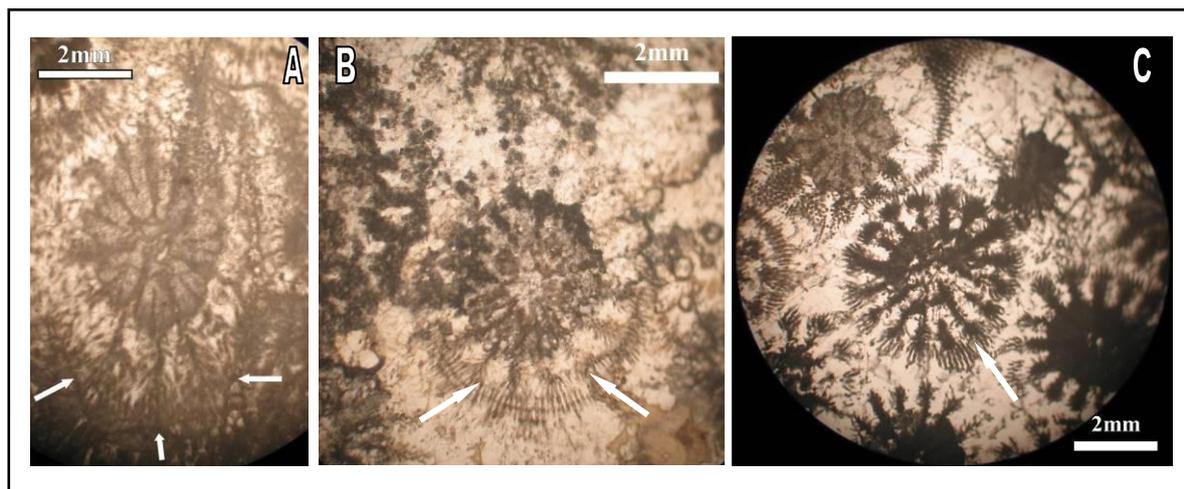


Figure 20



**Figure 21** - **A** : *Ironella* sp. 1 des Émirats Arabes Unis : Jibal Haghab, S. de Wadi al Bih (lame mince : Jurassique Divesian, R.H. 619 QUAD 4A, R. 41953b, « Russ al Jibal, Oman, Arabia » ; Iraq Petrl. Co. Dec., 1957). **B** : *Ironella* sp. 1 des Émirats Arabes Unis: Jibal Haghab, Wadi Hagil (lame mince: Jurassique Div., Wadi Hagab area, Arabia, 12 meter above locality no. Dm. 3534, Presd. Directors Iraq Petroleum, Dec. 1957; R41871a). **C** : *Ironella* sp 1. des Émirats Arabes Unis (lame mince: Jurassique Divesian, RGSH 345/2, R. 41847 a, Russ al Jibal, Oman, Arabia; Iraq Petrl. Co. Dec., 1957).

A chaque stade de la croissance, les côtes des genres *Stylina*, *Heliocoenia* ou *Ironella* de la colonie sont modifiées. Entre les polypierites, une transition se produit entre des côtes et des couches à structure trabéculaire. Ces couches portent ou pas des rangées d'épines à leur surface supérieure. En conséquence, la surface de la périthèque devient granuleuse ou lisse. Les épines peuvent aussi apparaître en section transversale entre les calices comme des grains dispersés (Figure 21C ; Figure 22F). Les couches successives présentent des surfaces inférieures et supérieures entre lesquelles peuvent s'installer des vésicules (Figure 27H ; Figure 24C, D & F ; Figure 25B). Ces vésicules sont aussi visibles entre les côtes qui se prolongent dans la périthèque (Figure 25E).

Au cours de la croissance, les côtes de *Pseudocoenia* et de *Cyathophora* se transforment aussi. Les côtes sont verticalement continues près de la muraille mais elles sont plutôt discontinues au cœur de la périthèque (Figure 24A-D ; Figure 30A-C). Planchers et côtes apparaissent préservés de la même façon, ce qui suggère sans le démontrer une structure initiale semblable.

**Figure 22** - **A** : *Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976, section transversale. (Dompcevrin ; Meuse, Lorraine, France – DOM 2). **B** & **C** : sections transversales d'*Ironella* sp. 3 (Saint-Germain sur-Meuse, Lorraine, France – SGE F). **D** : *Ironella* sp. 3, transition des côtes aux granules dans la périthèque (Saint-Germain sur-Meuse, Lorraine, France – SGE F). **E** & **F** : *Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976, sections transversales montrant la disposition des côtes dans la périthèque (Pagny-sur-Meuse, Meuse, Lorraine, France.- PAG 6). **G** & **H** : *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889, côtes avec microstructures à axes trabéculaires divergents et couches trabéculaires et les épines en section longitudinale chez *Ironella* sp. (Dompcevrin, Meuse, Lorraine France – DOM 49).

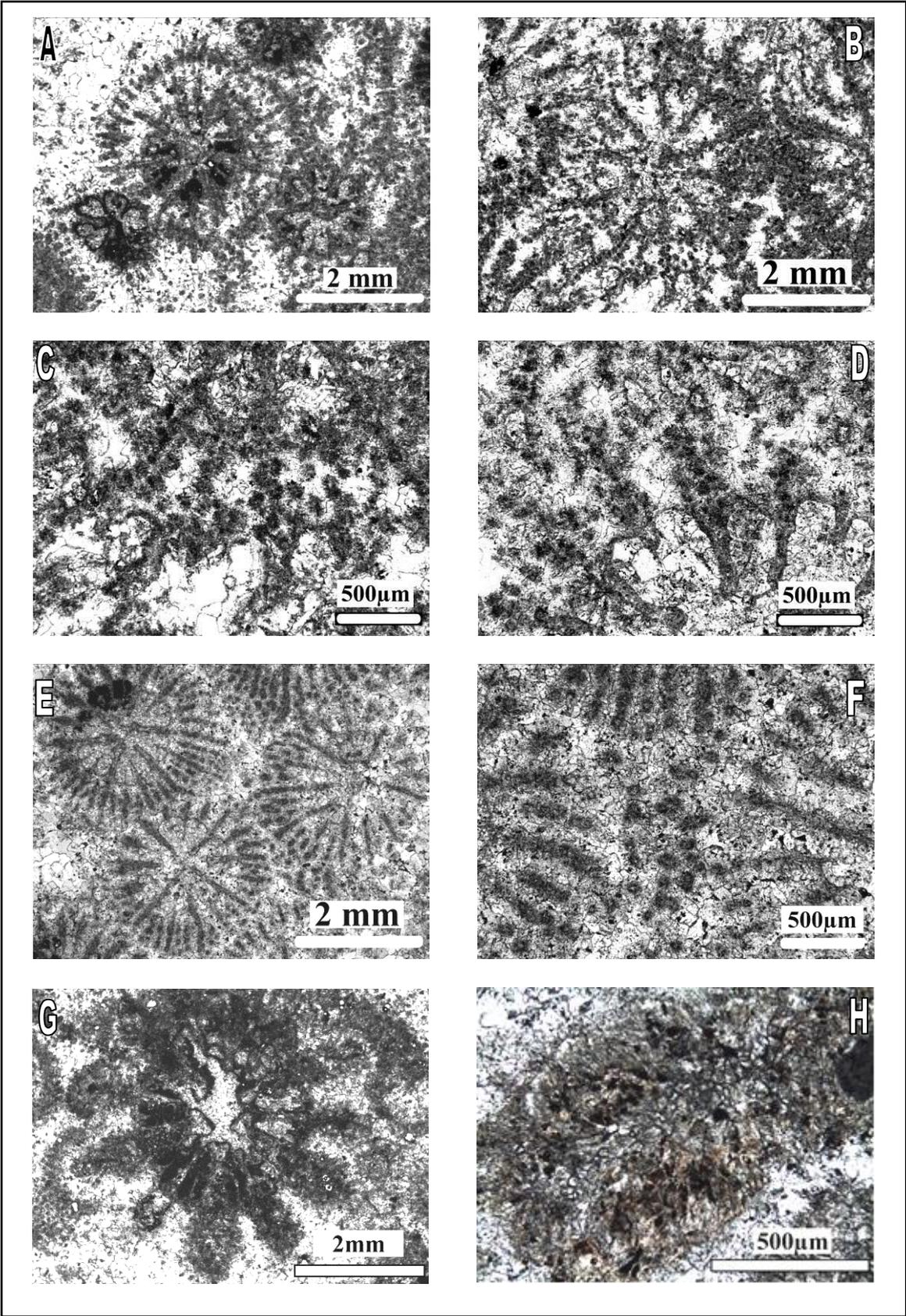
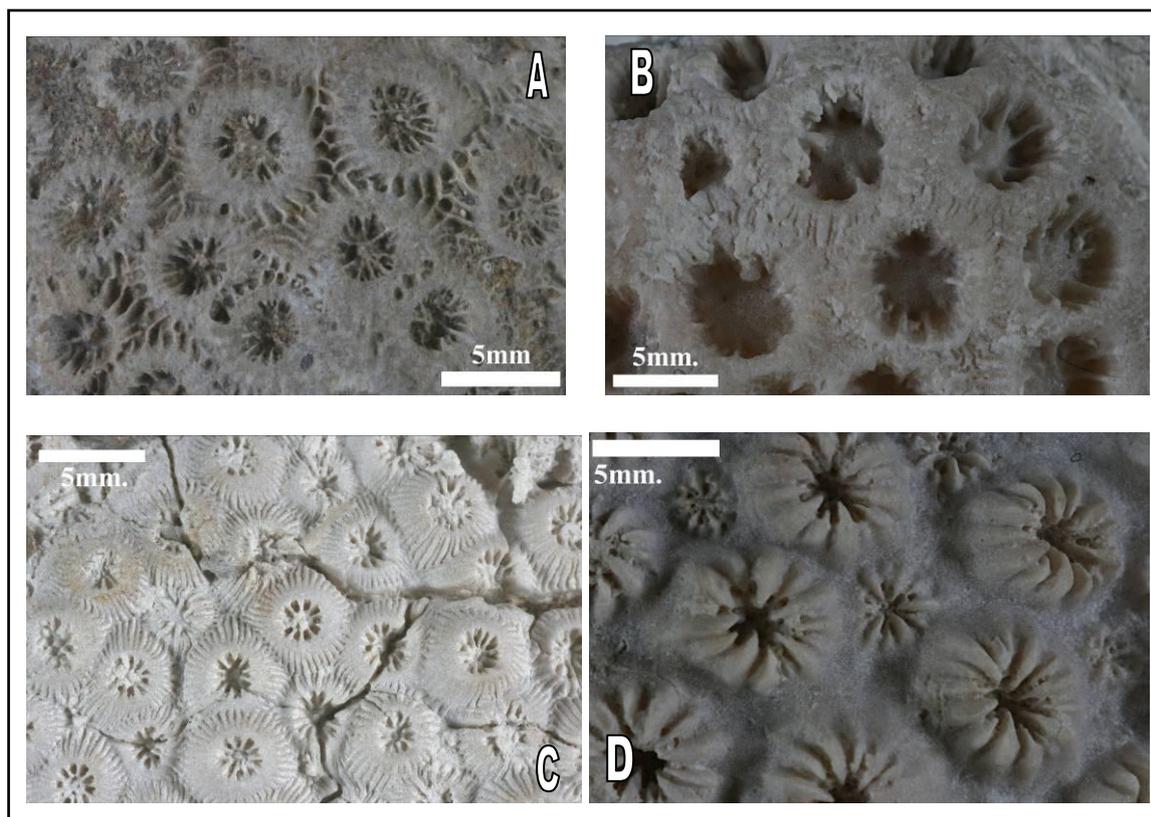


Figure 22



**Figure 23** - Formes des calices, columelle, septes, côtes et relation entre les côtes à la surface de la périthèque. **A:** Côtes confluentes et subconfluentes, muraille épaisse, columelle styliforme chez *Styliina sp. 1* (Betioky, Madagascar - BET 37-9). **B:** Côtes fortes et non-confluentes ou subconfluentes, septes courts et étalés sur le plancher en dôme chez *Cyathophora bourgueti* Defrance 1826 (Caquerelle, Suisse - CY CAQ). **C:** Calices saillants et en forme de cônes tronqués, côtes confluentes et subconfluentes, columelle styliforme et proéminente chez *Ironella sp. 3* (Montfaucon, Suisse – MON3). **D:** Calices saillants avec septes et côtes forts, surface de la périthèque lisse chez *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889 (Dompcevrin, Meuse, Lorraine, France - DOM 49).

En général, côtes comme septes peuvent être minces ou épais (forts). Chez *Ironella*, les côtes sont plus développées que les septes (2-3 fois) (Figure 20C, Figure 22G). Cette épaisseur est le résultat de la microstructure particulière. Les côtes peuvent passer la muraille (Figure 27A-D) ou être couvertes par le tissu mural qui les enveloppe (Figure 27E & G). Leur apparence en surface est également différente, sans aucun relief ou avec relief, bien développées et fortes en surface (Figure 23A-D).

La forme et l'arrangement des côtes en surface de la colonie ne reflètent pas nécessairement ce que l'on observe en profondeur, dans la périthèque. Entre les calices, sur la surface de la colonie, les côtes peuvent être courtes ou longues, confluentes (Figure 23A & C), non confluentes (Figure 23D), subconfluentes (Figure 23B) ou même absentes.

Dans certaines sections sériées et certaines lames minces de quelques espèces de *Pseudocoenia* et *Heliocoenia*, un type particulier de côte a été observé. Ce type de côte existe vers l'extérieur du cœur de la muraille et entre deux côtes voisines, sans aucune partie septale. La structure de ces côtes est identique aux côtes voisines. Aussi, afin de ne pas les confondre

avec les « côtes intercalaires » de Alloiteau 1948b ou Beauvais 1994 qui sont des trabécules secondaires je les nomme *exocôtes* (Figure 17, Figure 27A).

## Périthèque

Chez les coraux plocoides, la périthèque est l'ensemble des tissus squelettiques situés entre les murailles de deux calices voisins. La périthèque peut être étroite ou large. (Figure 24A-D ; Figure 30A-D ; Figure 31B).

Elle peut inclure des dissépiments, des planchers (ou *tabulae*) et des tissus à structure trabéculaire comme des côtes, des couches à structure trabéculaire avec ou sans épines à leur surface supérieure (Figure 24F&G ; Figure 25A-F).

**Les couches trabéculaires** comme les planchers tirent leur origine des éléments radiaires et particulièrement des côtes qui sont liées à la périthèque. La partie costale des éléments radiaires se transforme et se continue dans la périthèque sous forme de couches trabéculaires ou de planchers. Ces tissus gardent simplement leur originalité trabéculaire issue des éléments radiaires, mais sont transformés en conformité à leur nature architecturale. Les couches trabéculaires peuvent porter des épines à leur face supérieure. Les épines aussi ont la structure trabéculaire et s'installent perpendiculairement sur les couches. Les planchers peuvent être ondulés à leur face supérieure par des côtes.

**Les dissépiments** sont dits vésiculeux lorsqu'ils sont peu étendus et à petit rayon de courbure (Figure 24F ; Figure 25B). Ils présentent parfois une plus grande étendue et un plus grand rayon de courbure (Figure 26F) Les dissépiments vésiculeux sont près de la muraille ou remplissent tous les espaces entre deux polypiérites et entre deux couches ou planchers de la périthèque (Figure 24F ; Figure 25B ; Figure 27H). Parfois, des côtes ou des épines couvrent les surfaces supérieures des vésicules (Figure 24F).

**Les planchers trabéculaires** en continuité avec les côtes ou la muraille peuvent alterner verticalement avec les tissus vésiculeux ou occuper tout l'espace.

Les couches trabéculaires, les planchers ou des dissépiments créent toujours la dernière surface sur la colonie. En conséquence celle ci peut être lisse, granuleuse ou costulée entre les polypiérites. Entre les couches, les planchers et les espaces entre les côtes, la colonie construit des vésicules ou des dissépiments de taille variable. Ces espaces peuvent rester vides ou être remplis par de la micrite (Figure 24C&D).

---

### Figure 24 - Types d'endothèque et de périthèque.

**A** : section longitudinale de la périthèque de *Cyathophora bourgueti* DeFrance 1826 (Caquerelle, Suisse – CAQ J). **B** : section longitudinale de l'endothèque et de la périthèque de *Cyathophora bourgueti* DeFrance 1826 (Caquerelle, suisse, CAQ J). **C** : Section longitudinale de l'endothèque (avec septes et planchers convexes ou dissépiments) et de la périthèque (avec des vésicules et des planchers) de *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) 1964 (Bonnevaux, Franche-Comté, France – BLP 20.36). **D** : même échantillon, section longitudinale de la périthèque de *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) 1964 montrant les planchers et ses surfaces ondulées avec les côtes (Bonnevaux, Franche-Comté, France – BLP 20.36). **E & F**, *Ironella sp. 3* (Montfaucon, Suisse – MON 2). **E** : section transversale. **F** : section longitudinale. **G** : *Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976 (Dompcevrin ; Meuse, Lorraine, France – DOM 2) ; section longitudinale.

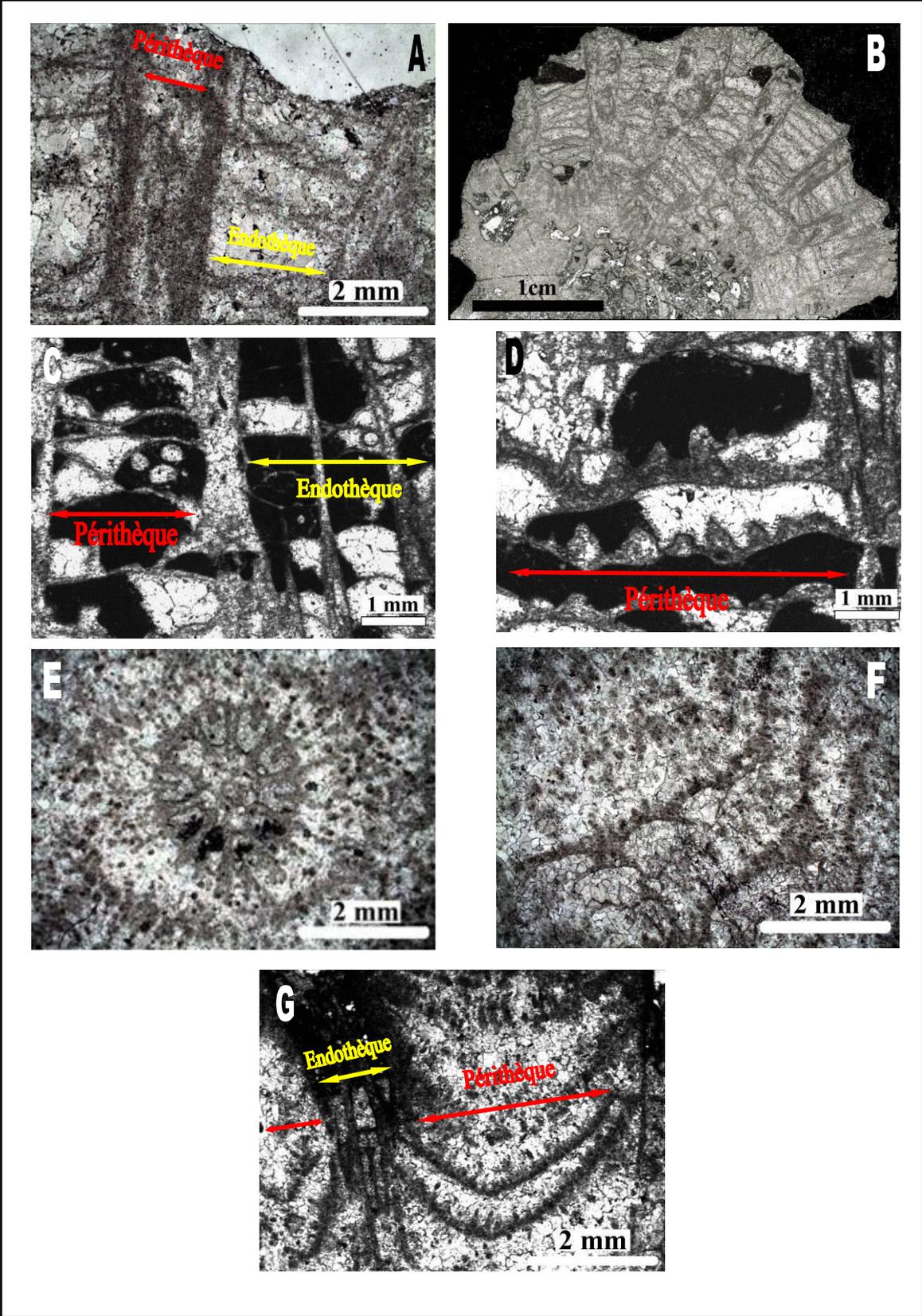
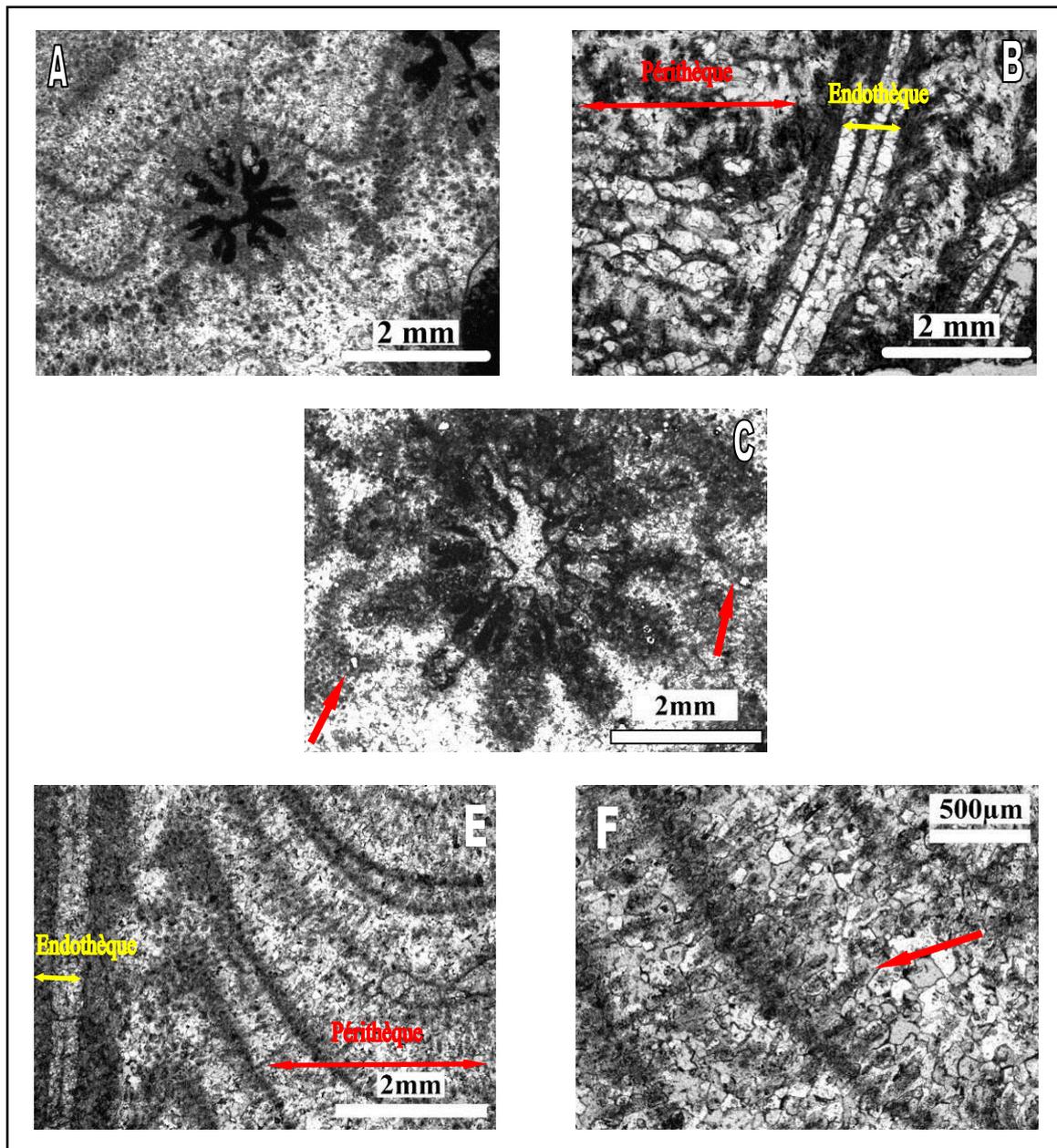
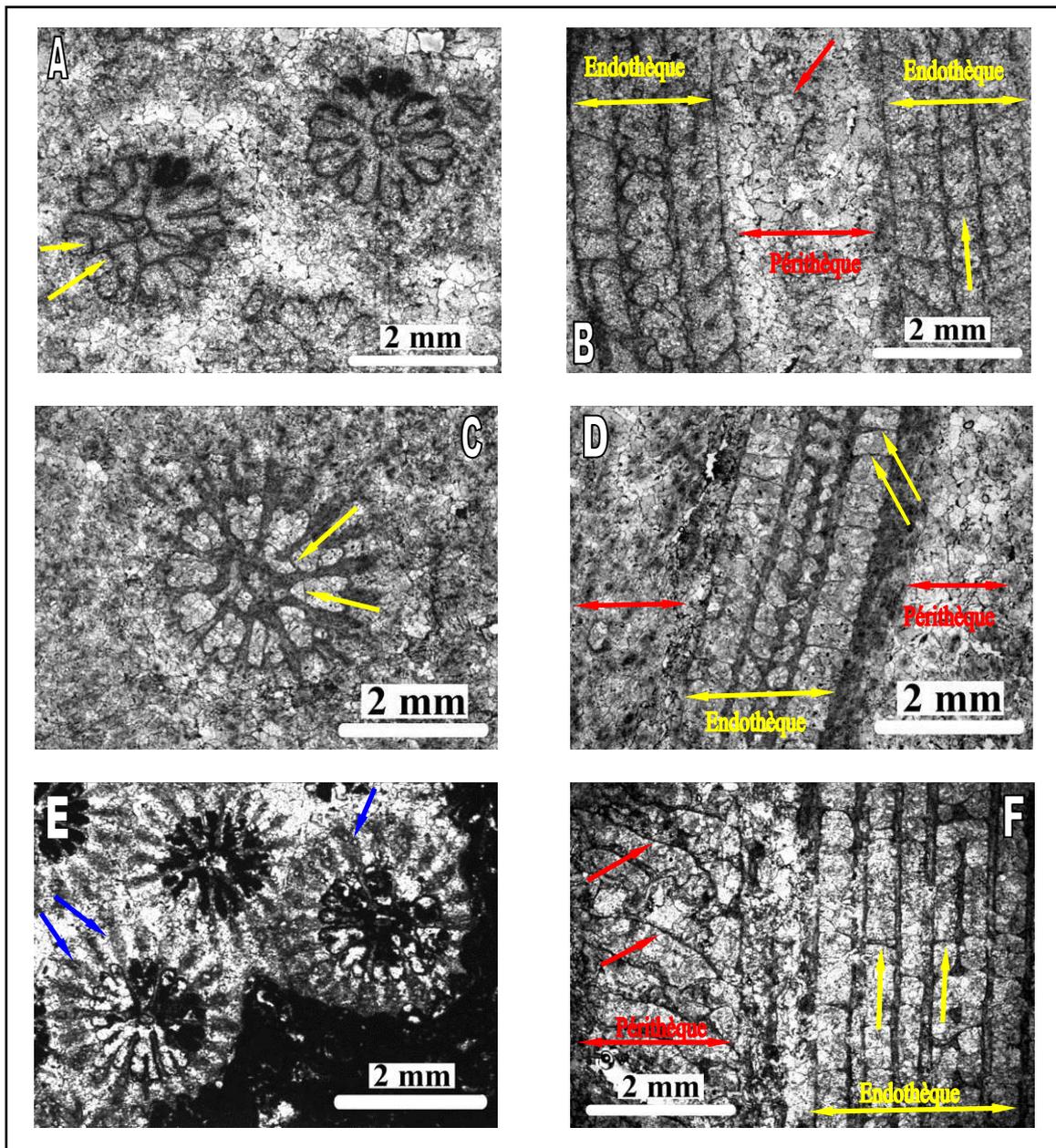


Figure 24



**Figure 25** - Types d'endothèque et de périthèque (suite).

**A & B**, *Heliocoenia* sp. , **A** : section transversale de *Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976 (Sorcy-Saint-Martin, Meuse, Lorraine, France – SOR 130). **B** : Section longitudinale de *Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976 (Sorcy-Saint-Martin, Meuse, Lorraine, France – SOR 130). Remarquer l'alternance entre tissu trabéculaire et dissépiemental dans la périthèque **C** : section transversale d'*Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889 montrant une couche trabéculaire autour des côtes et du calice (Dompevrin Meuse, Lorraine, France – DOM 49). **D & E** : Même espèce et même région, couches trabéculaires et épines (flèche rouge) dans la périthèque (Dompevrin, Meuse, Lorraine France – DOM 49).



**Figure 26** - Types d'endothèque, de périthèque et de côtes (suite et fin).

**A & B:** *Heliocoenia decora* Eliášová 1981 (Mailly-le-Château, Yonne, Bourgogne, France – MLC 19). **A:** section transversale montrant l'endothèque subtabulaire (flèches jaune). **B:** Section longitudinale montrant l'endothèque subtabulaire (flèches jaune) et la périthèque **C & D:** *Ironella sp.* 3 (Montfaucon, Suisse – MON 3). **C:** Section transversale montrant l'endothèque subtabulaire (flèches jaune). **D:** Section longitudinale montrant l'endothèque subtabulaire et la périthèque (flèches jaune). **E:** Section transversale de *Stylina dubia* Alloiteau 1958 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1074AF) montrant la présence des côtes solides dans la périthèque (flèches bleu). **F:** Section longitudinale de *Stylina girodi* Étallon 1859 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1072E). Section longitudinale montrant l'endothèque subtabulaire (flèches jaune). Remarquer les dissépinents étendus à grands rayons de courbure (flèches rouge).

En section transversale comme en section longitudinale, des genres comme *Heliocoenia* ou *Ironella* montrent les couches trabéculaires redressées autour des calices avec leurs épines (Figure 22G). Dans la zone de transition entre la muraille et la périthèque, ces couches montrent une croissance périodique possiblement de nature saisonnière. (Figure 21B, Figure 25A).

A l'intérieur d'une colonie plocuide à périthèque tabulaire, les structures principales comme les tabulae, les dissépiments et les côtes sont stables mais présentent différentes tailles selon les endroits. Parfois, en section longitudinale, on peut voir les côtes sur les surfaces supérieures des planchers atteindre le plancher supérieur. Dans une colonie, le nombre des planchers et les distances entre eux peuvent dépendre des situations environnementales. Dans une colonie à structure vésiculeuse aussi, la taille des dissépiments peut être variable. De même, dans une colonie avec les couches trabéculaires, les largeurs des épines peuvent être différentes par endroit. La densité des épines dans la périthèque dépend aussi du développement en largeur de la périthèque.

Entre différentes espèces, la densité, le nombre ou la taille des éléments sont toujours variables mais la nature des éléments structuraux reste fixe.

## Muraille

Peut-être trois à six types différents de muraille ont pu être étudiés parmi les coraux plocoides jurassiques. On peut distinguer: septothèque, parathèque, paraseptothèque et tabulo-thèque ou tabulo-septothèque (Morycowa, 1964), synapticulothèque et étallonothèque qui est une nouvelle muraille propre à la famille Stylinidae.

La **septothèque** selon Alloiteau 1957 est une forme de muraille constituée des cloisons épaissies qui latéralement se réunissent pour créer une muraille entre la périthèque et le calice. Dans mes travaux et parmi les espèces étudiées en lames minces, je n'ai pas trouvé une septothèque vraie. Toutes les murailles étudiées tombent dans les autres catégories.

La **parathèque** (Figure 27A & C) est une muraille composée de dissépiments. Cette nature dissépimentale n'est généralement pas visible, si ce n'est par le fait que, le tissu n'étant pas de nature trabéculaire, elle apparaît blanche en section transversale. Je n'ai jamais vu parmi les murailles étudiées de dissépiments constituant distinctement la muraille.

La **paraseptothèque** (Figure 13C, 27B) est mixte, constituée à la fois de cloisons et de dissépiments. Dans le Figure 13C ; on peut voir qu'il y a des parties blanches sans microstructure posées parmi les éléments radiaires. Ces parties s'attachent par leurs marges bien claires aux éléments radiaires. En fait, les différences entre les murailles paraseptothécales et parathécales ne sont pas très claires et bien tranchées. Ce type de muraille a pu être vu dans de nombreux coraux plocoides étudiés.

---

**Figure 27** - Types de murailles. **A** : Paraseptothèque avec exocôtes (flèches rose) chez *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) 1964 (Bonnevaux, Franche-Comté, France – BLP17Q). **B** : Parathèque chez *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) 1964 (Bonnevaux, Franche-Comté, France – BLP 20.36). **C** : Paraseptothèque chez *Stylina girodi* Étallon 1859 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1074 G). **D-G** ; Étallonothèque (flèches et lignes en bleu). **D** : Étallonothèque en section transversale chez *Ironella* sp. 3 (Saint-Germain-sur-Meuse, Meuse, Lorraine, France – SGE F). **E** : même colonie en section longitudinale. **F** : Étallonothèque en section transversale chez *Heliocoenia variabilis* Étallon 1859 (Sorcy-Saint-Martin, Meuse, Lorraine, France – SOR 145). **G** : même colonie en section longitudinale montrant l'alternance verticale dans la périthèque: tissus dissépimentaux et tissus trabéculaires en connexion avec la thèque (flèches et lignes en bleu). e : l'endothèque et p : périthèque.

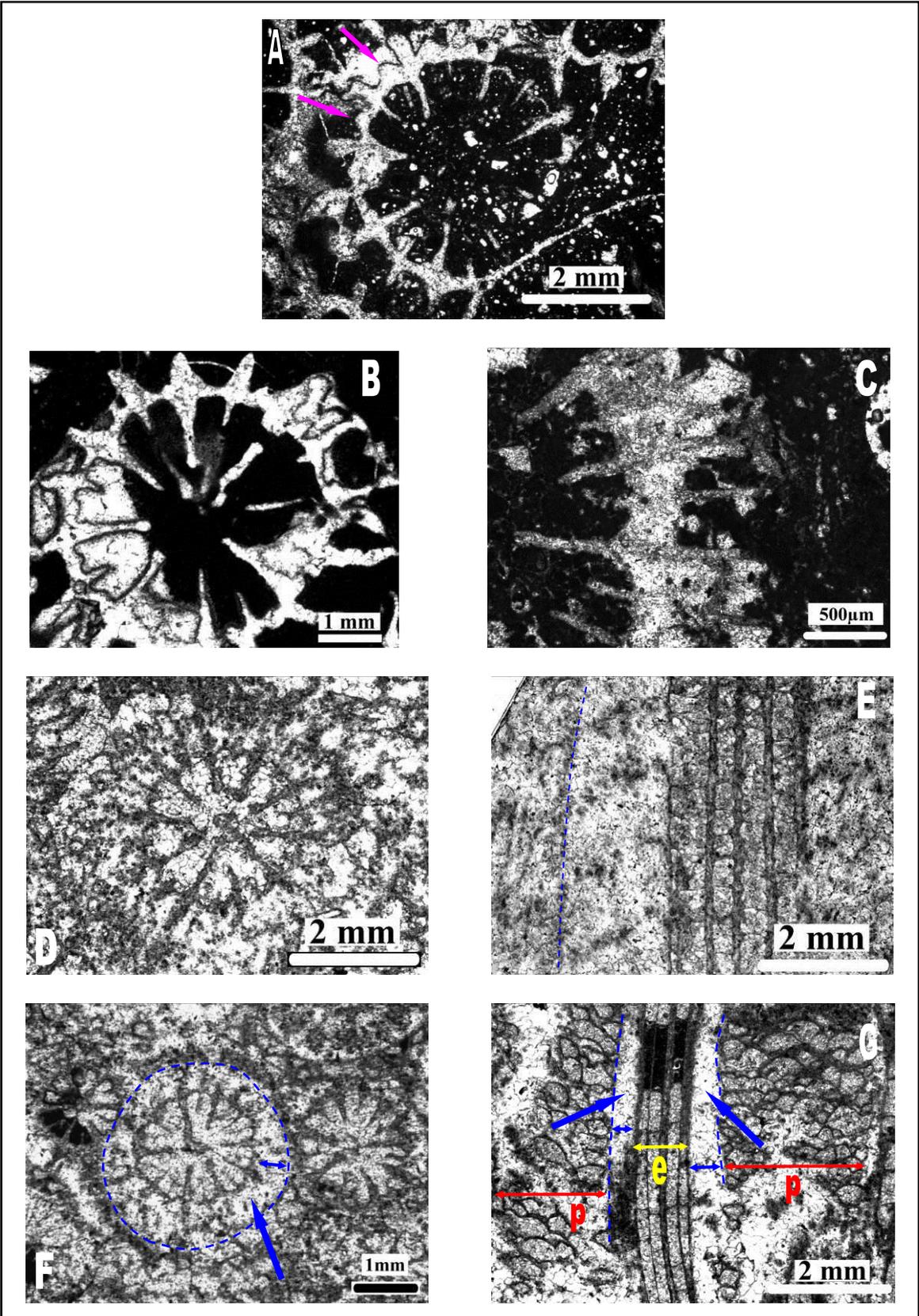


Figure 27

La *tabulothèque* ou *tabulo-septothèque* (Figure 24B ; Figure 29F&G) : Chez le genre *Cyathophora* et parmi quelques espèces rapportées par les auteurs à *Pseudocoenia*, on observe une tabulothèque (Morycowa 1964) ou, type de muraille composé de tabulae poussant vers le haut. Par endroit, les septes aussi viennent participer à la construction de la muraille dans la partie montée vers le haut (taboluseptothèque).

L'*étallonthèque* (Figure 19; Figure 27E & F, G & H) est un nouveau terme dédié à Étallon auteur du genre *Heliocoenia* dans lequel ce type de muraille est bien manifesté. Il désigne une muraille épaisse qui enveloppe généralement les côtes ou n'en laisse dépasser qu'une extrémité. L'*étallonthèque* est composée principalement par l'épaississement des éléments radiaires. Les trabécules secondaires y participent en étant dirigés vers sa bordure externe. Il est possible que des tissus de nature stéréoplasmique y participent également. Dans les situations les mieux préservées on peut observer divers états de caractères :

1. zone blanche entre deux éléments radiaires distants et sombres parfois agrémentés de rares grains sombres.
2. zone structurée par les trabécules secondaires disposés en frange de tapis.
3. zone structurée par les trabécules secondaires disposés en plumes dans le cas de côtes épaisses et serrées.

Par rapport à une paraseptothèque, l'*étallonthèque* se distingue par sa morphologie très épaisse et enveloppant la partie costale et par la structure particulière liée à la disposition des trabécules secondaires. De plus, comme l'avait remarqué Étallon 1859, l'*étallonthèque* est inégalement épaisse. Le contour externe de l'*étallonthèque* présente souvent une tendance polygonale alors que son contour interne reste subcirculaire. L'*étallonthèque* est épaissie « aux angles » dans les zones où la périthèque est plus large.

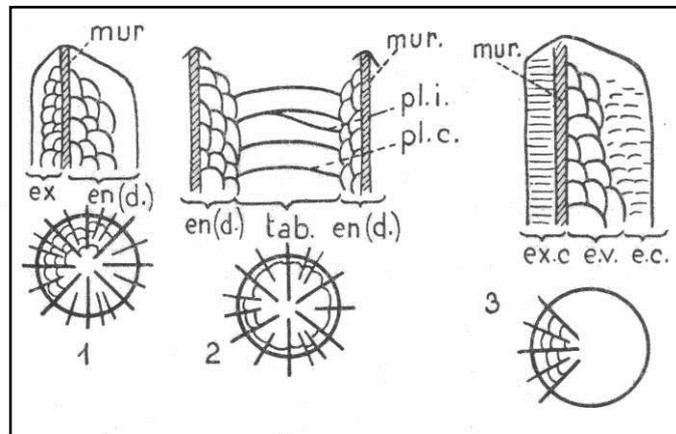
Chez certaines espèces, la marge externe de ce type de muraille peut être douce ou en zigzag. Cette muraille épaisse, observée dans de nombreuses lames minces étudiées a suscité quelques discussions dans le passé. De nombreux auteurs ont écrit aussi à ce sujet et ont essayé de décrire cette muraille (de Fromentel 1861, Koby 1881, Alloiteau 1948b, Beauvais 1994). Dans la dernière description par Beauvais 1994 (fig.1 p. 873) elle est présentée comme une "double muraille". Selon elle, il y a une muraille parathécale m1 (ici équivalente de la marge interne de l'*étallonthèque*) puis une première muraille septoparathécale m2 (ici équivalente d'une bande de croissance d'une couche trabéculaire dans la zone de transition entre muraille et périthèque) et enfin une deuxième muraille paraseptothécale m2 (ici équivalente d'une autre bande de croissance plus récente).

## Endothèque

Dans les polypierites, des structures remplissent les différents espaces entre les cloisons et la columelle et constituent ensemble l'endothèque. Planchers (tabulae) et dissépiments sont les éléments structuraux de l'endothèque. Les dissépiments de l'endothèque des Scléactiniaires sont des plaques arquées qui remplissent les espaces entre les cloisons, près de la muraille et des structures axiales (Figure 28). Planchers ou tabulae sont des éléments qui traversent le calice (planchers complets) horizontalement, convexes ou concaves (Figure 28 ; Figure 29B, F&G). Les planchers incomplets s'installent entre les septes de différents cycles et viennent reposer obliquement sur d'autres planchers. Alloiteau 1957 présente trois formes différentes de l'endothèque avec les éléments structuraux vésiculeux (dissépiments), planchers complets ou incomplets (Figure 28) et l'endothèque celluleuse. Cette endothèque celluleuse, n'a pas été observée dans les lames minces étudiées et reste inconnue pour moi. Löser 2009 a présenté six différentes dispositions des dissépiments qui constituent l'endothèque. Pour la plupart, les

schémas théoriques présentés par cet auteur n'ont ni été observés dans les spécimens ici étudiés, ni compris dans la cohérence de leur développement.

Lorsque la section est superficielle, l'endothèque n'est pas recoupée; elle n'est pas pour autant absente (Figure 29A). L'endothèque vésiculeuse chez les Stylines peut être observée avec les vésicules entre les septes et près de la muraille (Figure 30D) ou avec les dissépiments seuls et bien développés entre les septes et loin de la muraille (Figure 29H). Parfois, en section transversale et chez les *Stylina*, un ensemble de dissépiments ou de planchers près de la columelle constituent un ou des anneaux autour de la columelle, à la forme polygonale ou ronde. Ces anneaux s'interposent entre les septes et la columelle et ne doivent pas être confondus avec des connexions septales (tigelles). Les septes occasionnellement arrivent à ces anneaux et se soudent par leurs bords internes. La forme de ces anneaux de planchers ou de dissépiments peut parfois se confondre avec la columelle réelle. Mais toujours la columelle styliforme, libre et plus petite que ces anneaux peut être observée au centre de ces anneaux (Figure 29C, D, E&H).



**Figure 28** - L'endothèque présentée par Alloiteau 1957. mur: Muraille, tab: Tabula, pl.c.: Plancher complet, pl.i.: Plancher incomplet, ex : Exothèque, en d.: endothèque, e.v.: endothèque vésiculeuse, e.c.: endothèque celluleuse.

L'endothèque tabulaire est très habituelle chez la famille des Cyathophoridae et aussi chez les différentes espèces rapportées à *Pseudocoenia*. L'endothèque de *Cyathophora* est constituée par des planchers assez développés et forts qui constituent aussi la muraille. Les planchers sont horizontaux ou convexes au centre et les septes de premier cycle s'allongent sur le plancher (Figure 24A & B ; Figure 29F). Les septes ne passent pas à travers le plancher et chaque étape de la croissance produit après la précédente un nouveau plancher et de nouvelles cloisons calcaires.

L'endothèque tabulaire chez les *Pseudocoenia* est différente de *Cyathophora*. Les planchers traversent le calice mais les septes traversent verticalement les planchers. Les planchers sont plats, convexes ou concaves, complets ou incomplets. Les planchers incomplets arrivent obliquement sur les planchers complets (Figure 29G ; Figure 30A-C). Les distances entre les planchers peuvent être égales ou inégales.

Chez les Stylinidae et Rhipidogyridae, l'endothèque est constituée de dissépiments et de planchers incomplets entre les septes (aspect subtabulaire). Les planchers incomplets apparaissent comme des plaques convexes ou horizontales entre les septes en section longitudinales (Figure 24C ; Figure 26B, D&F ; Figure 27F&H). Les distances et densité des dissépiments et planchers diffèrent selon les genres et espèces.

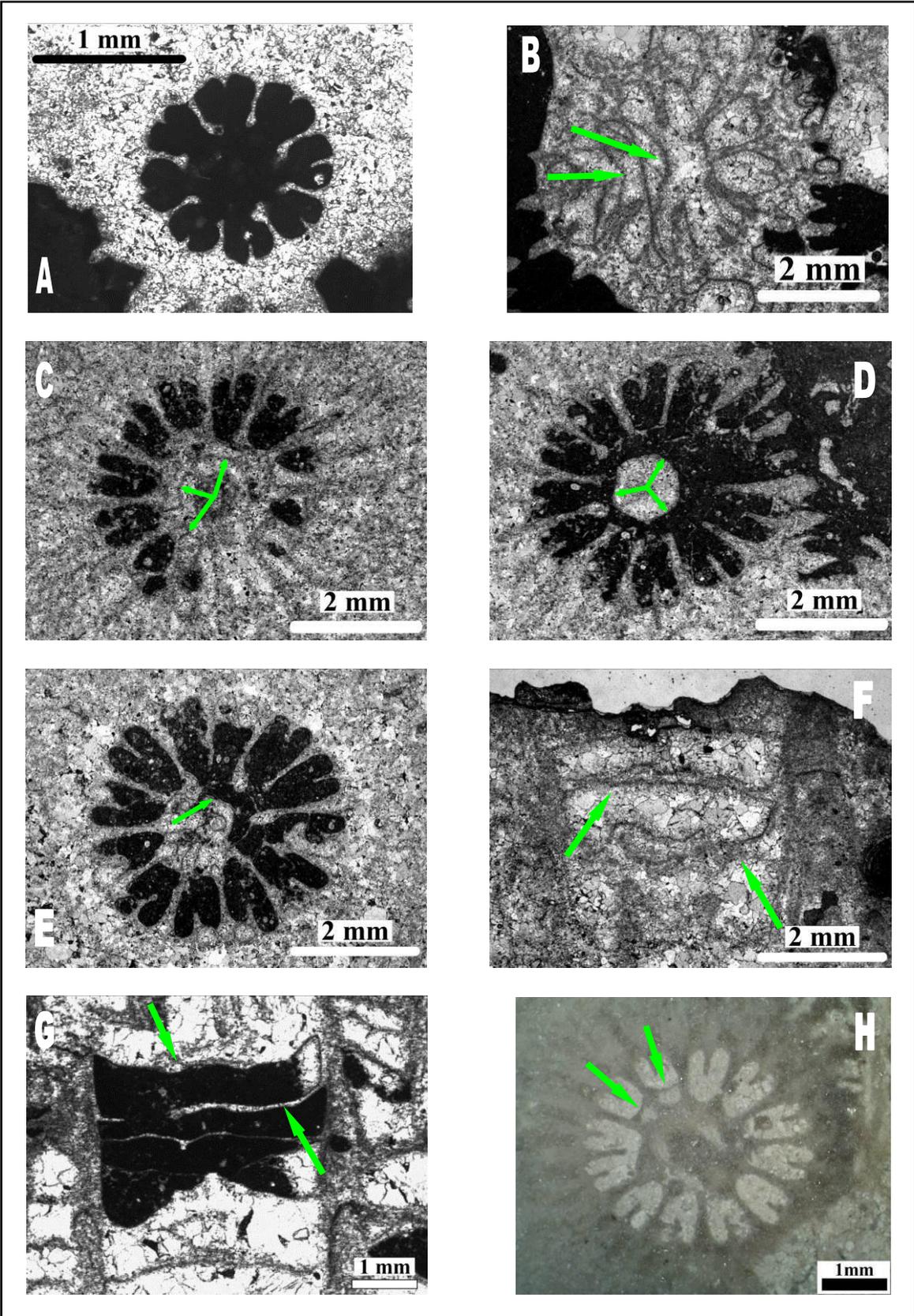


Figure 29

**Figure 29** - Types d'endothèque et de périthèque. **A** : section sans endothèque recoupée, passant en dessus des planchers de *Pseudocoenia brevisseptata* Roniewicz 1976 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1094O). **B** : L'endothèque tabulaire (flèches vert) de *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny 1850 (Roches-sur-Rognon, Haut Marne, Champagne-Ardenne, France – RSR L2 A). **C & D** et **E**: Les dissépiements ou planchers (flèches vert) autour de la région centrale du calice et autour de la columelle forment un périmètre polygonal; columelle styliforme située au centre de la région polygonale, *Stylina girodi* Étallon 1859 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1074 A). **F** : L'endothèque tabuloïde (flèches vert) chez *Cyathophora bourgueti* Defrance 1826 (Caquerelle, Suisse – CAQ C). **G** : L'endothèque tabuloïde (flèches vert) chez *Pseudocoenia* sp. (Bonnevaux, Franche-Comté, France – BLP 20.36). **H** : L'endothèque (flèches vert) de *Stylina girodi* Étallon 1859 (section sériée 1.210 cm – Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1074 F(B)).

---



---

**Figure 30** - Types d'endothèque et de périthèque.

**A** : *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny 1850 (Sampigny ; Meuse, Lorraine, France – SAM). Section longitudinale. **B** : *Pseudocoenia baltovensis* Roniewicz 1966 (Sorcy, Meuse, Lorraine, France – SOR 135). Section longitudinale. **C** : *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny 1850 (Caquerelle, Suisse – CAQB). Section longitudinale. **D** : L'endothèque et la périthèque de *Stylina girodi* Étallon 1859 (Bure, Meuse, Lorraine, France – BUR 1). Section longitudinale. (e : l'endothèque + flèches jaunes, p : périthèque + flèches rouges).

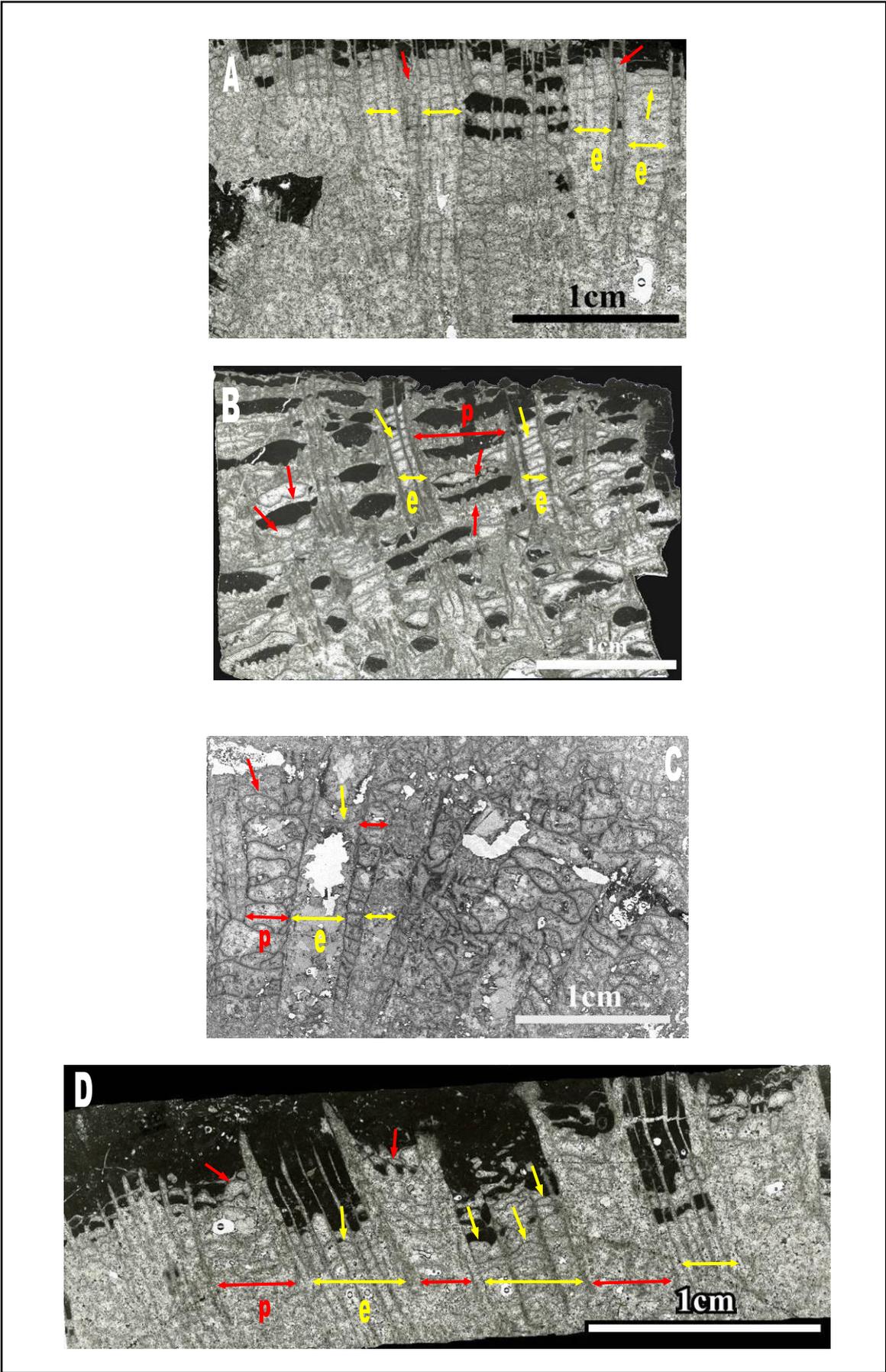


Figure 30

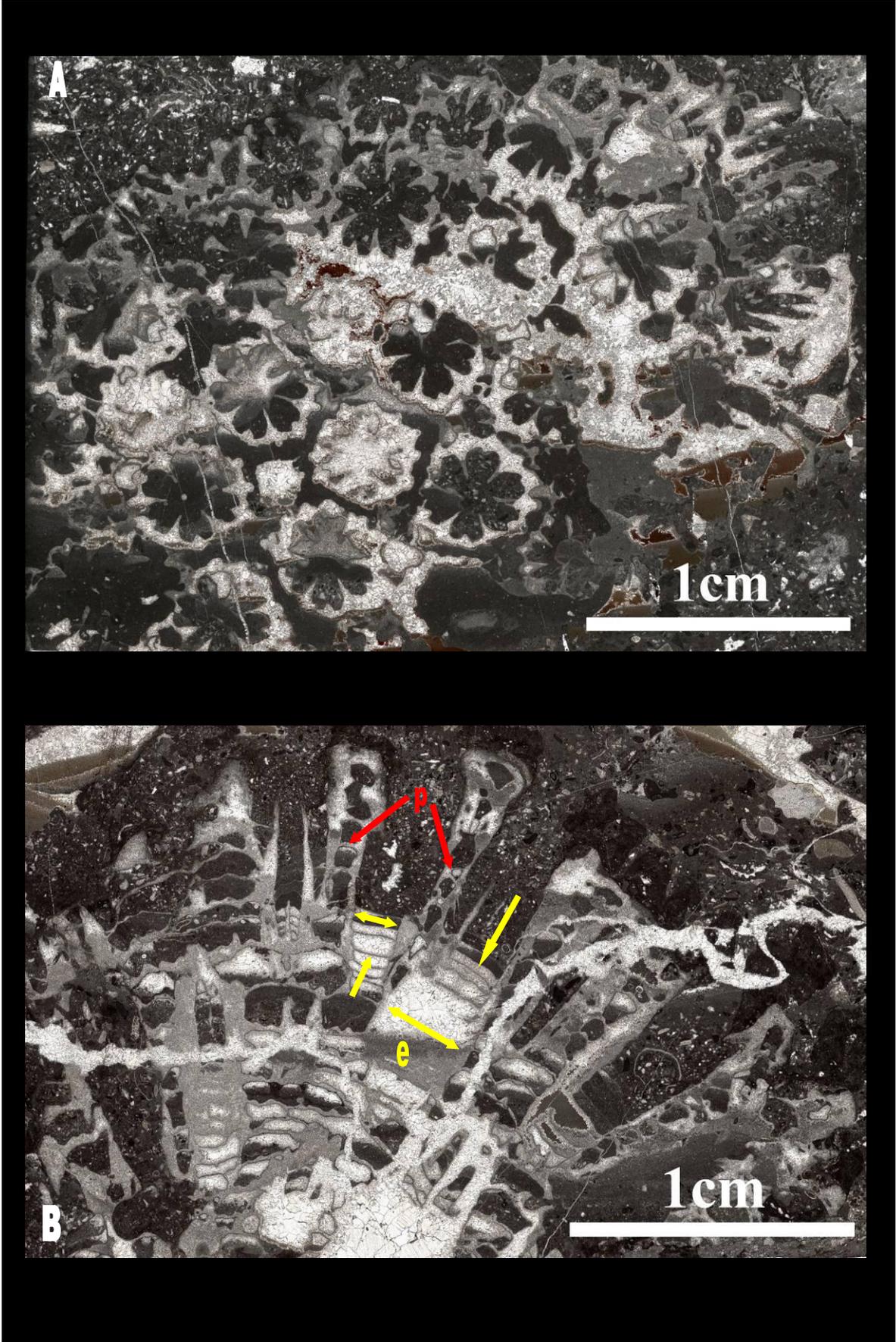
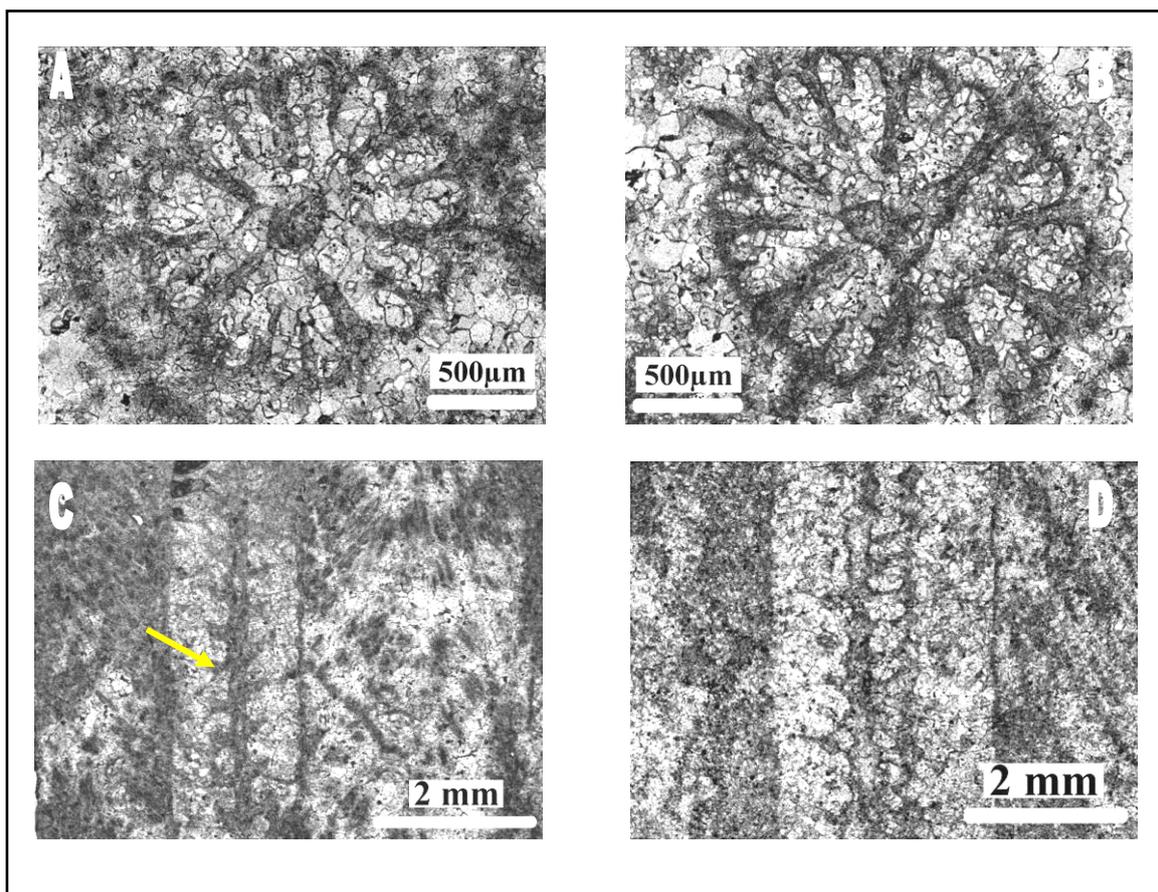


Figure 31

**Figure 31** - L'endothèque (e) et la périthèque (p) de *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) 1850 (Cap Ghir, Maroc – CGH-E V1).

**A** : section transversale. **B** : section longitudinale. (e : l'endothèque + flèches jaunes, p : périthèque + flèches rouges).



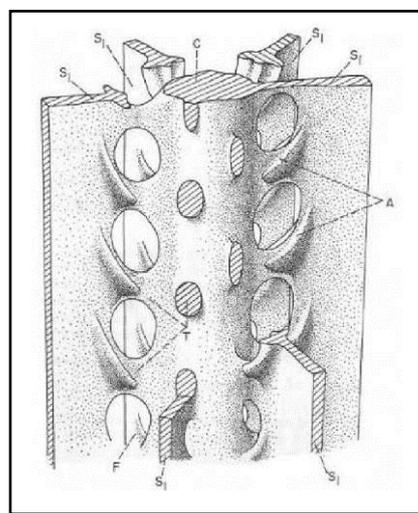
**Figure 32** - Types de columelle.

A & B et C : *Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976 **A** : Columelle styloforme. **B** : Columelle comprimée avec les côtés anguleux. **C** : Section longitudinale de la columelle avec les tigelles (Euville, Meuse, Lorraine, France – EUV B6). (flèche) **D** : *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889 Section longitudinale de la columelle (Mailly le Château, Bourgogne, France – MLC3).

## Columelle

La columelle est une structure squelettique axiale dans le centre des polypières qui est présente ou absente, connectée ou non aux éléments radiaires. A propos du mode de connexion entre la columelle et les cloisons il y a encore quelques doutes. Différentes formes de columelle ont été observées et étudiées. La columelle la plus observée en sections sériées et en lames minces a été la columelle styliforme. Il s'agit d'une colonne unique, forte et libre dans sa partie supérieure (Figure 29C&E; Figure 32A). Dans certaines *Stylina* la columelle styliforme n'est vraiment pas très forte, mais est libre et simple et un ou des anneaux de dissépinements l'entourent et évitent aux S1 de l'atteindre (Figure 29C, D, E&H). Des columelles lamellaires et discoïdes, selon leur forme en section transversale, (Figure 34F&G) sont les autres formes de columelle qui peuvent être trouvées dans certaines *Stylina sensu Étallon* et *Heliocoenia sensu Étallon*. Ces trois formes de columelles mentionnées ci-dessus peuvent être vues dans *Heliocoenia* connectées à des cloisons ou libre. Cela dépend de la section qui traverse la columelle. Quand la section passe dans les pores que Gill 1977 (Figure 33) a montré, la columelle peut être vue seule et libre (Figure 32A&C). Parfois, la soudure d'une, deux ou plusieurs cloisons bien développées à la columelle est possible (Figure 34A&B). Dans les lames minces et sections sériées étudiées, transversales et longitudinales, des petits allongements de certains coins de la columelle ont été observés (Figure 32B, C, et D). Cela entraîne une forme polygonale de la columelle styliforme liée aux tigelles qui connectent la columelle aux septes (Figure 32B). Les sections longitudinales confirment les sections transversales (Figure 32C & D) où quelques petites projections vers le haut à partir de la columelle ont pu être observées : les tigelles décrites par Gill 1977 (Figure 33). On peut confirmer cette hypothèse qu'il existe une tendance de la columelle à se connecter à des cloisons. Cette connexion finalement produit des pores entre les tigelles comme Gill 1977 l'a montré (Figure 33).

**Figure 33** - Schéma conceptuel 3D des relations entre les septes, les auricules, les tigelles et la columelle (Gill 1977). Les relations entre les septes et la columelle et l'existence des pores entre les cloisons du cycle primaire et la columelle. S1: septes du cycle primaire. c: columelle. A: auricule. F: Fenêtre ou pore. T: tigelle.



Un autre type de columelle est la columelle pariétale (Figure 34C&D et E) qui a été observée chez *Ironella* et chez *Diplocoenia*. Ce type de columelle n'est pas bien connu et il semble qu'il a une structure spongieuse branchue. Dans certaines sections, la columelle apparaît comme styliforme et libre, mais dans la même colonie, dans un calice voisin, elle apparaît pariétale comme un complexe de branches. La connexion entre les cloisons et la columelle pariétale est inconnue.

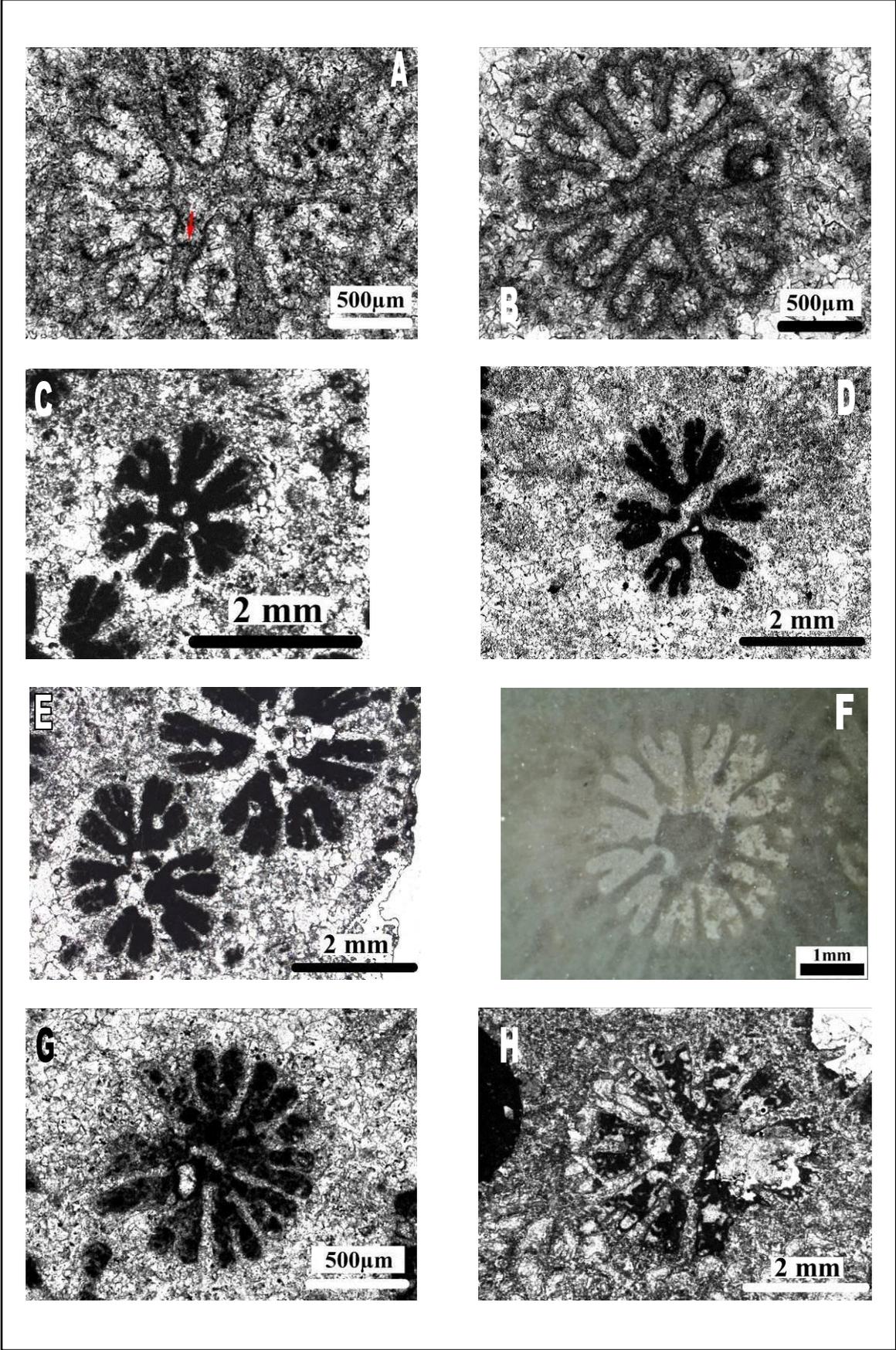
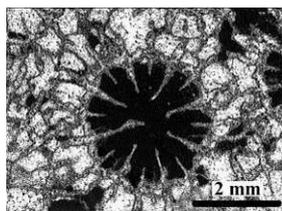
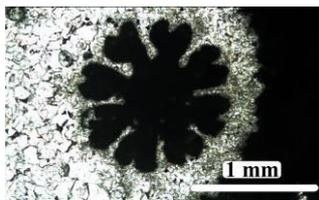
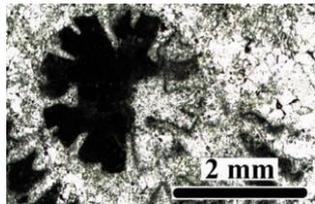
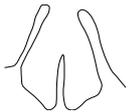


Figure 34

## Les chambres interseptales

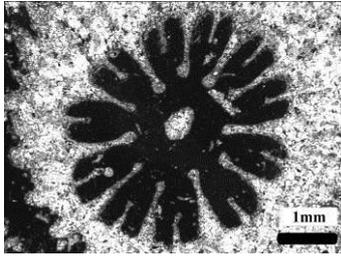
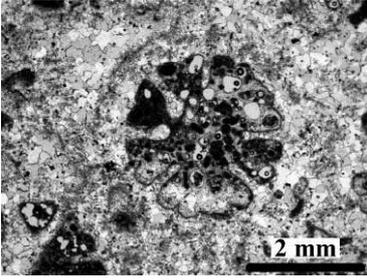
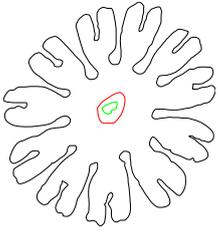
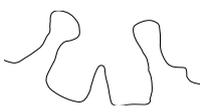
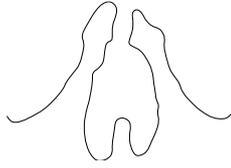
Ce terme désigne l'espace compris entre deux septes voisins. La forme des chambres interseptales est très variée et chaque espèce a sa propre forme. Bien que certaines formes intermédiaires ou la combinaison de diverses formes-types puissent toujours exister dans une colonie, la majorité des chambres interseptales montre une forme dominante. En étudiant les coraux plocoides, en raison de la forme générale de leur calice toujours circulaires à elliptiques, on pourrait penser que les chambres interseptales suivent généralement une forme circulaire ou subcirculaire. Mais ce n'est pas une règle et la forme des chambres *en boîte* ou *en triangle* sont communes (Tableau 9 & Tableau 10). Les deux parois des chambres sont les septes. Lorsque les cloisons sont longues les chambres interseptales sont également longues et inversement. Le nombre de chambres dépend évidemment du nombre de cloisons.

La face interne de la chambre interseptale est ouverte sur la cavité axiale ou fermée si les septes limitant sont connectés à la columelle. La marge externe de la chambre est la marge interne de la muraille du calice, c'est sa forme et son orientation qui sont significatives.

<i>Pseudocoenia suboconis</i>		<i>Pseudocoenia sp.</i>	<i>Pseudocoenia sp.</i>
Chambres interseptales		Chambres interseptales	Chambres interseptales
			
En triangle et longues (forme dominante)	En boîte et longues	Rondes et courtes	En boîte et courtes
			

**Tableau 9** - Les types de chambres interseptales.

**Figure 34** - Types de columelle et soudures des septes du premier cycle à la columelle. **A & B**, Section transversale de *Heliocoenia variabilis* Étallon 1859 (Euville, Meuse, Lorraine, France - EUV B6), **A** : Soudures des six septes au même niveau à la columelle et symétrie bilatérale par rapport à l'axe qui passe par la columelle. Flèche rouge montrant la soudure entre le septes et la columelle. **B** : même colonie (Euville, Meuse, Lorraine, France – EUV B6), soudures de cinq septes au même niveau à la columelle et symétrie bilatérale par rapport de l'axe qui passe par la columelle **C-E**, *Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889 (Dompevrin Meuse, Lorraine, France – DOM49), Différents états de la columelle, styliforme à pariétale. **C** : Libre, **D** : soudure aux septes du premier cycle **E** : Columelle pariétale. **F** : Columelle libre entouré par dissépinements chez *Stylina girodi* Étallon 1859 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1074F, section sériée : 1.320 cm). **G** : Columelle lamellaire en section transversale chez *Heliocoenia sp.* (Betioky, Madagascar – BET50). **H** : Columelle discoïde ou columelle comprimée en section transversale chez *Stylina girodi* Étallon 1859 (Bure, Meuse, Lorraine, France – PPA1072 E).

<i>Stylina cf. decemradiata</i>	<i>Pseudocoenia sp.</i>		<i>Pseudocoenia sp.</i>
Chambres interseptales	Chambres interseptales		Chambres interseptales
			
Rondes et longues	En boîte et courtes	Rondes et courtes (forme dominante)	Rondes et longues
			

**Tableau 10** - Types de chambres interseptales.



## CHAPITRE 4 : Description systématique

### Introduction

Parmi les 36 espèces de coraux jurassiques étudiées (Tableau 12), 33 espèces plocoides et trois espèces cérioïdes, ont été classées et présentées dans huit genres (*Heliocoenia*, *Stylina*, *Ironella*, *Pseudocoeniopsis*, *Pseudocoenia*, *Cyathophora*, *Solenocoenia* et *Diplocoenia*) (Tableau 11) et sous les quatre familles Stylinidae, Rhipidogyridae, Cyathophoridae et Solenocoeniidae du sous-ordre Stylinina. Dans la famille Stylinidae, les genres *Pseudocoenia* et *Bilaterocoenia* se séparent de *Stylina* et *Heliocoenia* par leur absence de columelle, leurs endothèque et périthèque tabulaires et par la symétrie bilatérale des secteurs chez *Bilaterocoenia*. La famille Rhipidogyridae se caractérise par une structure trabéculaire néorhipidacanthes et se distingue des Stylinidae par la taille des trabécules. Dans la famille des Cyathophoridae, le genre *Cyathophora* se distingue par sa muraille tabulothécale. La présence de canaux, dans la périthèque et sur la surface de la colonie sont un caractère unique chez *Solenocoenia* qui justifie la famille des Solenocoeniidae. Le classement précis de *Diplocoenia* n'est pas bien clair pour moi mais ce genre peut prendre sa place parmi les Stylinidae selon ses caractères structuraux (présence de la columelle, endothèque subtabulaire) et sa microstructure qui n'est pas encore bien connue mais montre beaucoup de ressemblances avec *Heliocoenia*.

### Abréviations

#### Pour la synonymie :

- ? : attribution douteuse.  
 non : matériel non synonyme du matériel présenté  
*pars* : attribution partielle.  
 Cit. : citation, un spécimen est évoqué mais non décrit et non figuré dans l'article.  
 cf. : conférer  
 aff. : *affinis*, voisin de

Les synonymies ne sont pas le résultat d'une véritable révision mais sont davantage une liste objective des références qui ont été faites au taxon considéré dans la littérature.

**Tableau 11** – Systématique et structure coloniale des coraux étudiés.

Sous-ordre	Famille	Genre	Structure coloniale
<b>Stylinina</b>	Stylinidae	<i>Stylina</i> <i>Heliocoenia</i> <i>Pseudocoenia</i> <i>Bilaterocoenia</i> <i>Pseudocoeniopsis</i>	plocoides
		<i>Diplocoenia</i>	cérioïdes
	Rhipidogyridae	<i>Ironella</i>	plocoides
	Cyathophoridae	<i>Cyathophora</i>	plocoides
	Solenocoeniidae	<i>Solenocoenia</i>	plocoides

**Tableau 12** Liste des espèces, des échantillons étudiés et leur âge.

Liste des espèces, des échantillons et leur âge				
N°	Espèce	Échantillon	Âge géologique	
			Séries / Époque	Étage / Âge
1	<i>Heliocoenia variabilis</i>	SOR 145	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		EUV B6	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		BLP 2012	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		HAS	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
2	<i>Heliocoenia gracilis</i>	SOR 130	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		POL LIE 16	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		LIE MTO 1	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		PAG 6	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		DOM2	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
3	<i>Heliocoenia decora</i>	MLC19	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur
4	<i>Heliocoenia sp.</i>	BET50	Jurassique moyen / Dogger	
5	<i>Ironella rutimeyeri</i>	DOM 49	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		MLC3	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur
6	<i>Ironella sp.1</i>	Photo de R41874a, Photo de R41913a et ...	Jurassique	
		BET 24A	Jurassique moyen / Dogger	
7	<i>Ironella sp. 2</i>	BET51	Jurassique moyen / Dogger	
8	<i>Ironella sp. 3</i>	MON 2	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		MON 3		
		SGE F	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
9	<i>Ironella sp. 4</i>	BET 45	Jurassique moyen / Dogger	
10	<i>Stylina dubia</i>	PPA1074AF	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur
		PPA1074 C2		
		PPA1073H		
		PPA1074D		
11	<i>Stylina stellata</i>	PPA1154P	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
12	<i>Stylina hourcqi</i>	BET 24B	Jurassique moyen / Dogger	
13	<i>Stylina decemradiata</i>	SOR 132	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		SGE E	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
14	<i>Stylina girodi</i>	PPA1074A	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur
		PPA1074 G		
		PPA1074C		

		PPA1074C3		
		BURE1		
		PPA1072E		
		PPA1074F		
		PPA1074C4		
15	<i>Stylina</i> aff. <i>ceriomorpha</i>	BET 5-1	Jurassique moyen / Dogger	Bajocien-Bathonien
		BET 6-22		
		BET 6-24		
16	<i>Stylina</i> sp. 1	BET 37-9		
17	<i>Stylina</i> sp. 2	CAQ A	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
18	<i>Pseudocoenia fallax</i>	MON2A	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
19	<i>Pseudocoenia hexaphyllia</i>	CGH-E V1 3	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur-Kimméridgien inférieur
20	<i>Pseudocoenia slovenica</i>	Photos des R41307, R41308, R41320	Jurassique	
21	<i>Pseudocoenia limbata</i>	DOM 9	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		PAG 14	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		SGE 5a	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		BLP 22.27	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
22	<i>Pseudocoenia brevisseptata</i>	PPA1194O	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur
23	<i>Pseudocoenia decipiens</i>	SOR 101	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		SOR 125	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		SGE d1b	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		DOM 1	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		BLP 15b 28	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
24	<i>Pseudocoenia fromenteli</i>	BLP17Q	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		PPA1140AQ	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		BLP 2036	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		EUV37	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
25	<i>Pseudocoenia baltovens</i>	SOR 135	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
26	<i>Pseudocoenia</i> sp.	DOM	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		PPA1158	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
27	<i>Pseudocoenia suboconis</i>	SAM	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		RSR L2 A	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		CAQ B	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen

28	<i>Pseudocoenia radisensis</i>	Photos des R41994 a&b	Jurassique	
29	<i>Pseudocoeniopsis longiseptata</i>	MLC	Jurassique supérieur	Oxfordien supérieur
30	<i>Pseudocoeniopsis sp.</i>	BLP 22.33	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
31	<i>Cyathophora bourgueti</i>	CAQ J	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
		CAQ C		
32	<i>Solenocoenia sexradiata</i>	PPA1154E	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
33	<i>Solenocoenia gracilis</i>	ZWI	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
34	<i>Diplocoenia sp. 1</i>	SURA3	Jurassique supérieur	Oxfordien moyen
35	<i>Diplocoenia varia</i>	BET 24	Jurassique moyen / Dogger	
36	<i>Diplocoenia sp.2</i>	BET 6-36	Jurassique moyen / Dogger	Bajocien-Bathonien

### Paléontologie systématique:

Sous-embranchement **Cnidaria** Hatschek 1888

Classe **Anthozoa** Ehrenberg 1834

Ordre **Scleractinia** Bourne 1900

Sous-ordre **Stylinina** Alloiteau, 1952

Famille **Stylinidae** d'Orbigny, 1851

**Diagnose de la famille** – Polypiers coloniaux avec arrangement des calices variable : plocoides (seuls étudiés ici), phacéloïde, cérioïdes ou dendroïde. Eléments radiaires à faces latérales ornées par des granules ou des épines et à bords internes ornés par des auricules koutaliformes. Disposition des septes variable (hexamérale, octamérale, décamérale, dodécamérale) avec symétrie radiale ou bilatérale. Columelle présente ou absente, styliforme, aplatie, lamellaire ou pariétale. Endothèque composée de planchers incomplets subtabulaires ou tabulaires et de vésicules. Muraille de structure variable : parathèque, paraseptothèque, septothèque, étallonothèque. Périthèque des genres plocoides constituée de couches trabéculaires, avec ou sans épines et souvent de vésicules ou des planches (tabulés). Microstructure des éléments radiaires composée d'axes trabéculaires subverticaux ou d'axes ramifiés partant d'un plan médian parfois souligné par une ligne claire en section transversale (chez les *Pseudocoenia*, *Pseudocoeniopsis* la microstructure des éléments radiaires et la muraille sont inconnus).

**Discussion** – Au cours de cette étude sur les coraux plocoides, j'ai trouvé que *Heliocoenia*, *Ironella* et *Stylinina* possèdent des caractères structuraux, microarchitecturaux et microstructuraux très proches. Les caractères en commun entre les trois genres sont :

- la périthèque développée ou bien développée,
- les septes forts et épais ornés à leurs faces latérales par des épines ou granules et leur bord interne par des auricules de forme variable,
- une columelle de forme variable,
- une endothèque composée par des planchers incomplets subtabulaires et des dissépiments,

- une muraille paraseptothéciale ou étallonothéciale composée par les côtes et les structures trabéculaires continue ou discontinue,
- une périthèque constituée par des couches à structure trabéculaire, des épines sur les couches et des dissépiments vésiculeux qui remplissent les espaces entre les couches,
- une microstructure des éléments radiaires granuleuse ou en axes trabéculaires ramifiés partant d'un plan médian.

Je considère la microstructure comme le caractère le plus significatif pour séparer ces genres dans deux familles. Je garde toutefois *Ironella* dans les Rhipidogyridae sur la base de la taille plus grande des trabécules et la distance plus grande entre les axes trabéculaires (néorhipidacanthés), de la spécificité morphologique des auricules et sur le contraste d'épaisseur des cycles de septes.

Parmi les échantillons étudiés pour cette thèse, j'ai aussi trouvé et étudié quelques espèces de *Diplocoenia* (un genre cérioïdes) mais ayant aussi beaucoup de caractères en commun avec *Heliocoenia*, *Ironella* et aussi *Stylina*. Parmi les caractères structuraux et microstructuraux de *Diplocoenia* ; les septes forts, auriculés, les septes ornés par des granules et la columelle pariétale ou styliforme le rapprochent d'*Heliocoenia*, *Ironella* et *Stylina*. La microstructure de *Diplocoenia* n'est pas encore bien connue (Löser, 2009).

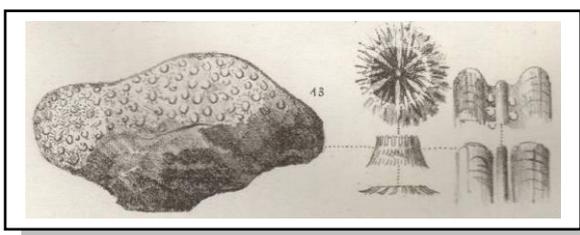
Les genres *Proaplophyllia* Roniewicz, 1976 (phacéloïde), *Stylosmia* Edwards et Haime, 1848 (phacéloïde), *Goniocora* Edwards et Haime 1851 *Enallhelia* Edwards et Haime, 1849 (dendroïdes) peuvent être aussi classés dans cette famille.

Âge –? Trias moyen, Jurassique - Crétacé.

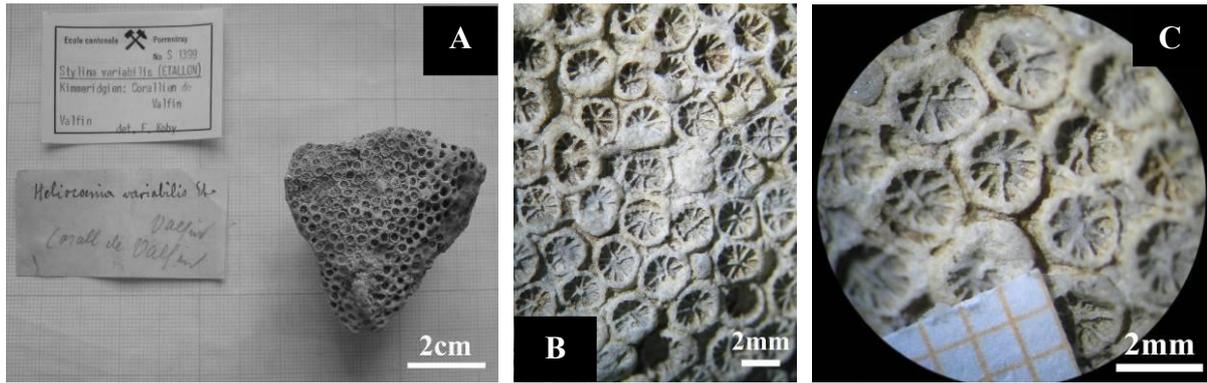
## Genre *Heliocoenia* Étallon 1859

**Espèce type** : *Heliocoenia variabilis* Étallon 1859

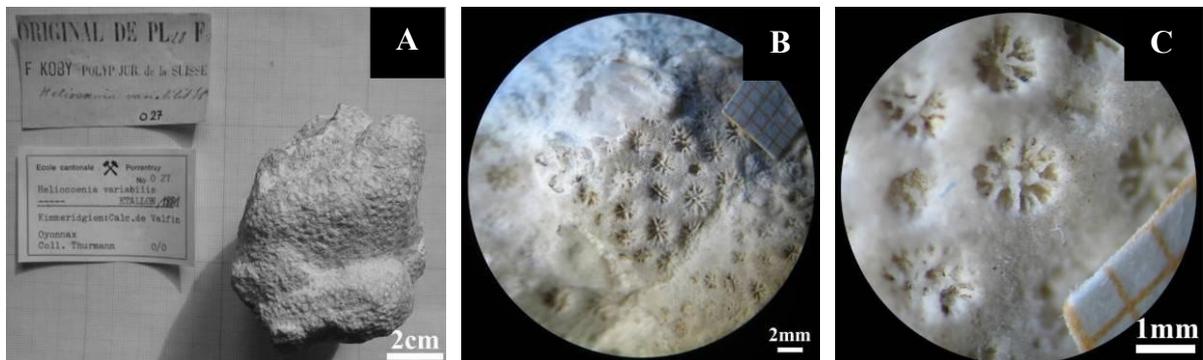
*Heliocoenia* est l'un des genres les plus discutables et problématiques parmi les plicoïdes. Depuis 1859 que le genre *Heliocoenia* a été établi par Étallon sans aucune image les caractères de ce genre sont restés assez confus, d'autant qu'en 1864, Étallon a redécrit ce genre avec une figure (Figure 35) qui était en contradiction avec sa description originale. De nombreux auteurs (Koby 1881, Alloiteau 1948b, Lafuste 1957, Beauvais 1964, Roniewicz 1966, Gill 1977 et Löser 2006 Baron Szabo 2002) ont essayé de redécrire ce genre, mais, malgré des années de travail, un consensus général sur les caractères génériques d'*Heliocoenia* n'est pas atteint et une vision unique des rapports avec *Stylina* encore moins. Récemment, deux spécimens d'*Heliocoenia variabilis* ont été observés dans le Musée jurassien des sciences naturelles de Porrentruy (Suisse). Le spécimen n°027 de la collection Thurmann, photographié par B. Lathuilière (Figure 37), provient d'Oyonnax. Un autre spécimen (n°S1399) (Figure 36) provient du Kimméridgien de Valfin et porte les noms de *Stylina* ou *Heliocoenia variabilis* déterminé par Koby. Ce dernier peut être considéré comme un syntype. Dans le doute, il pourrait être publié comme un néotype. Les deux spécimens montrent tous les caractères de *Heliocoenia variabilis* Étallon (1859).



**Figure 35** – *Heliocoenia variabilis* Étallon (1859) in Étallon 1864.



**Figure 36** – A-C : *Heliocoenia variabilis* Étallon, 1859 (n°S1399 - Musée jurassien des sciences naturelles de Porrentruy, Suisse) considéré comme syntype. (Photo : B. Lathuilière).



**Figure 37** – A-C : *Heliocoenia variabilis* Étallon 1859 (Coll. Thurmann, n°027) (Kimméridgien : Calc. De Valfin, Oyonnax ; Musée jurassien des sciences naturelles de Porrentruy, Suisse). (Photo : B. Lathuilière).

**Diagnose du genre** – Polypiers coloniaux plocoides de forme massive ou branchue et de taille variable. Polypières saillants, un peu élevés sur la surface de la périthèque en forme de cônes tronqués ou de cylindres ; ou bien sans relief sur la surface de la périthèque. Polypières serrés ou espacés. Calices subcirculaires, circulaires ou elliptiques chez l'adulte et circulaire chez les jeunes individus. Eléments radiaires assez forts. Surface de la périthèque légèrement costulée ou granulée, les granules remplissant toute la surface de la périthèque entre les polypières. Columelle forte allongée et projetée vers le haut ou un peu profonde. Eléments radiaires bicunéiformes disposés en symétrie hexamérale à l'état adulte mais issu de stade initiaux tétraméraux puis hexaméraux. Symétrie bilatérale par rapport au plan qui passe par l'allongement de la columelle ou par deux septes opposés soudés à la columelle. Faces latérales des septes ornées finement par des épines ou des granules. Bords internes ornés par des auricules koutaliformes de formes variables en section : rhopaloïde, claviformes ou en forme de T. Deux ou parfois trois, quatre ou même six septes plus développés s'attachent à la columelle aplatie, comprimée, lamellaire ou styliforme au même niveau. La soudure des septes S1 à la columelle produit des pores entre les S1 et columelle qui se rangent

longitudinalement, périodiquement et irrégulièrement ou régulièrement et empêchent des S1 d'être continus longitudinalement. Endothèque subtabulaire, constituée par des planchers incomplets, fins et convexes ou horizontaux. Étallonothèque ou paraseptotheque épaisse, enveloppant les côtes et les trabécules secondaires (continues et discontinues) entre les côtes et à la marge externe de la muraille (« côtes intercalaires » des auteurs). Ces trabécules secondaires sont contenues dans le prolongement du plan des costo-septes ou bien sont vraiment intercalaires. Côtes sortant parfois de l'étallonothèque de même que les trabécules secondaires (continues ou discontinues). Périthèque composée de couches à structure trabéculaire et épineuse, issues des côtes et formant itérativement une surface commune entre les calices à chaque stade de croissance. Cette surface épineuse devient une base pour l'installation des vésicules disséminales, elles même recouvertes par une nouvelle couche. Microstructure des éléments radiaires en section transversale composée de points sombres (section des axes verticaux ou trabécules primaires) et de trabécules ramifiés à partir des axes primaires. Elle peut aussi apparaître sous forme d'une ligne claire et un peu en zigzag au milieu du septe. Bourgeoisements extracalicinaux abondants.

## Discussions

Dans sa diagnose initiale, Étallon (1859) donne les caractères suivants :

“ Polypiérites serrés [...] munis d'une double muraille, l'externe épaisse, un peu plus aux angles, mais restant toujours elliptique. Calices subcirculaires, [...] les intervalles couverts d'une granulation serrée” [...] “l'appareil septal dépend, si ce n'est dans une espèce douteuse, de dix systèmes qui présentent cette particularité de n'être pas égaux; il y a six grandes cloisons et quatre autres presque aussi développées [...] Les granulations de la surface, la présence de côtes seulement près du bord calicinal et la disposition de l'appareil septal me semblent distinguer ce genre des Stylines...”

Les sujets de discussions se concentrent autour de la double muraille, des systèmes et de la symétrie, de la columelle et sa relation avec les septes et enfin de la périthèque.

## La muraille

Pour la première fois Étallon 1859, parle d'un double muraille, épaisse aux angles. Ce caractère cause beaucoup de discussions parmi les spécialistes de coraux (Fromentel 1861, Koby 1881, Alloiteau 1948b, Beauvais 1994). La muraille double ou unique, a toujours été assez incertaine ou compliquée à comprendre.

Un anneau blanc sans structure déterminable autour des calices, enveloppant des structures trabéculaires, est observé, sans qu'on puisse en déceler la microstructure originelle. Je l'ai nommé étallonothèque (cf chapitre 3). Cette muraille épaisse enveloppant des côtes et aussi des structures trabéculaires secondaires peut expliquer l'appellation originale de « double muraille » par Étallon et peut correspondre à la “pseudothèque” d'Alloiteau (1948b) et aussi à la description par Beauvais (1994) d'un anneau parathécalle et de stéréozone septo-parathécalle construite par anneaux de disséminations, des côtes et des « côtes intercalaires ».

Cette épaisseur de la muraille cause la réduction des espaces entre les polypiérites et en conséquence l'angularité de la muraille à sa bordure externe. À sa marge interne, l'étallonothèque dessine toujours un polypiérite subcirculaire ou elliptique.

L'étallonothèque peut être visible chez *Stylina* mais elle sera simple et sans trabécules secondaires au bord de la muraille. L'étallonothèque peut être aussi observée chez *Ironella* avec des trabécules secondaires continus, plumeux ou en frange de tapis ; ou discontinu dans la muraille et aussi au bord de la muraille (« côtes intercalaires »).

### **Les « côtes intercalaires »**

Les « côtes intercalaires » sont des structures intéressantes et leur relation avec les côtes n'ont pas été interprétées de façon satisfaisante (Koby 1881, Alloiteau 1948b, Roniewicz 1966 & 1976 et Beauvais 1994). Les « côtes intercalaires » – comme je l'ai déjà expliqué au chapitre structures - sont des axes trabéculaires secondaires issus des côtes s'éloignant des côtes vers le bord extérieur de la muraille. Leur connection avec les axes trabéculaires secondaires n'est pas toujours bien visible ou réelle. Ces structures discontinues dans la muraille et à la marge de la muraille créent un aspect intercalaire. Cette situation est visible aussi bien chez *Heliocoenia* que chez *Ironella*.

### **Périthèque**

La surface granulée est l'un des caractères de *Heliocoenia* et d'*Ironella* qui ne peut pas être observé chez *Stylina* avec sa surface périthéciale costulée. En profondeur de la périthèque, les épines s'installent perpendiculairement aux couches trabéculaires. La dernière couche trabéculaire sur la surface de la périthèque donne un aspect granuleux à cette surface. Près du calice où les couches se redressent et deviennent parallèles ou subparallèles entre elles, les épines à microstructure trabéculaire apparaissent en section transversale comme un anneau de « côtes intercalaires » autour du calice relié à une couche trabéculaire.

Comme chez *Stylina* et *Ironella*, la périthèque d'*Heliocoenia* est composée par des couches qui ont une microstructure trabéculaire et sont reliées aux côtes à chaque stade de leur croissance, créant ainsi une surface qui connecte les côtes et les calices. Cette surface granuleuse ou épineuse est une base pour l'installation des vésicules pendant que les polypierites poussent et s'élèvent sur cette surface avant la mise en place d'une nouvelle surface supérieure de nature trabéculaire.

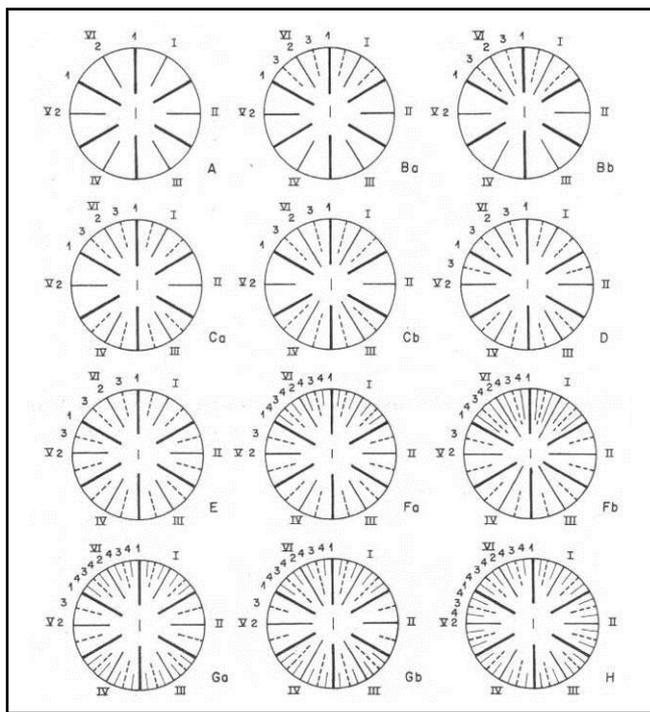
### **La columelle**

Chez *Heliocoenia* la columelle est le plus souvent aplatie, allongée, lamellaire mais la forme styliforme est aussi visible comme dans d'autres genres lorsque la section passe par les pores qui existent entre les septes et la columelle. L'allongement de la columelle se fait dans le plan de symétrie bilatérale qui passe au milieu de la columelle. Au contraire de *Stylina*, des vraies connections se font entre les septes de premier cycle et la columelle. C'est un caractère essentiel chez *Heliocoenia*. Parfois ce sont les deux septes opposés les plus développés par rapport à l'allongement de la columelle. Parfois plus de deux septes (3, 4, 5 ou 6) se soudent à la columelle et au même niveau. Cette soudure crée des pores longitudinalement régulièrement rangés entre les septes et la columelle (Gill 1977) qui n'existent pas chez *Stylina*.

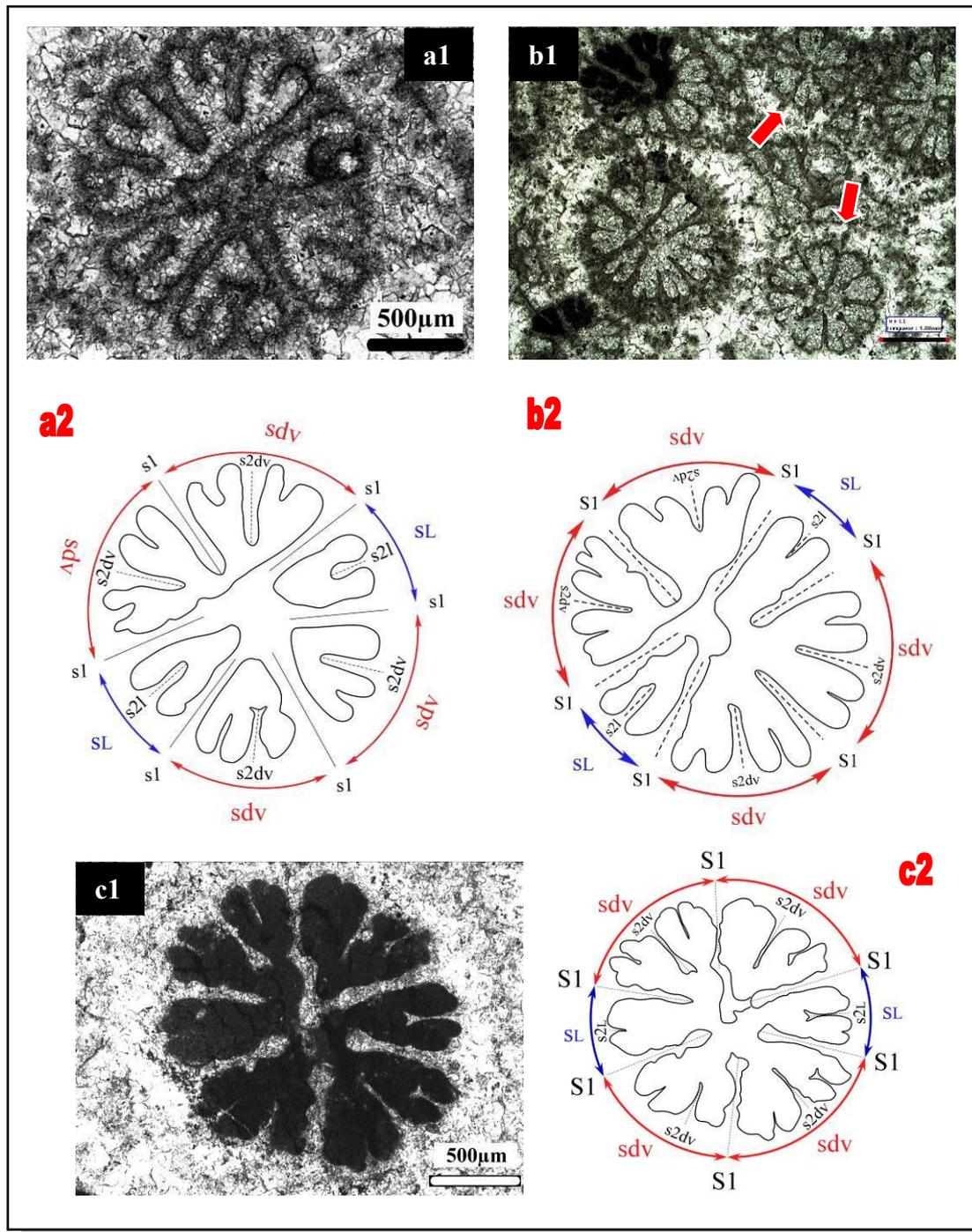
### Disposition des septes et symétrie de l'appareil septal

Chez les individus adultes avec calice subcirculaire, la bilatéralité est bien visible et les éléments radiaires se rangent par rapport un plan médian qui passe au milieu de la columelle allongée et les deux septes opposés soudés à la columelle. À mon avis les schémas de Lafuste 1957 montrent simplement les différents stades de développement de calice de jeunes à adulte. Chez les deux genres proches de *Heliocoenia* (*Stylina* et *Ironella*) la symétrie est toujours radiale. A partir des calices jeunes et circulaires, il semble que la symétrie peut prendre les deux modes radial et bilatéral.

Roniewicz (1966 ; p. 203, fig. 9) a décrit et illustré la disposition des septes chez *Heliocoenia* et les a divisé en trois sous-genres *Hexaheliocoenia*, *Octoheliocoenia* et *Decaheliocoenia*. Dans son schéma et aussi dans ses descriptions elle montre et décrit les calices avec deux (*Octoheliocoenia*) ou quatre (*Decaheliocoenia*) septes S2 dans les secteurs dorso-ventraux presque aussi développés que les S1 et aussi certains septes S2 moins épais mais développés. Elle les considère comme des S1 qui s'installent dans les deux secteurs latéraux définis par le plan de symétrie bilatérale. Selon mes observations sur les sections sériées de *Heliocoenia*, je ne confirme pas les septes développés et moins forts qu'elle montre dans son schéma comme S1 et je pense qu'il faut considérer les septes moins forts mais développés comme S2. En conséquence les *Heliocoenia* comme la plupart des Scleractinia restent hexamérales. Beauvais (1994) a décrit et illustré des modèles complets de développement de l'appareil septal d'*Heliocoenia*. Elle considère les stades 12, 16, 20, 22, 24, 32, 40 et 48 septes pour *Heliocoenia* (Figure 38). Beauvais (1994) remarque que les septes se disposent en "symétrie radiaire hexamérale, doublée d'une symétrie bilatérale". Je suis d'accord avec les schémas et les stades qu'elle a présentés pour *Heliocoenia* mais je voudrais simplement préciser que les septes des différents cycles se disposent en ordre hexaméral en deux, trois ou quatre cycles mais le mode d'insertion des septes est contrôlé par la symétrie bilatérale. Ce plan de bilatéralité passe au milieu de l'allongement de la columelle ou de l'allongement du calice ou parfois par deux septes opposés soudés à la columelle.



**Figure 38** - les stades de disposition des septes du genre *Heliocoenia* Étallon (selon Beauvais, 1994). **A** : stade à 12 septes ; **B** : stade à 16 septes ; **C** : stade à 20 septes ; **D** : stade à 22 septes ; **E** : stade à 24 septes ; **F** : stade à 32 septes ; **G** : stade à 40 septes ; **H** : stade à 48 septes.



**Figure 39** – **a1&a2** : *Heliocoenia variabilis* Étallon, 1859 (EUVB6); les secteurs dorso-ventraux : (*sdv*) et latéraux : (*sL*) inégaux. **b1&b2** : *Heliocoenia variabilis* Étallon, 1859 (Sorcy145); les secteurs dorso-ventraux (*sdv*) et latéraux (*sL*) inégaux et égaux. **b1** : Les deux flèches rouges montrent les deux calices jeunes avec secteurs égaux. **b2** : les secteurs inégaux avec la position des secteurs latéraux proches des secteurs dorso-ventraux à petits angles. **c1&c2** : *Heliocoenia variabilis* Étallon, 1859 (Sorcy145); les secteurs dorso-ventraux (*sdv*) et latéraux (*sL*) égaux. *sp* : secteurs dorso-ventraux; *se* : secteurs latéraux; *S1* : septes de premier cycle; *s2dv* : septes de deuxième cycle dorso-ventraux; *s2L* : septes de deuxième cycle latéraux.

Comme Roniewicz (1966, fig. 9) le montre, chez certaines espèces, les septes se disposent dans les différents secteurs égaux ou inégaux. Les secteurs égaux peuvent s'observer chez la plupart des calices jeunes (maximum jusqu'au stade de développement avec 24 septes) qui montrent aussi une symétrie bilatérale (Figure 39b1). Les secteurs inégaux peuvent s'observer chez la plupart des calices adultes (avec tous les stades de développement des septes) (Figure 39a1&a2 ; Figure 39b1&b2 ; Figure 39c1&c2). Chez les calices adultes, les secteurs dorso-ventraux possèdent de grands angles et les secteurs latéraux possèdent toujours de petits angles (Figure 39). Chez les *Heliocoenia* adultes à symétrie bilatérale, les secteurs dorso-ventraux sont constitués par quatre secteurs à grand angle et les secteurs latéraux par deux secteurs à petit angle chacun étant disposé entre deux secteurs dorso-ventraux. Dans certains calices adultes les secteurs dorsaux et ventraux prennent parfois des valeurs presque égales et en conséquence les secteurs latéraux restent à mi-distance des S1 ventraux et dorsaux (Figure 39b1&b2 ; Figure 39c1&c2). Cependant, parfois les secteurs dorsaux et ventraux prennent des angles inégaux les uns par rapport aux autres et en conséquence les secteurs latéraux sont déplacés vers les secteurs dorsaux ventraux à petit angle (Figure 39a1&a2). Ces dispositions de septes peuvent se voir à tous les stades de développement des septes.

Les septes de troisième cycle jusqu'au stade avec 20 septes se développent dans les secteurs dorso-ventraux et aux deux côtés de chaque S2 dorso-ventraux (Figure 38). A partir des stades à 22 septes, les septes de troisième cycle peuvent prendre aussi les places aux côtés des S2 latéraux (Figure 38).

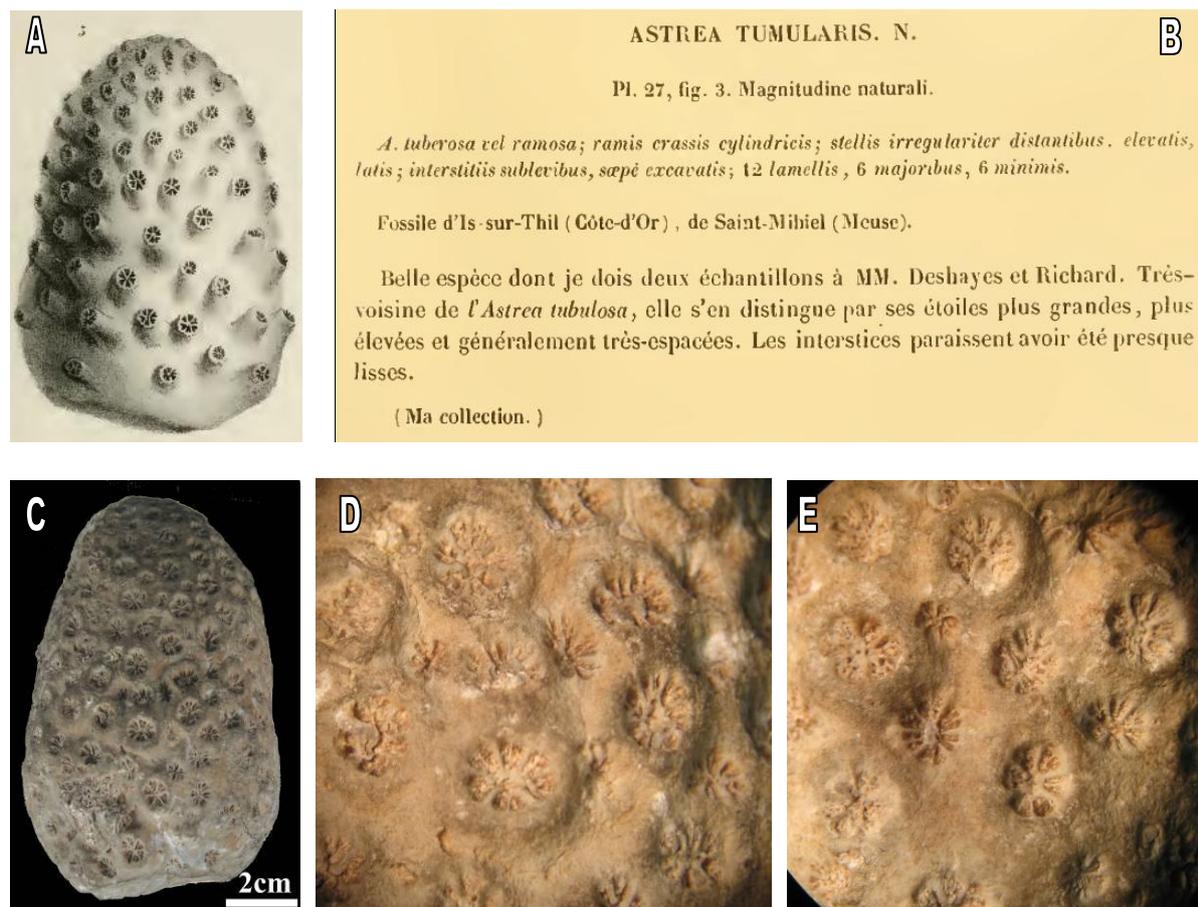
## Synonymies des genres

### *Conocoenia* d'Orbigny 1849

*Conocoenia* a été créé par d'Orbigny (1849, p. 32) (Figure 40) avec des caractères comme les calices bien saillants, coniques et lisses. La seule espèce *Conocoenia tumularis* Michelin (1843) (Figure 41) a été introduite pour ce genre par le même auteur. Le syntype figuré de Michelin M00252 MNHN Paris a été observé. Par les caractères de son espèce-type, le genre doit être mis en synonymie avec *Heliocoenia*. Alloiteau 1948b n'avait pu observer le syntype et ne prit pas parti sur le rattachement au genre *Heliocoenia* qu'il attribue d'ailleurs par erreur à d'Orbigny 1849.

§ *G. Conocoenia*, d'Orb., 1847. C'est une *Stilyna*, à calice très-saillant, sans côtes extérieures prolongées, l'appareil exothécal lisse. Une seule espèce de l'étage corallien. Ex. : *Astrea tumularis*, Michelin.

**Figure 40** – Texte original décrivant le genre *Conocoenia* et désignant son espèce-type par d'Orbigny (1849).



**Figure 41** – **A** : *Astrea tumularis* figuré dans Michelin (1843). **B** : Texte original décrivant l'espèce *Astrea tumularis* par Michelin (1843). **C-E** : Syntype de *Astrea tumularis* Michelin, 1843 (au MNHN M00252).

### ***Alloiteaucoenia* Beauvais 1964**

En 1964, Beauvais crée *Alloiteaucoenia* (p.144) sur la base de *Heliocoenia tumularis* in Alloiteau (1948b) (= *Heliocoenia variabilis* Étallon, 1859). Elle déclare que le spécimen d'*Astrea tumularis* Michelin (1843) utilisé par Alloiteau (1948b) pour décrire *Heliocoenia*, possède 12 septes et considère à tort que ce spécimen est le matériel-type de *Conocoenia* d'Orbigny (1849). Mais le *Heliocoenia* d'Alloiteau possède 20 septes et ces deux genres ne sont pas considérés identiques. Pour les caractères génériques d'*Alloiteaucoenia*, elle considère explicitement que ce sont les mêmes caractères qu'Étallon a mentionnés en 1859 pour *Heliocoenia* et les mêmes caractères décrits par Alloiteau (1948b) pour ce même genre. *Alloiteaucoenia* est donc un synonyme postérieur de *Heliocoenia*.

### ***Alloiteaucoenia (Kobycoenia)* Beauvais 1964**

Le sous-genre *Kobycoenia* est également créé par Beauvais (1964, p.146) sur la base de *Kobycoenia claudiopolisensis* et avec comme seule distinction l'absence des côtes intercalaires. L'absence des côtes intercalaires chez ce sous-genre peut être considérée comme une variabilité de *Heliocoenia*. Déjà, *Alloiteaucoenia* Beauvais, 1964 est considéré comme le

synonyme de *Heliocoenia*, donc *Kobycoenia* doit être aussi considéré comme un synonyme de *Heliocoenia* Étallon 1859.

### ***Stylohelia* de Fromental 1861**

L'un des genres les plus proches de *Heliocoenia* par ses caractères est *Stylohelia* de Fromental. Koby 1881, classé *Stylohelia* avec *Dendrohelia coalescens* Goldfuss qui n'est pas un genre Jurassique. Alloiteau 1956 décrit *Stylohelia* de Fromental de Gray (Haute-Saône, Oxfordien) et remarque pour ce genre une périthèque développée formée de feuillets qui sont visibles en section longitudinale et couvert de stries granuleuses et 24 septes rangés en système hexaméral. Il précise que la surface de la périthèque est costulée et non granulée, constituée par des côtes très fines et dissépiments et aussi des synapticules.

Alloiteau considère trois différences entre *Stylohelia* et *Heliocoenia* :

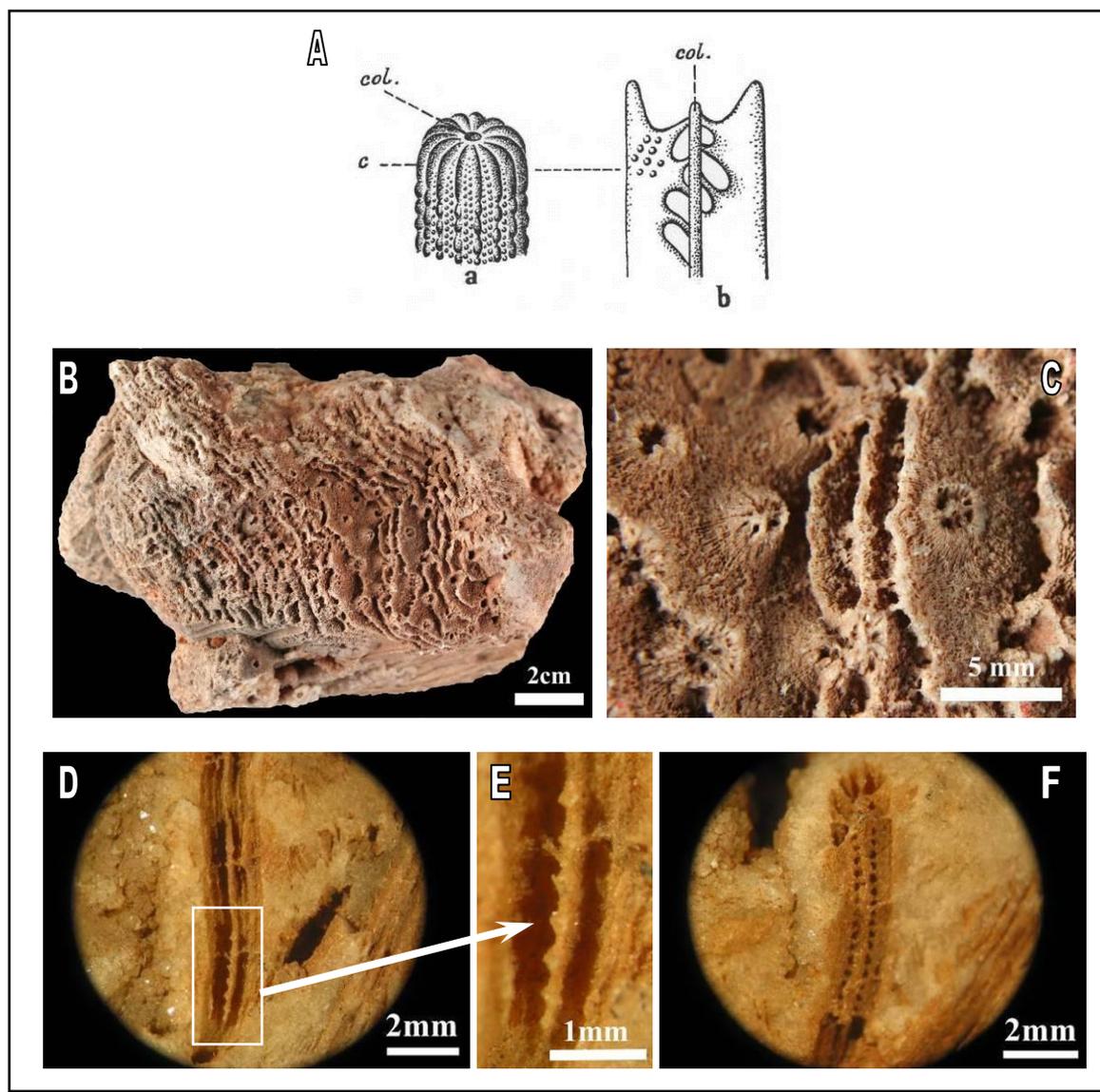
- 1- la périthèque bien développée avec ses éléments structuraux de la périthèque : côtes minces, dissépiments et synapticules ;
- 2- la surface de la périthèque costulée et non granulée.
- 3- la superposition de feuillets dans la colonie.

Aussi, il remarque que la seule différence entre *Stylina* et *Stylohelia* est la périthèque synapticulée et non subtabulaire chez *Stylohelia*.

Vaughan et Wells (1943) considère *Stylohelia* comme synonyme d'*Heliocoenia* Étallon et classent ce genre avec les Stylinidae.

Beauvais 1964 décrit *Stylohelia* (Figure 42A et B) avec une périthèque développée à surface granulée, composée de côtes et de dissépiments. En section longitudinale la périthèque a un aspect tabulaire à cause des « faux planchers » formés « par l'expansion des murailles au début de chaque période croissance » ; les polypiérites sont disposés en bouquets. Dans son schéma d'un polypiérite Beauvais montre bien les granules (Figure 42A). Dans le même schéma, elle montre les septes qui se soudent à la columelle par des tigelles à intervalles réguliers. Aussi, elle décrit un appareil septal à symétrie radiale. Elle mentionne que la disposition de l'appareil septal est comme celui de *Stylosmilia*. Enfin, elle place *Stylohelia* dans la synonymie du genre *Dendrohelia* Étallon 1860 mais dit ne pas avoir trouvé le matériel-type.

Mes observations sur l'échantillon type (lectotype M03921 à MNHN - Paris) de *Stylohelia mamillata* de Fromental, 1861 (Figure 42B & C) a confirmé certains de ces caractères mais infirmé d'autres. La périthèque est bien développée chez cette espèce et les calices sont écartés. La surface silicifiée semble être granuleuse (rangées de granules comme des côtes continues) plutôt que costulée. La périthèque est composée par des couches trabéculaires mais entre les couches il n'y a pas de structures visibles et il me semble que cette structure a disparu pendant le processus de diagenèse. La symétrie semble être plutôt bilatérale que radiale. Je n'ai pas observé les synapticules. Les auricules (koutaliformes) sont présentes aux bords internes des septes. Des pores réguliers et longitudinalement rangés sont formés par la soudure régulière des bords internes à la columelle par des tigelles. Ces caractères m'ont convaincu de considérer ce genre comme le synonyme de *Heliocoenia*.

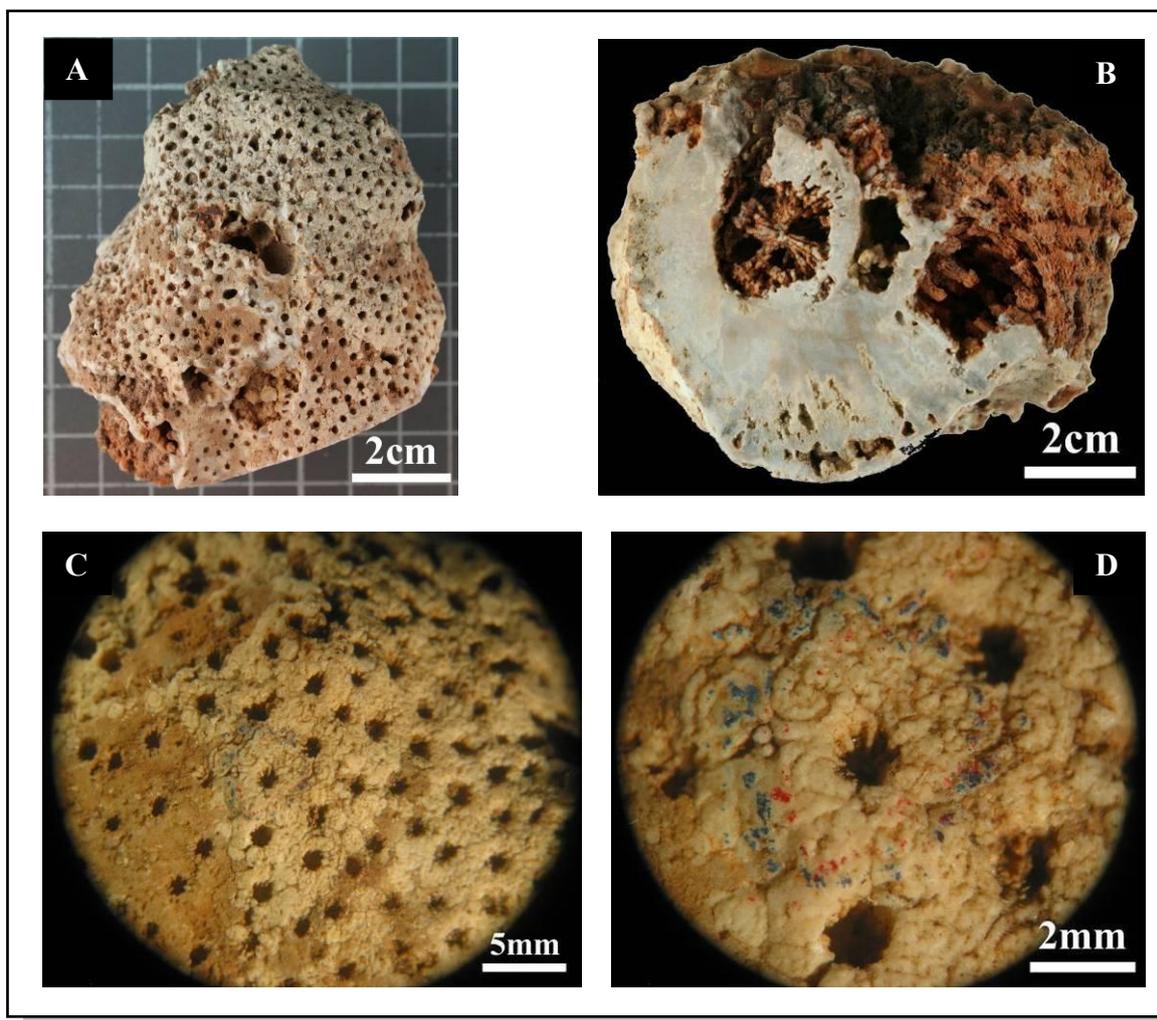


**Figure 42** – A : *Stylohelium dendroidea* de Fromentel (Beauvais, 1964). a : Polypierite. b : Schéma des faces latérales des S1 opposés soudés à la columelle. col. : columelle, c : côtes. B-F : *Stylohelium mamillata* de Fromentel 1861. (Lectotype M03921 – MNHN, Paris). B : vue générale du spécimen montrant les couches trabéculaires entre les polypierites à chaque stade de la croissance. C : vue de détail des calices, surface de la périthèque et sa granulation. D et E : auricules au bord interne des septes. F : les pores entre les septes et la columelle.

### ***Psammohelia* de Fromentel 1861**

Beauvais (1964, p.149) décrit les caractères du genre *Psammohelia* de Fromentel 1861 (espèce-type : *Psammohelia gibbosa* de Fromentel, 1861 ; p. 177 - Figure 43) avec une périthèque à surface granulée et une section longitudinale caractérisée par des pseudo-planchers. Les côtes sont rares et « marquées par l'alignement des granules de la périthèque dans le prolongement des septes » et entre elles existent 2 ou 3 côtes intercalaires. Les septes sont disposés en symétrie radiaire. La columelle est styloforme, petite et « à sommet profondément située ». La muraille a été décrite comme une septhothèque mais elle est trop

mal préservée pour être diagnostiquée. Par ces caractères *Psammohelia* de Fromentel 1861 montre une grande ressemblance avec *Heliocoenia* et en dépit de la très mauvaise préservation, il semble raisonnable de mettre *Psammohelia* en synonymie avec *Heliocoenia*.



**Figure 43** – A-D : *Psammohelia gibbosa* de Fromentel, 1861 (Lectotype, M03757-MNHN, Paris). **A** : vue supérieure du spécimen. **B** : Vue inférieure du spécimen. **C** : Vue des calices et surface de la périthèque. **D** : Vue proche des calices et surface de la périthèque.

### *Heliostylina* Lafuste 1957

Lafuste (1957) en étudiant *Heliocoenia* et *Stylina* a proposé le genre *Heliostylina* (espèce-type : *Heliostylina corallina* (d'Orbigny) in Lafuste p.139) comme un genre intermédiaire entre *Stylina* et *Heliocoenia* qui présente un stade jeune styloïde hexaméral puis le stade heliocoenioïde à bilatéralité marquée par l'allongement du calice, de la columelle et l'insertion tardive des S3 dans les systèmes latéraux.. Ce genre et le schéma présenté par Lafuste montre simplement les différentes périodes de développement d'un calice chez *Heliocoenia*. Je considère ce genre comme synonyme de *Heliocoenia* Étallon 1859.

Âge – Jurassique – Crétacé.

**Description des espèces :**

***Heliocoenia variabilis* Étallon 1859**  
(Planche 1-7 ; Tableau 13, Tableau 14)

**Synonymie :**

- Cit. 1859 *Heliocoenia variabilis* Étallon p.475/75  
 Cit. 1859 *Heliocoenia dendroidea* Étallon p.76  
 Cit. 1860 *Heliocoenia pratensis* Étallon p 23  
 Cit. 1861 *Stylina ? variabilis* Étallon in Fromentel p.193  
 Cit. 1864 *Stylina ? variabilis* (Étallon) in Fromentel p.22  
 non 1864 *Heliocoenia variabilis* Étallon p.375 pl.52 fig.13  
 Cit. 1881 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Koby p.66 pl.28 fig.1-2 pl.30 fig.5  
 Cit. 1881 *Heliocoenia corallina* Koby p.65 pl.27 fig.4-6 pl.18 fig.6  
 Cit. 1888 *Heliocoenia corallina* Koby in Solomko p.150 pl.3 fig.2  
 Cit. 1904 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Koby p.10 pl.4 fig.7  
 Cit. 1904 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Papp p.81  
 Cit. 1905 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Missuna p.196  
 pars 1926 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Speyer p.241  
 Cit. 1926 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Speyer p.242  
 Cit. 1948b *Heliocoenia tumularis* d'Orbigny in Alloiteau p.703 text-fig.3  
 Cit. 1955a *Heliocoenia variabilis* Étallon in Geyer p.341  
 Cit. 1960 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Bendukidze p.14 pl.2 fig.1-2  
 Cit. 1963 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Babaev & Gasanov p.4  
 Cit. 1964 *Alloiteaucoenia ternodorensis* Beauvais p.145 pl.14 fig.2  
 Cit. 1964 *Alloiteaucoenia tumularis* Alloiteau in Beauvais p.144  
 Cit. 1965 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Babaev p.47  
 Cit. 1965 *Heliocoenia* aff. *variabilis* Étallon in Babaev p.48  
 ? 1965 *Heliocoenia* cf. *variabilis* Étallon in Krkovic p.158 pl.1 fig.3  
 Cit. 1965 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Geyer p.231  
 non 1966 *Heliocoenia (decaheliocoenia) variabilis* Étallon in Roniewicz p.207 pl.10  
 fig.1ab text-fig.9 D-E  
 Cit. 1966 *Heliocoenia (Hexaheliocoenia) orbigny* Roniewicz p.206 pl.11 fig.1 text-  
 fig.9A et 9B  
 Cit. 1968 *Heliocoenia (decaheliocoenia) regularis* Turnsek p.9,20 pl.8 fig.1,3  
 ? 1968 *Stylina (Heliocoenia) variabilis* Étallon, Lambelet p.159 fig.80-81  
 Cit. 1970 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Babaev p.87  
 Cit. 1972 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Turnsek p.168,230 pl.8 fig.3 pl.9 fig.1-6  
 Cit. 1973 *Heliocoenia decasepta* (Solomko) in Babaev p.89 pl.6 fig.3  
 Cit. 1973 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Gasanov & Babaev p.39  
 Cit. 1975 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Bendukidze et Chikovani p.34  
 Cit. 1975 *Heliocoenia (decaheliocoenia) variabilis* Étallon in Turnsek p.9 pl.1 fig.4-5  
 Cit. 1976 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Roniewicz p.60 pl.9 fig.4  
 Cit. 1977 *Heliocoenia* cf. *variabilis* Étallon in Papoyan p.35 pl.1 fig.5  
 Cit. 1979 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Sicharulidze p.10f pl.1 fig.1, pl.4 fig.1a,b  
 Cit. 1980 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Ljuljeva et Permjakov p.137 pl.65 fig.5.6  
 Cit. 1981 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Turnsek et al. fig.6H  
 Cit. 1981 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Eliášová p.129  
 Cit. 1981 *Heliocoenia strambergensis* (Geyer) in Eliášová p.129 pl.8 fig.2  
 Cit. 1982 *Heliocoenia (decaheliocoenia) variabilis* Étallon in Papoyan p.65

- Cit. 1982 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Bendukidze p.29 pl.6 fig.2, pl.7 fig.1a,1b  
 non 1983 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Krasnov p.85 pl.6 fig.3  
 Cit. 1983 *St.(Heliocoenia) variabilis* (Étallon) in Meyer p.5 fig.30  
 Cit. 1985 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Rosendahl p.43  
 Cit. 1988 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Fezer p.87  
 Cit. 1990 *Heliocoenia vesicularis* Errenst p.183 pl.7 fig.3a-c  
 Cit. 1990 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Errenst p.182 pl.7 fig.2a-g  
 Cit. 1993 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Bertling p.87 pl.2 fig.1  
 Cit. 1993 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Bertling p.321  
 Cit. 1993 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Dozet & Turnsek p.69 pl.1 fig.2  
 Cit. 1994 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Beauvais p.880 pl.1 et 2  
 Cit. 1995 *Heliocoenia (decaheliocoenia) variabilis* Étallon in Ali-Zadeh & Babaev p.1  
 Cit. 1997 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Turnsek p.101  
 Cit. 2001 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Stolarski & Roniewicz p.1093  
 Cit. 2001 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Laternser p.161  
 Cit. 2003 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Helm, Reuter & Schülke, p. 82  
 Cit. 2003 *Heliocoenia variabilis* Étallon in Pandey & Fürsich, p. 22 pl. 5 fig. 1-4

**Matériel :** 1 échantillon de Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France – SOR145) dont 4 lames minces (deux transversales et deux longitudinales), 1 échantillon de Euville (Meuse, France – EUV B6) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale), 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France - BLP 2012) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale) ; 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France – BLP20.2A) dont 3 lames minces (une transversale et deux longitudinales) ; 1 échantillon de Hasenburg (Suisse Jura, Suisse, HAS) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

#### Dimensions:

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SOR 145	2,75	2,24	3,62	1,73	1,38	2,13	6+6+8
	2,80	2,27	3,18	1,76	1,66	1,92	6+6+8
EUV B6	2,88	2,37	3,64	1,73	1,06	2,11	6+6+8
HAS	3,44	3,32	3,57	1,72	1,44	2,11	6+6+8
BLP 2012	2,73	2,24	3,11	1,74	1,48	2,03	6+6+8

c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

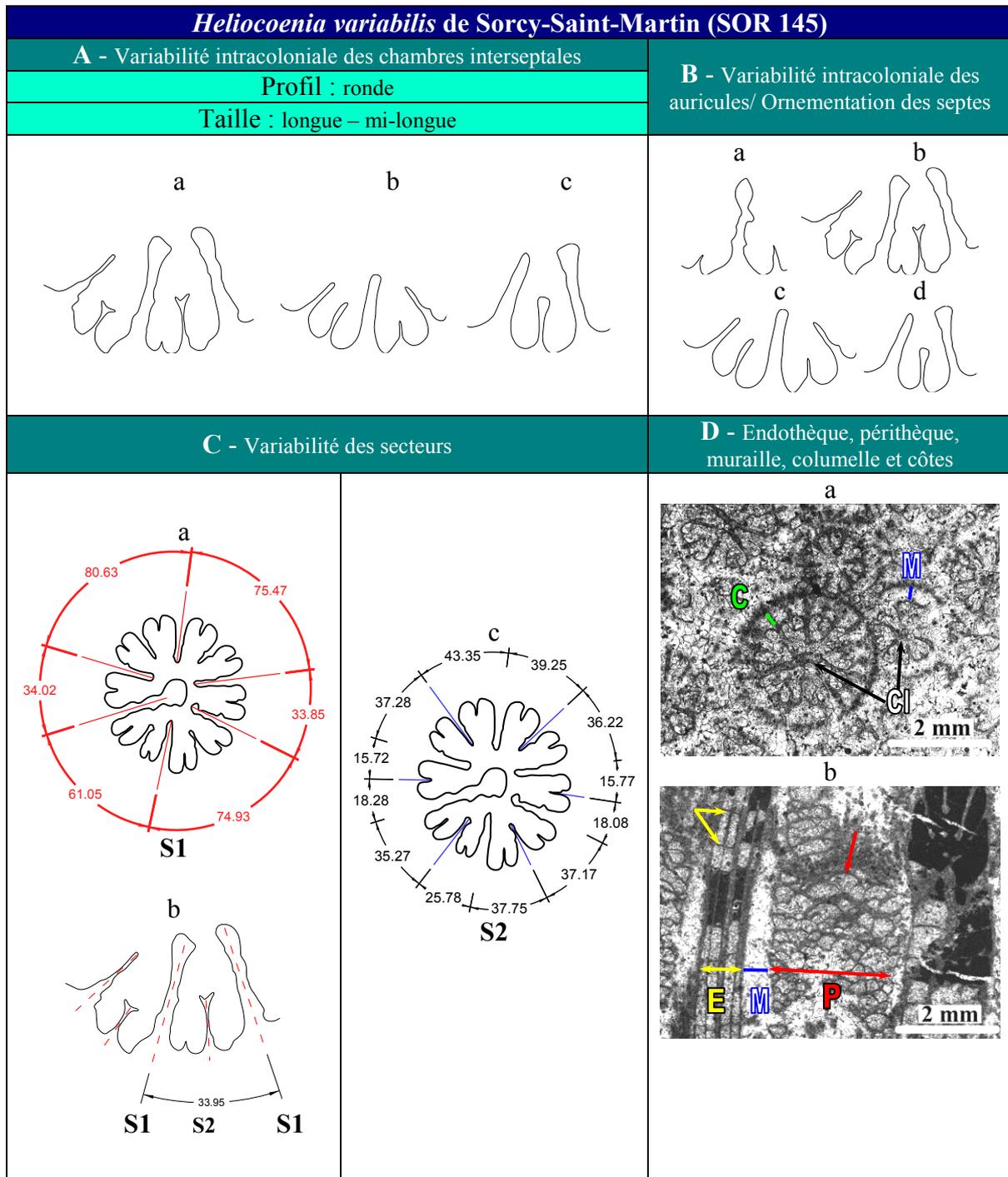
**SOR145, EUVB6, HAS, BLP 2012 et BLP 20.2A**– Polypier massif, grand et de forme irrégulière. Plocoïde. Les polypiérites sont serrés, en conséquence la périthèque devient mince ou par endroit développée. Les polypiérites sont un peu élevés sur la surface de la périthèque et en forme des cônes tronqués. Les calices sont subcirculaires, circulaires ou subovales de taille variable. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes et forts disposés selon un modèle hexaméral en trois cycles et avec une symétrie bilatérale avec des secteurs égaux ou avec inégalité entre les secteurs dorso-ventraux et latéraux. Les six septes de premier cycle sont plus développés que d'autres cycles et arrivent à la columelle. Celle-ci est forte et de forme variable aplatie, lamellaire ou styliforme. Les septes de deuxième cycle dorso-ventraux ont un développement presque équivalent aux S1, et les septes S2 latéraux se

développent moins en longueur que les S1. Les septes de troisième cycle se développent dans les secteurs dorso-ventraux aux côtés des deux S2 dorso-ventraux. Les faces latérales des septes sont ornées par de fines épines ou granules irrégulièrement rangées et les bords internes des septes de premier cycle sont ornés en section par des auricules rhopaloïde, claviforme ou podoïde. Les septes de deuxième et troisième cycles montrent des auricules koutaliformes, en section en forme de T ou podoïde. La muraille est une étallonothèque épaisse, circulaire ou localement angulaire ; composée par des côtes courtes mais fortes et des éléments trabéculaires discontinus. L'endothèque est composée par des planchers fins et plus rarement par des dissépinements entre les septes. La périthèque est essentiellement constituée par des couches trabéculaires et leurs épines aussi à microstructure trabéculaire. La dernière couche donne un aspect granuleux à surface de la périthèque. Les vésicules remplissent les espaces entre les couches.

**Remarques** – Cette espèce a presque le même diamètre de calices qu'*Heliocoenia gracilis*, mais la gamme des diamètres des calices de cette espèce est plus variable et un peu plus grande (entre 1,5-2,1 mm). L'espèce présentée par Étallon (1864) possède le diamètre de 1,5 mm mais les diamètres présentés pour cette espèce dans la littérature sont très variables (Roniewicz 1966 et 1976 ; Beauvais 1994 ; Pandey *et al.* 2003). La partie costale de cette espèce est aussi plus forte et plus courte que l'espèce *H. gracilis*.

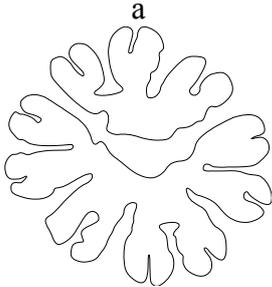
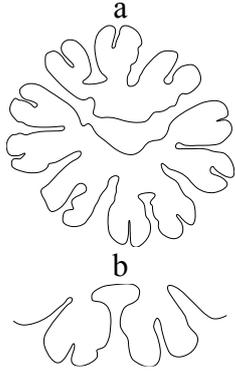
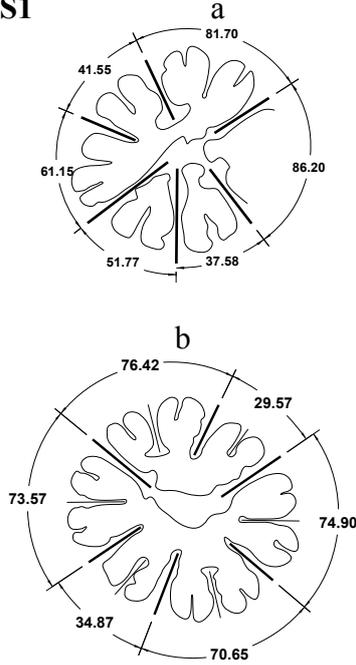
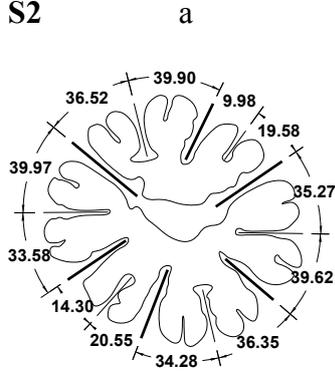
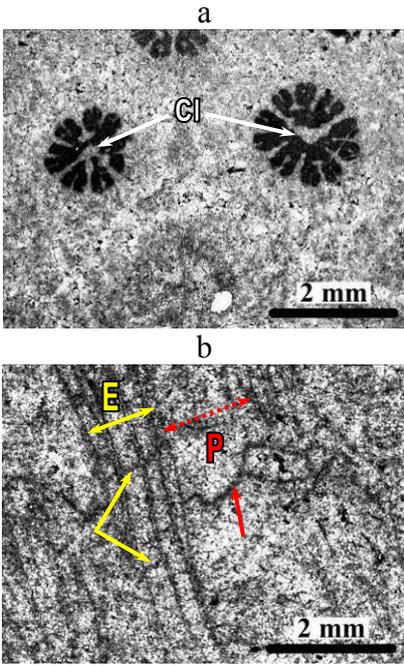
**Âge des spécimens étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France), Oxfordien moyen, Euville (Meuse, France), Oxfordien moyen Hasenburg (Suisse Jura, Suisse), Oxfordien moyen Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) – Néocomien (Crétacé inférieur).



**Tableau 13** - A-D : variabilité des éléments structuraux de *Heliocoenia variabilis* de Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France).

**A** : Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : des formes rondes à triangulaires et longues ; c : des formes rondes et longues. **B** : Variabilité des sections d'auricules et ornementation des septes ; a : rhopaloïde, b : sections rhopaloïde, et fourchue, c : sans auricule, d : sans auricule et rhopaloïde. **C** : Variabilité des secteurs, a et b : septes de premier cycle, c : septes de deuxième cycle. **D** (a et b): Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C).

<i>Heliocoenia variabilis</i> de Hasenbourg (HAS)			
A - Variabilité intracoloniale des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniale des auricules/ Ornementation des septes	
Profil : ronde			
Taille : longue			
			
C - Variabilité des secteurs		D - Endothèque, périthèque, columelle	
<p><b>S1</b></p> 	<p><b>S2</b></p> 		

**Tableau 14** - A-D : Variabilité des éléments structuraux de *Heliocoenia variabilis* de Hasenbourg (Jura Suisse).

**A** : Variabilité de forme des chambres interseptales ; a : forme longue et ronde. **B** : Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : auricules rhopaloïdes et en forme de T ; b : auricules en forme de T. **C** : Variabilité des secteurs. **D** : (a&b) Endothèque (E), périthèque (P), columelle (Cl).

### Résultats des sections sériées d'*Heliocoenia variabilis* Étallon de Bure (Meuse, France).

Quatre échantillons PPA1073i-E, PPA1073i-F, PPA1074t et PPA1074z de Bure ont été choisis pour décrire l'ontogénie des individus de cette espèce depuis les premières étapes du développement jusqu'à la période adulte dans les calices. Entre les calices coupés de chaque colonie (chaque calice coupé dans sa colonie est identifié par un chiffre ou une lettre), les calices qui montrent les plus grands changements structuraux et bien préservés, bien remplis par la micrite, ont été sélectionnés. La liste des échantillons et le nombre des sections sériées pour chaque échantillon sont indiqués ci-dessous :

- PPA103i F-A (Planche I): 12 sections.
- PPA103i F-B (Planche II): 11 sections.
- PPA103i F-C (Planche III): 12 sections.
- PPA103i F-D (Planche IV): 12 sections.
- PPA103i F-E (Planche V & VI): neuf sections.
- PPA1074t -1 (Planche VII) : huit sections.
- PPA1074t -2 (Planche VII): six sections.
- PPA1074t – 17 (Planche VIII): cinq sections.
- PPA1074t – 19 (Planche VIII): sept sections.
- PPA1074t – 39 (Planche IX): 10 sections.
- PPA1074z – 16 (Planche IX) : quatre sections.

**Discussions** – Dans l'ensemble des sections sériées les calices jeunes sont plutôt circulaires que subcirculaires et les septes se disposent en symétrie radiale (Planche VIII A, Planche X B) mais on peut toujours trouver des calices subcirculaires montrant parfaitement la symétrie bilatérale depuis les premières étapes (Planche IV). Peut-être ce changement de symétrie des calices dans la colonie est-il relié à l'espace entre les polypiérites. Les auricules sont observés depuis les premières étapes (Planche III, 1,630 cm : auricule koutaliforme ; Planche IV ; Planche VIII, 1,230 cm : en forme de T). La soudure des septes à la columelle est aussi détectable depuis les premières étapes de développement des septes et de la columelle (Planche IV, 1,545 cm, Planche VIII, 1,270 cm ; Planche X, 1,240 cm et 1,210 cm). Il semble que chez *Heliocoenia variabilis* les individus commencent l'installation des septes par quatre S1 (Planche III, 1,655 et 1,630 cm ; Planches IV, 1,630-1,545 cm). La disposition des septes chez le calice « D » (Planches IV): 1,630-1,605 cm de l'échantillon PPA1073I-F, montre que l'individu commence son développement des septes par quatre S1 placés à angles droits. En section 1,545 cm, les quatre S1 se soudent à la columelle à angle presque droit et créent de grands secteurs où se développent les septes suivants.

Il semble que parmi les Stylinidae, *Heliocoenia* montre une ontogénie différente par rapport aux autres Scleractinia, commençant par quatre S1 au lieu de six. Peut-être les deux septes

opposés à la columelle dans la définition originale d'*Heliocoenia* et aussi dans la littérature sont-ils issus de deux des quatre S1 définissant la direction ventro-dorsale dans les calices. La petite valeur angulaire des secteurs latéraux (Figure 39 a1 et a2) est peut-être le résultat du développement ontogénique de ces premiers septes latéraux.

***Heliocoenia gracilis* Roniewicz 1976**  
(Planche 8-13 ; Tableau 15, Tableau 16, Tableau 17)

**Synonymie :**

- Cit. 1859 *Heliocoenia thiollieri* Étallon  
 Cit. 1976 *Heliocoenia gracilis* Roniewicz p.60 pl.9 fig.1  
 Cit. 1988 *Heliocoenia gracilis* Roniewicz in Fezer p.87  
 Cit. 2003 *Heliocoenia gracilis* Roniewicz in Pandey & Fürsich, p. 24 pl. 3 fig. 5

**Matériel :** 1 échantillon de Liesberg (Suisse Jura, Suisse - POL LIE 16) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale), 1 échantillon de Pagny-sur-Meuse (Meuse, France – PAG6) dont une lame mince transversale, 1 échantillon de Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France – SOR130) dont 3 lames minces (une transversale et deux longitudinales), 1 échantillon de Liesberg (Suisse Jura, LIE MTO1) dont une lame mince transversale, 1 échantillon de Dompcevrin (Meuse, France – DOM2) dont trois lames minces (une transversale et trois longitudinales).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SOR 130	2,04	2,04	2,04	1,45	1,05	1,74	6+6+8
POL LIE 16	3,09	2,12	3,50	1,65	1,46	1,81	6+6+8
LIE MTO 1	3,09	2,40	4,12	1,59	1,36	1,79	6+6+8
PAG 6	3,10	2,18	3,96	1,66	1,52	1,79	6+6+8
DOM2	2,47	1,84	3,06	1,65	1,36	1,77	6+6+8

c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes

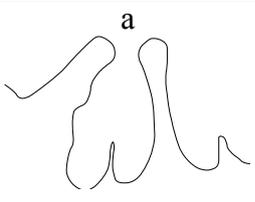
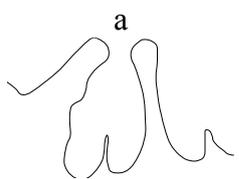
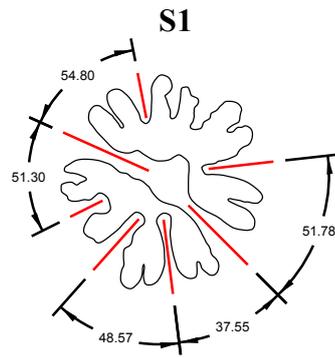
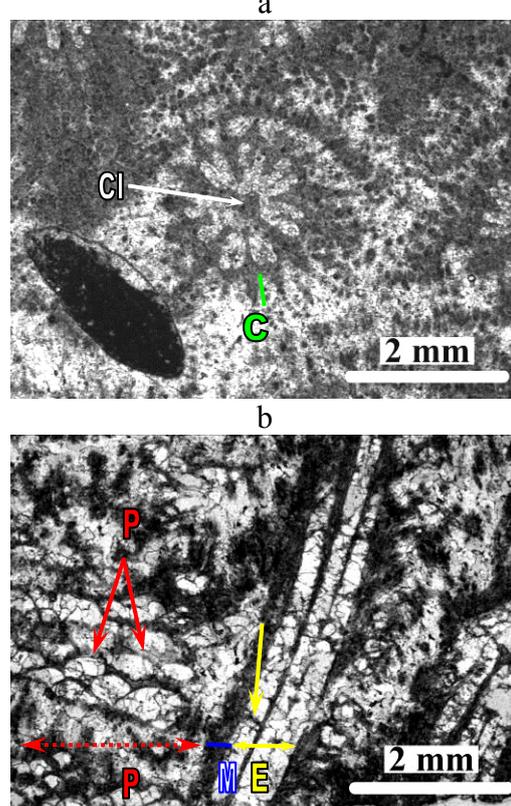
**SOR130, POL LIE 16, LIE MTO1, PAG6 et DOM2** – Les colonies sont massives et de formes variables et irrégulières. L'arrangement des calices est plocôïde. Les polypiérites, en forme des cônes tronqués, sont élevés par leur muraille sur la surface de la périthèque. Les polypiérites sont denses et serrés et la périthèque est plus ou moins développée selon l'épaissement de la muraille. La surface de la périthèque est finement granulée. Les calices sont subcirculaires, circulaires ou légèrement elliptiques. Les éléments radiaires sont des costo-septes débordants, forts et bicunéiformes ; ils se disposent selon le modèle hexaméral en trois cycles avec six S1, six S2 et huit S3 ; avec symétrie bilatérale qui crée des secteurs égaux chez les jeunes et inégaux chez les adultes (secteurs dorso-ventraux et latéraux). Les septes sont forts et notamment les septes de premier cycle sont plus épais que les septes de deuxième cycle. Deux ou plusieurs septes S1 arrivent à la columelle forte, aplatie ou styliforme. Les faces latérales des septes sont ornées par des granules irréguliers et les bords internes des septes de premier cycle sont ornés par les auricules en section rhopalôïde et les bords internes des septes de deuxième cycle et rarement de troisième cycle par des auricules à

section fourchue, rhopaloïde ou en T. Les septes S2 se développent dans les secteurs dorso-ventraux et latéraux avec deux longueurs différentes. Les septes de troisième cycle sont toujours les plus courts et moins développés dans les secteurs dorso-ventraux. Les chambres interseptales sont longues ou mi-longues et rondes. Les côtes se développent bien loin du calice et se continuent par des rangées de points noirs (les coupes des trabécules verticales). L'endothèque est sub-tabulaire faite de fins planchers incomplets, horizontaux, peu convexes ou rarement convexes. La muraille est une étallonothèque épaisse, circulaire ou semi-polygonale ; avec une structure indistincte ; composée par les côtes, des points noirs (les coupes des trabécules verticales) en rangées et des structures trabéculaires discontinues à l'aspect de « côtes intercalaires » qui se posent au bord interne de la muraille, correspondant ou non aux côtes ou par endroit positionnées entre les côtes. La périthèque est constituée par des couches à microstructure trabéculaire et des épines dispersées (aussi à structure trabéculaire) et de petites vésicules. Le bourgeonnement est abondant et intercalicinal.

**Remarques** – Cette espèce diffère de *H. variabilis* par sa gamme de diamètre plus petite (entre 1,5-1,8 mm) et ses côtes bien développées. Elle se différencie de *H. corallina* par son petit diamètre du calice.

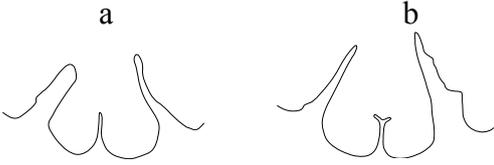
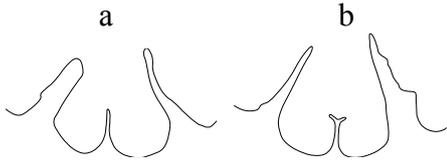
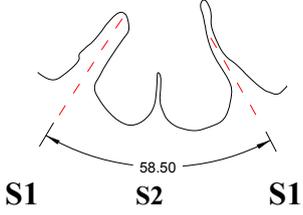
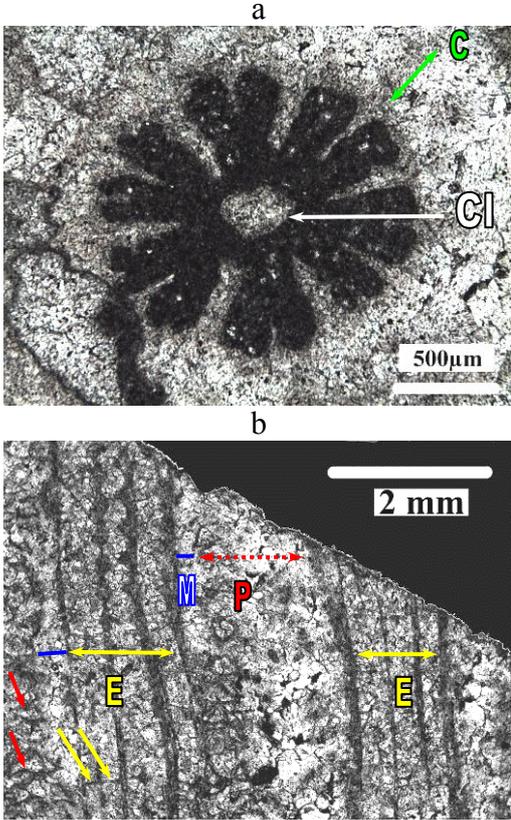
**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France) ; Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Liesberg (Jura Suisse) ; Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Pagny-sur-Meuse (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Dompcevrin (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien moyen-Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur).

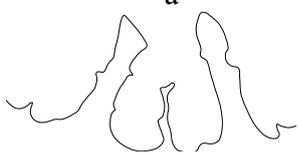
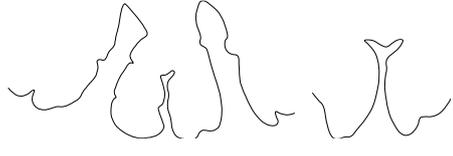
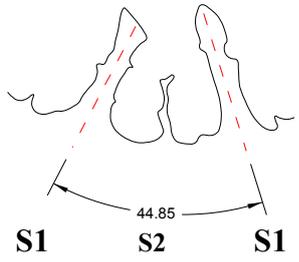
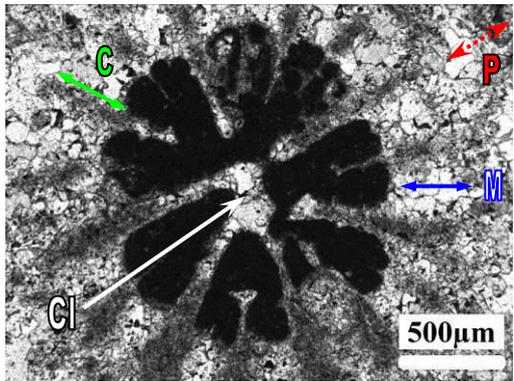
<i>Heliocoenia gracilis</i> de Sorcy-Saint-Martin (SOR 130)	
A - Chambre interseptale	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Variabilité des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes
	

**Tableau 15 - A-D** : Des éléments structuraux de *Heliocoenia gracilis* de Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France).

**A** : Forme de chambre interseptale ; a : forme longue et ronde. **B** : Auricules et ornementation des septes. a : auricules à section rhopaloïde **C** : Variabilité des secteurs. **D** : (a&b) Endothèque (E), de la périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C).

<i>Heliocoenia gracilis</i> de Liesberg (POL LIE 16)	
A - Des chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : demi-longue et longue	
	
C - Un secteur	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes
	

**Tableau 16 - A-D :** Eléments structuraux de *Heliocoenia gracilis* de Liesberg (Suisse Jura, Suisse).  
**A :** Chambres interseptales ; a&b : formes rondes. **B :** Variabilité des auricules et ornementation des septes ; a : les septes sans auricule, b : septes de deuxième cycle avec auricule koutaliforme. **C :** Un secteur. **D (a et b) :** Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C).

<b><i>Heliocoenia gracilis</i> de Pagny-sur-Meuse (PAG 6)</b>	
A - Chambre interseptale	B - Variabilité intercoloniale des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
 <p style="text-align: center;">a</p>	 <p style="text-align: center;">a                  b</p>
C - Un secteur	D - Périthèque, muraille, columelle et côtes
 <p style="text-align: center;">S1                  S2                  S1</p> <p style="text-align: center;">44.85</p>	 <p style="text-align: right;">500µm</p>

**Tableau 17 - A-D :** variabilité des éléments structuraux de *Heliocoenia gracilis* de Pagny-sur-Meuse (Meuse, France).

**A :** chambre interseptale ; a : forme longue et ronde. **B :** Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : auricules à section rhopaloïde et podoïde ; b : auricule koutaliforme de deuxième cycle. **C :** Un secteur. **D :** IPérithèque (P), muraille (M), columelle (CI) et côtes (C).

***Heliocoenia decora* Eliášová 1981**  
(Planche 14 & 15; Tableau 18)

**Synonymie :**

- Cit. 1859 *Heliocoenia thiollieri* Étallon  
 Cit. 1981 *Heliocoenia decora* Eliášová p.129 pl.6 fig.3  
 Cit. 1990 *Heliocoenia decora* Eliášová in Eliášová p.119

**Matériel :** 1 échantillon coupé de Mailly-le-Château (Bourgogne, France – MLC19) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
MLC19	3,05	2,11	4,03	2,01	1,49	2,49	6+6+8+S4

c-c : distances entre les centre des calices ; dl : diamètre de lumen ; Ns : nombres des septes

**MLC19** – La colonie est massive. L'arrangement des calices est plocœide. Les polypiérites sont serrés et la muraille est épaisse. Les calices sont circulaires ou subcirculaires. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes d'épaisseur faible ou modérée, disposés en 6 systèmes, en trois cycles, avec symétrie radio-bilatérale. Les septes du premier cycle arrivent aux 2/3 du rayon calicinal ou se développent et se soudent à columelle. Les faces latérales des septes sont rarement ornées par des petits granules irrégulièrement rangés et les bords internes par des auricules en section rhopaloïde. Les septes de deuxième cycle arrivent normalement aux 2/3 de la longueur des S1 et sont aussi ornés au bord interne par des auricules à section fourchue (aussi observable en section longitudinale) ou rhopaloïde. Les septes de troisième cycle sont beaucoup plus courts et se disposent dans les systèmes dorso-ventraux. Les chambres interseptales sont longues et rondes. La columelle est styloforme ou aplatie, se soude aux septes de premier cycle. L'endothèque est subtabulaire faite de fins planchers discontinus. La muraille est une étallonothèque épaisse, avec structure indistincte, constituée par les côtes et les trabécules secondaires au bord extérieur de la muraille. La périthèque est réduite et construite par des couches trabéculaires et des vésicules.

**Remarques** – Cette espèce a les éléments radiaires moins épais que les autres espèces d'*Heliocoenia*. Les faces latérales des septes sont moins ornées. Cette espèce est très semblable à *Ironella*, mais elle s'en différencie par l'absence des auricules flabelliformes et la présence des auricules koutaliformes, fourchus en section transversale et apparaissant comme des flèches ou des triangles en section longitudinale.

*Heliocoenia decora* de Mailly-le-Château (France) a les calices un peu plus grands que l'holotype présenté par Eliášová et les centres calicinaux un peu plus distants.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur) de Mailly-le-Château (Bourgonne – France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien supérieur-Tithonien. (Jurassique supérieur).

***Heliocoenia* sp.**

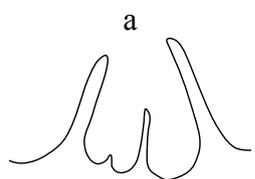
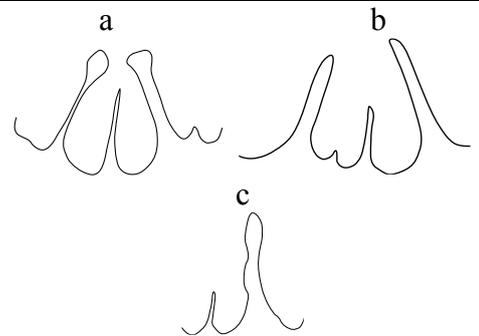
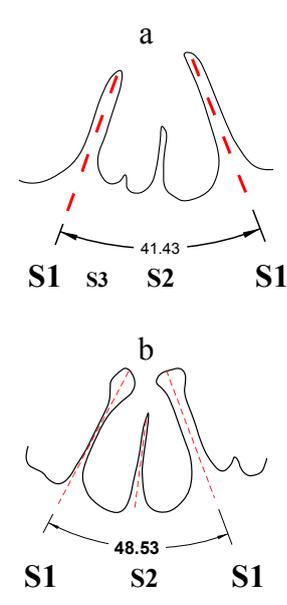
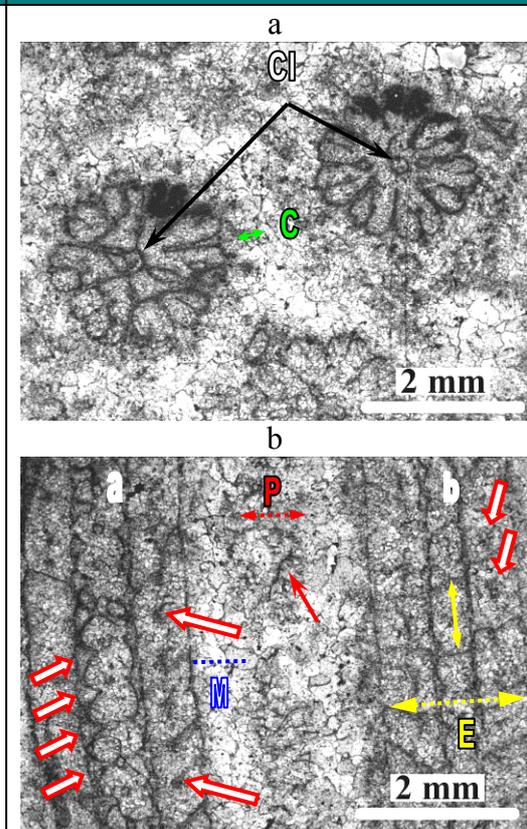
(Planche 17)

**Matériel** : 1 échantillon de Ampasindava (Betioky, Madagascar – BET50) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BET50	2,01	1,40	2,31	1,30	0,83	1,70	6+6

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

<i>Heliocoenia decora</i> de Mailly-le-Château (MLC19)	
A - Chambres interseptales	B - Variabilité intercoloniale des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes
	

**Tableau 18 - A-D :** variabilité des éléments structuraux de *Heliocoenia decora* de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France).

**A :** Chambres interseptales ; a : des formes longues et rondes. **B :** Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : en section rhopaloïde b : sans auricule ; c : quasi- rhopaloïde, **C :** a-b, Des secteurs. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P), columelle (Cl), muraille (M) et côtes (C). b : des auricules koutaliformes (flèches rouge et blanc) sont bien visibles par leur aspect latéral (calice « a ») et leur aspect de face (calice « a » et « b ») dans deux calices.

**BET50** – La colonie est massive et forme un dôme un peu aplati et bosselé. La structure est plocœide. Les calices sont subcirculaires, circulaires ou semi-polygonaux. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes. Les septes se disposent dans un modèle hexaméral à trois cycles avec symétrie bilatérale. Les longueurs des septes de premier cycle arrivent à 2/3-4/5 du rayon du calice et se soudent à la columelle à quelques niveaux. Les septes de deuxième cycle dorso-ventraux sont presque aussi développés que les S1 mais les S2 latéraux restent plus courts et ne se développent que jusqu'à la moitié des S1. Les S3 se développent dans les systèmes dorso-ventraux du calice des deux cotés de chaque S2 dorso-ventraux. Les faces latérales des septes sont ornées par des épines et leur bord interne par des auricules à section transversale rhopaloïde. L'endothèque est subtabulaire, rarement visible. La columelle est lamellaire ou aplatie ou styloïde. La muraille est une étallonothèque. La périthèque est développée entre les polypierites.

**Âge de l'échantillon étudié** – Dogger (Jurassique moyen) de Ampasindava (Betioky, Madagascar).

## Conclusion

### Au niveau du genre

En considérant l'ensemble des caractères mentionnés, on peut distinguer *Heliocoenia* de *Stylina* par les caractères génériques suivants :

- la symétrie est bilatérale chez les calices adultes de *Heliocoenia* par rapport de la symétrie radiale chez *Stylina* ;
- la disposition des septes chez *Heliocoenia* est hexamérale et les septes se rangent en deux ou trois cycles à l'état adulte. Elle commence par 4 S1. Chez *Stylina* la disposition de l'appareil septal est hexamérale, octamérale, décamérale ou plus et comporte deux, trois, quatre ou davantage de cycles à l'état adulte ;
- chez *Heliocoenia*, un, deux, trois, quatre ou même les six septes S1 peuvent se souder à la columelle par des tigelles et au même niveau. La connection des septes par les tigelles à la columelle créent des pores qui se rangent longitudinalement et périodiquement entre les septes et la columelle et empêchent des septes S1 d'être bien connectés dans toute leur hauteur à la columelle ;
- la columelle ne reste pas libre chez *Heliocoenia* sauf au niveau des pores et distalement ; chez *Stylina* la columelle est libre ;
- chez *Heliocoenia* la muraille est plutôt étallonothécale et chez *Stylina* plutôt paraseptothécale ou parathécale ;
- les épines sur la surface supérieure des couches trabéculaires entre les calices donnent aux surfaces de la périthèque un aspect granuleux ; de même dans les sections transversales. L'un des caractères connus chez *Heliocoenia* est l'aspect « côtes intercalaires » créé par des éléments trabéculaires secondaires au bord de l'étallonothèque et aussi par les coupes des épines perpendiculairement installées sur les couches trabéculaires qui s'horizontalisent près de la muraille ; la surface de la périthèque de *Stylina* est costulée ;
- chez *Heliocoenia* l'auricule koutaliforme est une microarchitecture bien habituelle qui peut être observée aux bords internes des S2 ; les S1 portent souvent les auricules en

sections rhopaloïde ou en T ; chez *Stylina* l'auricule koutaliforme n'est pas habituelle et les septes des différents cycles peuvent porter des auricules de formes variables.

*Heliocoenia* se distingue d'*Ironella* par les caractères génériques suivants :

- la symétrie radiale de l'appareil septal chez *Ironella* par rapport à la symétrie bilatérale chez *Heliocoenia*,
- les septes sont beaucoup plus granulés et épais chez *Ironella* que *Heliocoenia*,
- la columelle chez *Ironella* est plutôt pariétale et chez *Heliocoenia* est plutôt aplatie ou lamellaire,
- les auricules chez *Ironella* sont habituellement flabelliformes, chez *Heliocoenia* elles sont koutaliformes.

Malgré ces différences les deux genres possèdent la microstructure des éléments radiaires semblables par les axes trabéculaires verticaux ou ramifiées, la muraille étallonothécale avec les éléments trabéculaires continus ou discontinus dans la muraille entre les côtes et au bord de la muraille (à l'aspect « côtes intercalaires »), la surface de la périthèque granuleuse liée aux épines sur les couches trabéculaires.

### Au niveau des espèces

Les différentes espèces de *Heliocoenia* comme toutes les autres espèces de coraux plocoides se distinguent essentiellement par leur diamètre de calice. Le nombre des septes est aussi un autre caractère distinctif pour séparer les espèces de *Heliocoenia*. Chez nos *Heliocoenia* étudiées, le nombre de septes de la plupart des espèces est 20 (sauf certains calices de *Heliocoenia decora* qui possèdent quelques septes S4 en plus et *Heliocoenia sp.* qui possède 12 septes et parce qu'il n'a pas encore sûrement sa place parmi les *Heliocoenia*, je ne l'ai pas introduit dans notre analyse).

Le diamètre de lumen (dl) est un caractère qui change au cours du développement dans une colonie. Donc, selon que les diamètres des calices sont mesurés chez les calices jeunes ou adultes, on peut avoir des états du dl qui peuvent nous laisser confondre les espèces.

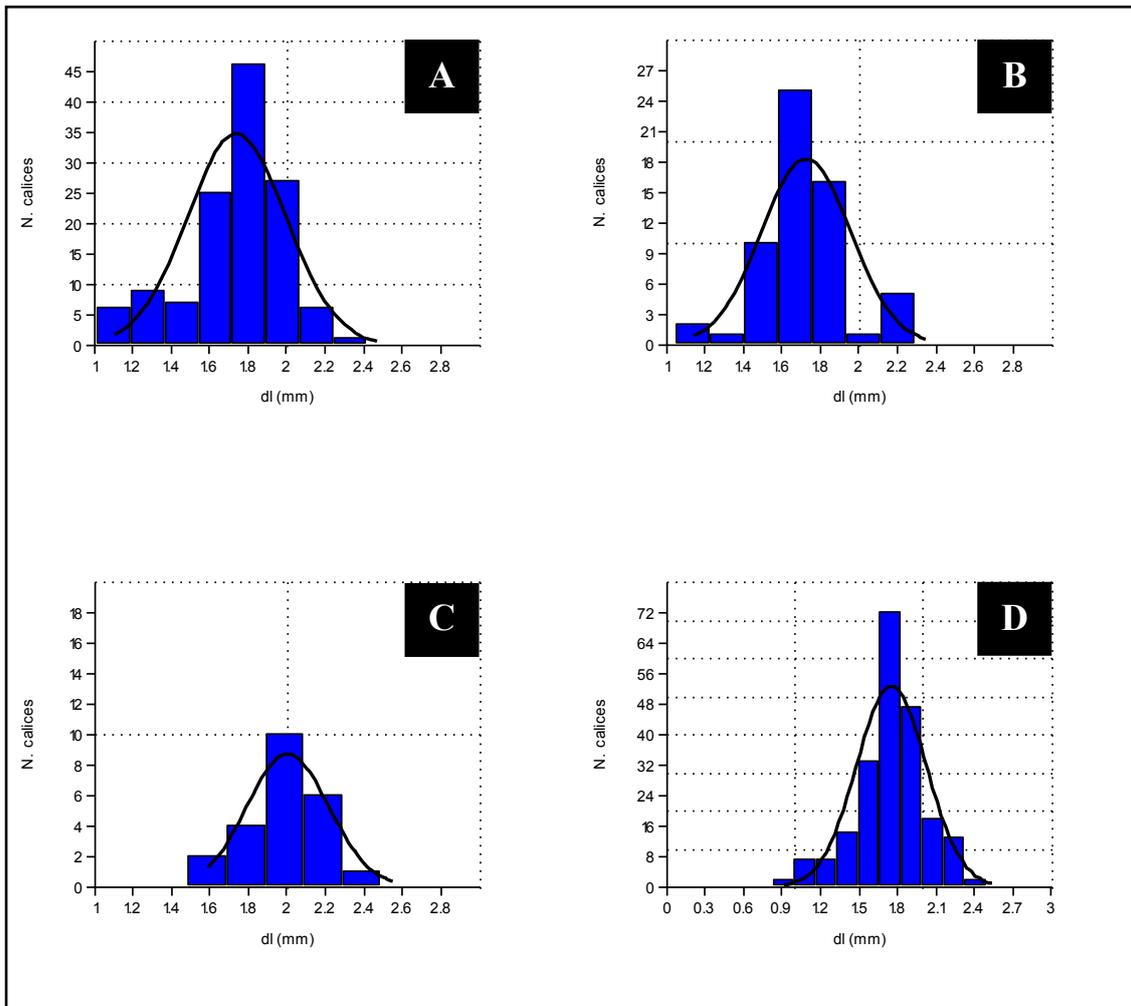
Les variabilités des dl ont été analysées par des histogrammes pour chaque espèce (Figure 44A-D). Les résultats montrent une distribution unimodale des diamètres de calices (dl) de différentes colonies d'une espèce, nettement centrée sur une valeur prépondérante. (Figure 44A-C). En analysant l'ensemble des calices mesurés des *Heliocoenia* étudiés, on trouve qu'une distinction entre les espèces est impossible par la seule analyse de l'histogramme des diamètres (Figure 44D).

Pour séparer les espèces les unes des autres par leur diamètre de calices, je trouve que la mesure de dl Minimum (Min.), dl Maximum (Max.) et dl Moyen (Moy.) peuvent nous aider à distinguer des espèces (Figure 45, Figure 46). En comparant les valeurs Minimum/Maximum (Figure 45) de diamètre des calices (dl) dans un graphe regroupant Min./Max des dl, on trouve que les diamètres des jeunes calices rendent difficile la comparaison des dl de nos espèces (Figure 45). Donc, je trouve que la comparaison des dl moyen/et maximum qui représentent l'ensemble des diamètres mesurés dans une colonie, sépare mieux les espèces (Figure 46 et 15).

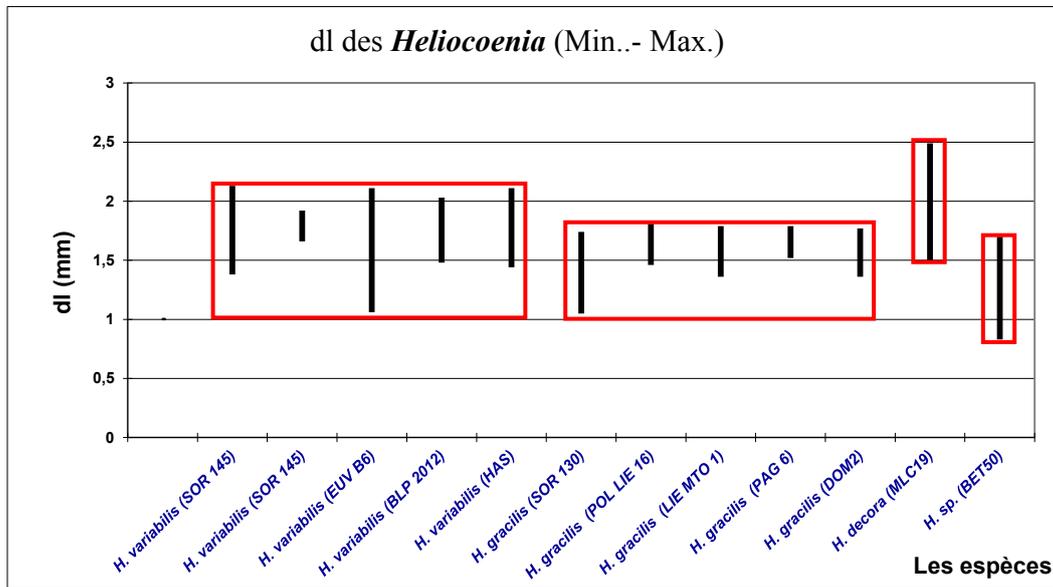
Pour identifier effectivement les espèces par le diamètre calicinal, on peut définir des **Boîtes de diamètre** par espèce (Figure 45, Figure 46). C'est-à-dire, on peut considérer un rectangle encadrant les valeurs extrêmes de la plus petite dl moy à la plus grande dl Max. (Figure 45, Figure 46).

En comparant les dl Moy/Max des *Heliocoenia variabilis* et *Heliocoenia gracilis* avec les même espèces issues des auteurs on peut trouver quelques différences et ressemblances entre nos espèces et les espèces présentées dans la littérature (Figure 47, Figure 48). Le *Heliocoenia variabilis* présenté par Étallon (1859 et 1864) possède un diamètre calicinal de 1,5 mm. Dans la littérature, les auteurs présentent des diamètres calicinaux variables pour cette espèce (Beauvais, 1994). En comparant les diamètres de calices de *Heliocoenia variabilis* issues de la littérature et nos *H. variabilis*, on peut voir que le diamètre de calices de *Heliocoenia variabilis* est beaucoup plus variable que notre espèce (Figure 47). En revanche, notre *Heliocoenia gracilis* étudié possède quasi le même diamètre de calices que celui de son auteur Roniewicz (1976) (Figure 48). Roniewicz (1976) présente *Heliocoenia gracilis* avec le diamètre calicinal entre 1,5-1,8 mm. Comme on le voit, *Heliocoenia variabilis* et *H. gracilis* peuvent être séparés par leur boîte de diamètre qui est 1,5-1,8 mm ou un peu moins chez *H. gracilis* (Figure 45, Figure 46, Figure 48) mais de 1,5-2,2 mm ou un peu plus chez *Heliocoenia variabilis* (Figure 45, Figure 46, Figure 47).

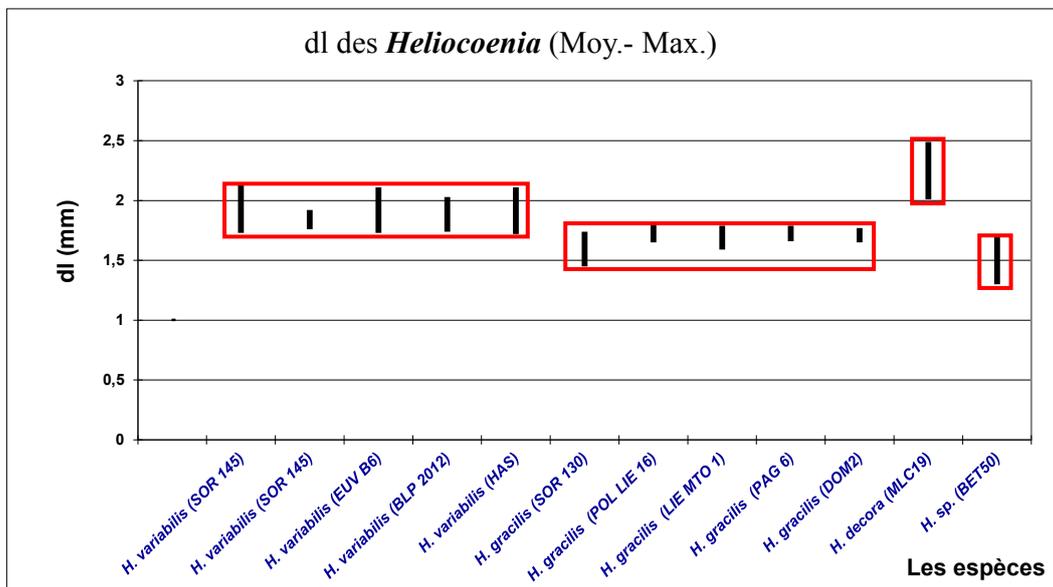
Il est donc possible que les limites entre espèces réalisées par Beauvais (1994) à partir du nombre de septes rassemblent exagérément les espèces de la littérature. La réponse à cette question nécessite une étude biométrique sur un nombre bien supérieur de colonies.



**Figure 44** - Histogramme de variabilité du diamètre du lumen des calices chez les espèces de *Heliocoenia* étudiées. **A** : Chez *Heliocoenia variabilis* **B** : Chez *H. gracilis*, **C** : Chez *H. decora* et **D** : histogramme des toutes les espèces de *Heliocoenia* ensemble. (en abscisse : diamètre des calices (dl) en mm; en ordonnée : nombre de calices mesurés (N. calices). Nombre de calices mesurés de *Heliocoenia variabilis* : 127 calices sur 4 colonies, *H. gracilis* : 60 calices sur 5 colonies *H. decora* : 23 calices sur une colonie et *H. sp.* : 5 calices sur une colonie.



**Figure 45** - Comparaison des valeurs minimales et maximales de diamètre des calices (lumen) (dl Min. /Max. en millimètre) de l'ensemble des espèces d'*Heliocoenia* étudiées.



**Figure 46** - Comparaison des valeurs moyennes et maximales des diamètres des calices (lumen) (dl Min. /Max. en millimètres) de l'ensemble des espèces d'*Heliocoenia* étudiées.

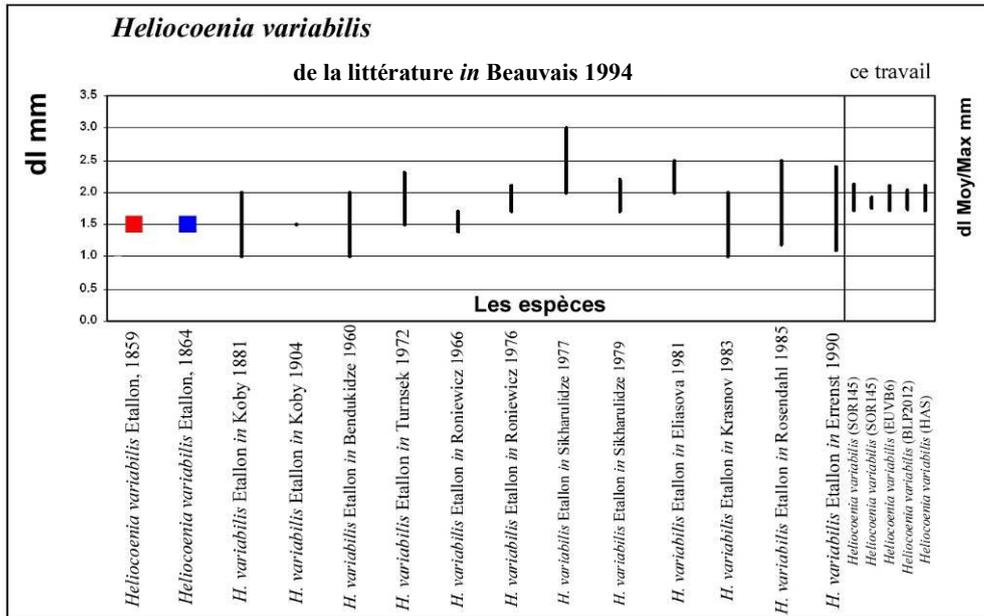


Figure 47 - Comparaison des valeurs dl Moy/Max des *Heliocoenia variabilis* étudiés et des *Heliocoenia variabilis* de la littérature selon Beauvais (1994).

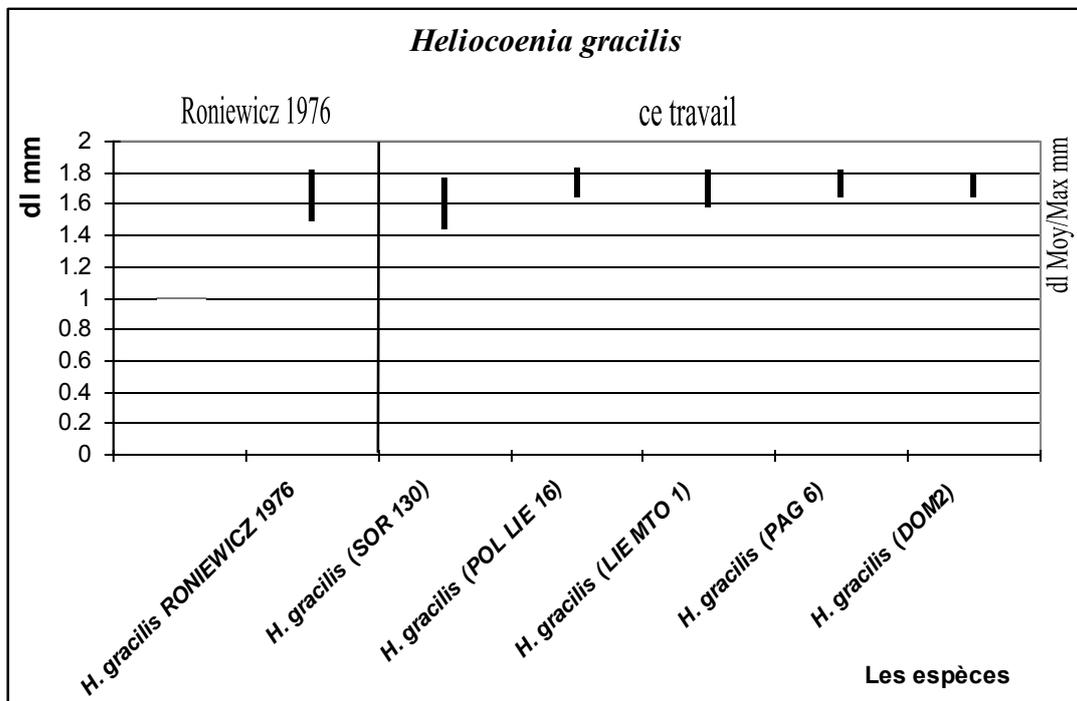
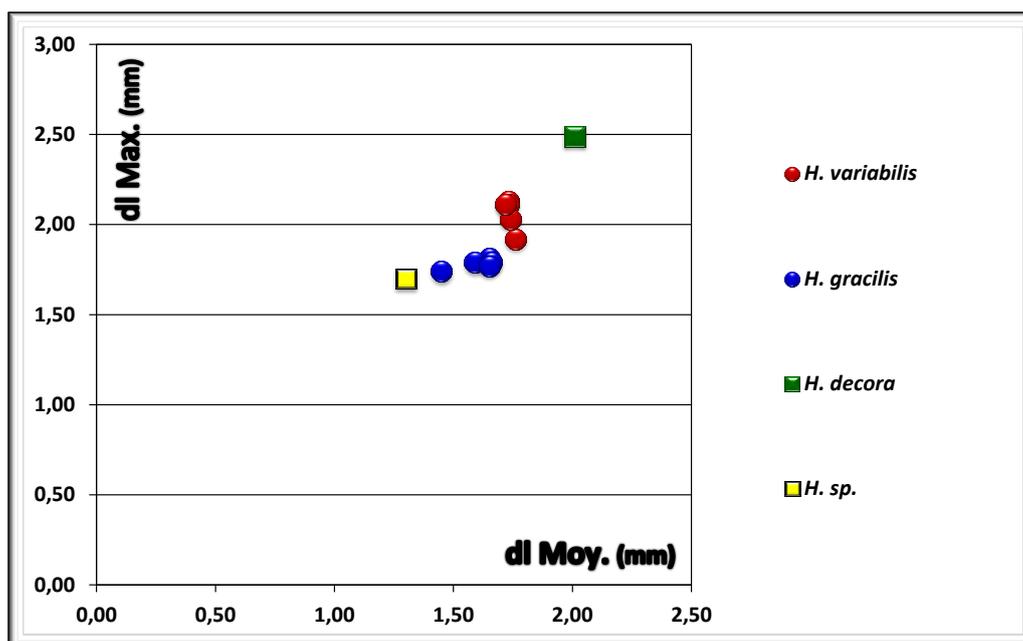


Figure 48 - Comparaison des valeurs dl Moy/Max de *Heliocoenia gracilis* avec la même espèce de Roniewicz (1976).



**Figure 49** - Comparaison des dl Moy contre dl Max des différents échantillons de quatre espèces de *Heliocoenia*.

### Genre *Stylina* Lamarck 1816 *sensu* Étallon 1859

Espèce type : *Stylina echinulata* Lamarck, 1816

Le genre *Stylina* Lamarck (1816) présente encore beaucoup d'ambiguïtés taxinomiques et nomenclaturales issues de sa description originale, de sa description subséquente par Edwards (1857), de celle d'Alloiteau (1948a) qui prend pour base un nouveau matériel type, mais aussi des synonymies trop compréhensives de Wells (1956).

La diagnose ci-dessous est pour l'instant celle d'un genre conceptuel sans matériel-type qui ressemble à l'idée que se faisait Étallon de ce genre quand il créa par contraste le genre *Heliocoenia* en 1859.

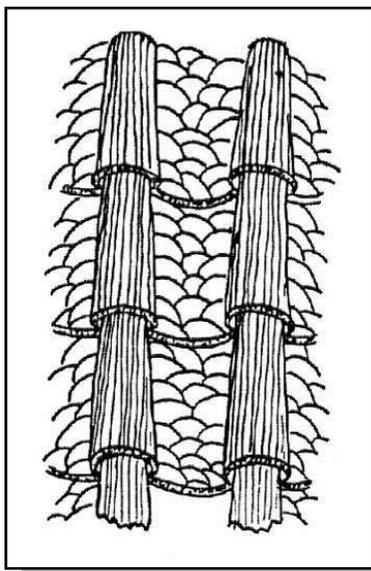
**Diagnose du genre** – Polypier colonial de forme variable : en dôme, mamelonnée branchue ou lamellaire. Colonies plocoides, polypierites réunis par une périthèque développée composée par des côtes, des couches à microstructure trabéculaire et des vésicules. Côtes sur la surface de la périthèque paraissant confluentes ou subconfluentes ou parfois non confluentes, longues ou courtes. A chaque stade de croissance, la colonie fait une nouvelle couche périthécale continue, compacte et solide à structure trabéculaire qui connecte les polypierites. Cette surface avec sa microstructure est en continuité avec les éléments radiaires, essentiellement des côtes. Entre deux stades de croissance ou entre deux couches trabéculaires, les côtes sont verticalement continues jusqu'à la prochaine couche ou interrompues. Polypierites élevés sur la surface de la périthèque en forme de cônes tronqués ou sans relief. Bourgeonnement extracalical dominant. Éléments radiaires de type costo-septes, bicunéiformes variable en longueur et épaisseur. Septes forts, disposés en symétrie

radiale, hexamérale, octamérale ou décamérale en deux, trois ou quatre cycles. Septes pas ou peu ornés aux faces latérales en granules ou épines et auriculés à leur marge interne en auricules à section rhopaloïde, en T ou fourchus. Muraille parathécale, paraseptothécale ou étallonothécale. Columelle forte ou assez forte, libre, styloforme, ou à section transversale lenticulaire ou rarement lamellaire. Endothèque composée de dissépiments petits ou larges entre les septes, de planchers incomplets remplissant les espaces entre les septes et la cavité centrale, jusqu'à une petite distance de la columelle et dessinant par leur redressement un périmètre autour de la columelle qui peut être confondu avec la columelle. Les septes peuvent se connecter simplement à ce périmètre et ne sont pas directement connectés par une tigelle à la columelle comme c'est le cas chez *Heliocoenia*. Ce périmètre peut être polygonal ou avoir la même forme que la columelle. Il peut être très proche de la columelle ou un peu éloigné de cette columelle, proche des septes de premier cycle. Microstructure des éléments radiaires composée de trabécules ramifiés, d'une ligne médiane claire, parfois en zigzag ou d'un plan médio-septal à trabécules primaires subverticaux.

**Remarques sur les systèmes et la symétrie** – la disposition des septes des stylines correspond à différents modes de développement. La symétrie peut se développer de façon hexamérale, octamérale, décamérale ou même à symétrie 12 ou plus, les septes étant distribués en deux, trois, quatre ou davantage de cycles. La symétrie hexamérale est un modèle habituel des stylinides comme tous les autres Scléroractiniaux, ce qui correspond à la définition de cet ordre (Wells, 1956). Les autres modèles non hexaméraux correspondent à des états adultes pour lesquels les sections sériées n'ont pas pu établir les stades jeunes correspondants. En conséquence, dans l'état actuel nous ne savons pas si les stylines sont toutes originellement hexamérales ou si certaines pourraient être à symétrie 4 comme certains *Heliocoenia* ou *Pseudocoenia* observés.

**Discussion et remarques** – C'est à Lamarck (1816) que nous devons la description originale de *Stylina* avec une très brève définition "Tubes nombreux, cylindriques, fasciculés, réunis, contenant des lames rayonnantes et un axe solide: les axes styloformes, saillant hors des tubes."). Lamarck y ajoute une localité de convention avec la mention « habite l'Océan austral » et une seule espèce *Stylina echinulata* qui devient l'espèce-type du genre par monotypie. Goldfuss 1826 puis Michelin 1843 créèrent des espèces que nous rangeons aujourd'hui dans le genre *Stylina* sous le nom d'*Astrea*. En 1857, Edwards décrit *Stylina*, mentionnant les polypierites unis entre eux par des côtes et une exothèque très développées, la columelle styloforme et saillante, une symétrie hexamérale mais quelquefois avec 8, 10 et 12 systèmes, la muraille épaisse et des côtes bien prononcées, l'endothèque simple ou subvésiculeuse; Il indique que « par une erreur singulière » Lamarck avait indiqué l'Océan austral pour localité-type alors que lui signale l'espèce-type du Groupe oolithique moyen de Haute Saône et de Dun. Jusqu'en 1948 aucun spécimen-type n'a été désigné pour l'espèce-type *Stylina echinulata*. Alloiteau (1948a) sélectionne deux échantillons de *Stylina echinulata* de la collection Edwards. Il y reconnaît deux espèces différentes dont l'une a des polypierites saillants, provenant du Lusitanien des environs de Verdun (Meuse) et qu'il désigne comme « espèce-type de *Stylina echinulata* ». Il ne donne aucune référence permettant de reconnaître cet échantillon. Il remarque que pour en étudier les structures internes il a observé des "lames minces obtenues à partir d'un fragment détaché". Il décrit ensuite *Stylina* à l'aide de caractères superficiels étudiés sur l'échantillon en présentant un seul dessin schématique en écorché de la partie périthécale avec une vue externe latérale des calices (Figure 50). Il complète avec les caractères observés en lames minces. Les caractères externes décrits sont les caractères connus de longue date pour ce genre (Milne Edwards 1857, Koby 1881 et 1905,

Alloiteau 1957, Beauvais 1964, Roniewicz 1966 et 1976, Morycowa 1964, Eliášová 1994 et Löser 2001 & 2009). Sa description est compatible avec les lames minces étiquetées *Stylina echinulata* (espèce « a » et espèce « b » A32651) issues de la collection Alloiteau qui ont été retrouvées au MNHN (Paris) (Figure 51 & Figure 52). Elle est toutefois assez incomplète et ignore tous les caractères particuliers qui permettent de diagnostiquer le genre *Heliocoenia*, caractères qui seront pourtant bien décrits plus tard (Alloiteau 1948b).



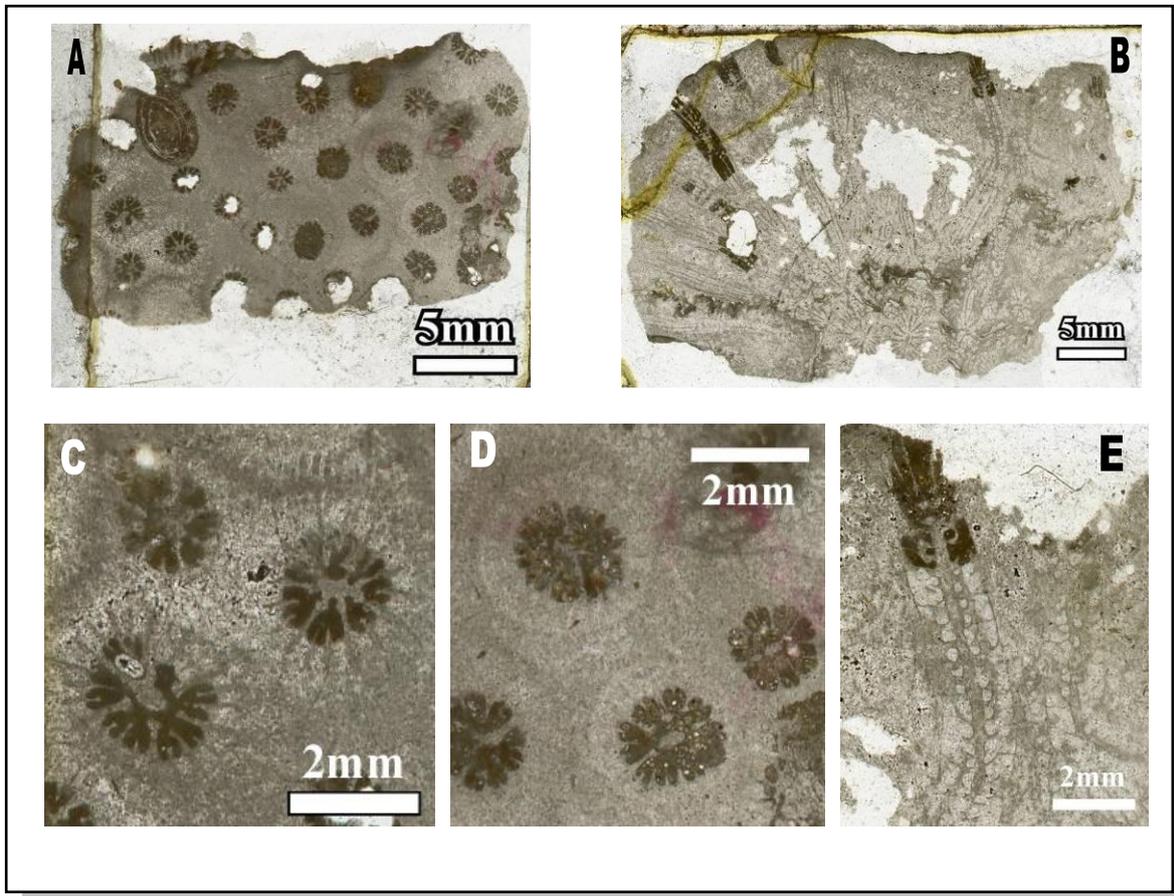
**Figure 50** - *Stylina echinulata* « E. H. » du Lusitanien des environs de Verdun (Meuse, Lorraine, France) selon Alloiteau 1948a.

Il est nécessaire de mentionner que pendant les jours que j’ai passés au MNHN à étudier les coraux plocoides jurassiques, j’ai cherché à trouver les spécimens de *Stylina echinulata* de collection Milne Edwards qu’Alloiteau a choisis pour sa description. En dépit de l’aide très professionnelle apportée par Jean-Michel Pacaud et Sylvain Charbonnier dans cette recherche, ces échantillons n’ont pas été retrouvés. Seules subsistent les deux lames minces de la collection Alloiteau (Figure 51 & Figure 52) sous le nom *Stylina echinulata* des environs de Verdun avec deux petites lettres de référence « a » et « b » ainsi qu’un numéro de référence A32651 pour les deux. Ni ces lettres ni le numéro plus récent de cet échantillon ne sont mentionnés dans l’article d’Alloiteau (1948a). Ceci amène les remarques suivantes.

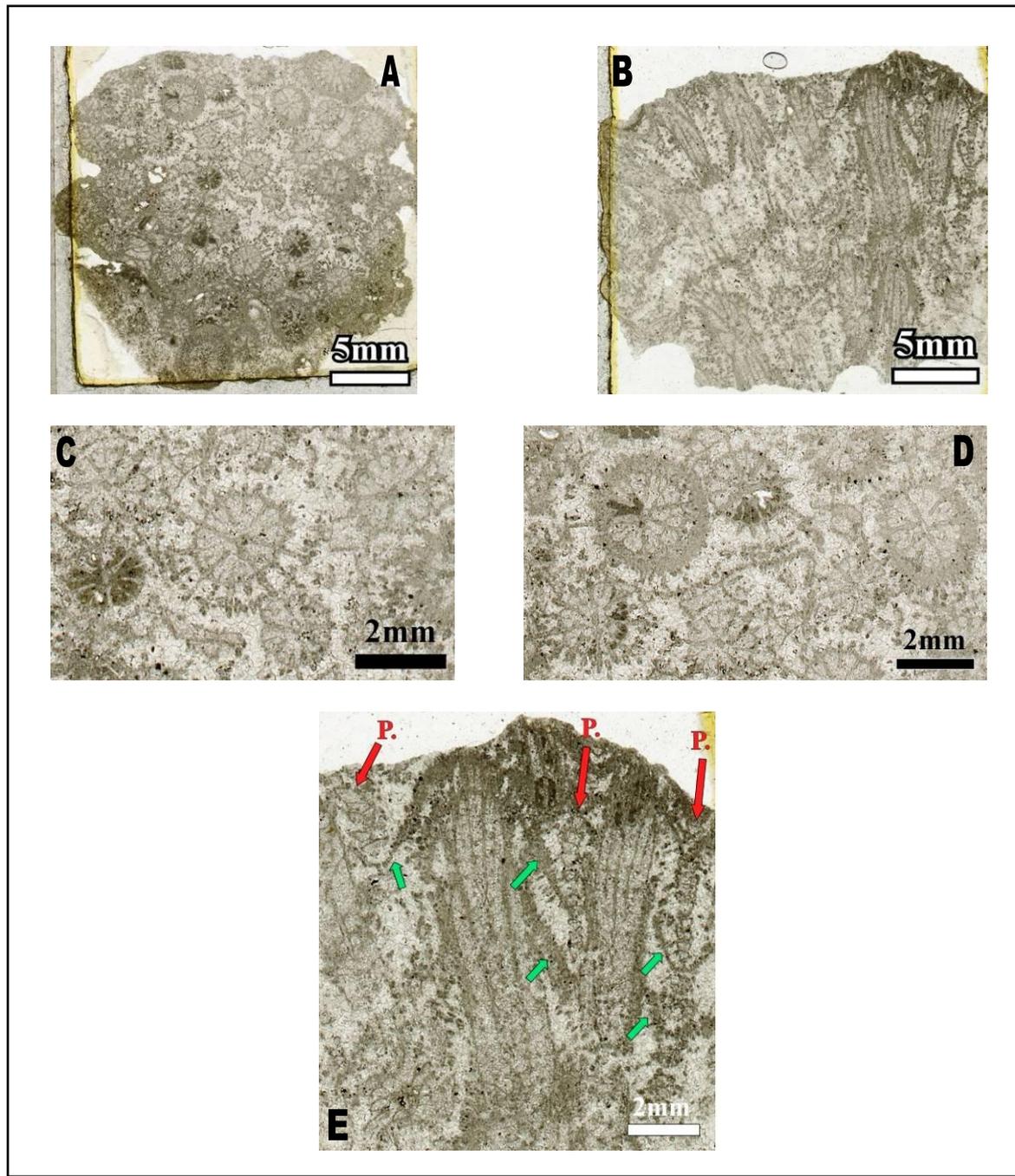
1. Alloiteau parle d’une périthèque costulée qui est “continue sur toute la hauteur des polypierites...”. Il dessine également un schéma où la largeur de la périthèque excède le diamètre des calices. Les lames minces observées montrent plutôt une périthèque mince ou réduite (Figure 51A-E ; spécialement Figure 52C-E) des murailles épaisses et des polypierites serrés.  
Deuxièmement, la périthèque est composée par des vésicules et des couches trabéculaires (selon Alloiteau : faux planchers qui sont “la base de la muraille”) (Figure 51B, Figure 52C-E) ce que je confirme. Par contre, Alloiteau porte peu attention aux couches trabéculaires porteuses d’épines et non de côtes continues. Ce caractère est bien connu chez *Heliocoenia* (Alloiteau 1948b ; Beauvais 1964 ; Roniewicz 1966 & 1976).
2. Lorsqu’Alloiteau parle de la muraille épaisse, il me semble qu’il a vu cette muraille sur les lames minces où j’ai pu l’observer moi-même. Elle correspond à ce que Étallon 1859 a décrit pour *Heliocoenia* (une double muraille épaisse subcirculaire mais un peu

anguleuse aux bords externes) et à ce que j'ai décrit plus haut pour ce même genre : côtes intercalaires à microstructure trabéculaire (Figure 52A, C & D) ; granules et structure discontinue dans l'étallonotheque (Figure 51A, C & D). Toutefois, Alloiteau 1948a ne parle pas de ces structures propres à *Heliocoenia* qu'il a pourtant su reconnaître un an plus tard pour ce dernier genre dans son article de 1948b.

3. La columelle styloforme et robuste qu'Alloiteau a sûrement vue, a été observée sur un spécimen en volume et non dans les lames minces où elles sont aplaties ou styloformes (Figure 51 ; Figure 52) et attachées à un, deux ou plusieurs S1. De plus, les tigelles vues en section longitudinale de la lame mince « a » (Figure 51B) sont un caractère spécial d'*Heliocoenia* alors que la columelle est libre chez *Stylina*, dans la conception qui est ici exprimée de ce genre.
- 4- Dans les deux lames minces, les septes de premier cycle montrent une symétrie bilatérale (Figure 51 ; Figure 52) typique de *Heliocoenia* et les S1 sont périodiquement connectés à columelle par une tigelle (Figure 51E)



**Figure 51 - A-E :** *Stylina echinulata* Lamarck 1816 (Coll. Alloiteau « a ») environs de Verdun (Meuse) – A32651 **A :** Section transversale. **B :** Section longitudinale. **C & D :** détails de la même section transversale agrandie montrant les calices, septes, systèmes de septes et symétrie, côtes, granules, columelle, étallonotheque. **E :** détail de la section longitudinale montrant la columelle et les septes du premier cycle, les tigelles, l'endotheque et quelques parties de la périthèque.



**Figure 52** – *Styliina echinulata* Lamarck 1816 (Coll. Alloiteau « b »), environs de Verdun (Meuse). **A** : Section transversale **B** : Section longitudinale. **C** & **D** : Section transversale, détail des calices montrant la symétrie bilatérale, l'élongation de la columelle aplatie ou styliforme connectée aux S1, la muraille épaisse, les épines et couches à structure trabéculaire et l'étroite périthèque. **E** : Section longitudinale légèrement oblique montrant la périthèque étroite (P), la muraille épaisse et les couches à structure trabéculaire (flèches vertes).

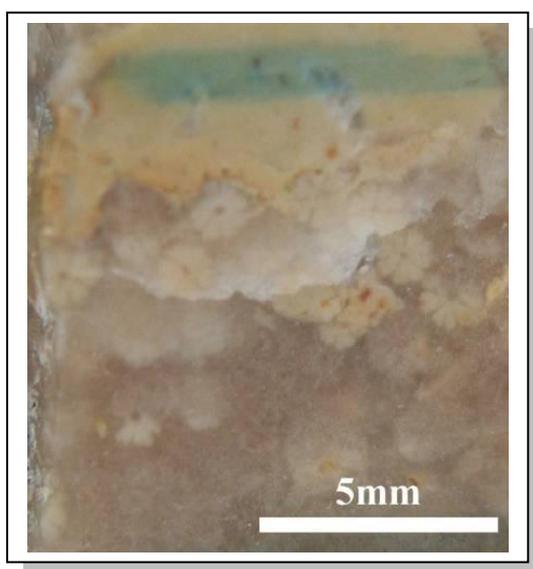
- 5- Les auricules présentent des sections de formes variées rhopaloïde, fourchue et claviforme (Figure 51C & D ; Figure 52C & D).

Ci-dessous je résume quelques points qui, pris dans leur ensemble, permettent de distinguer *Stylina* et *Heliocoenia* :

- 1- Chez *Heliocoenia* la périthèque est moins développée (ou développée par endroit), plus étroite, plus réduite que chez *Stylina* (Figure 53 ; Figure 55 ; Figure 56A).
- 2- Chez *Stylina* la surface de la périthèque est costulée et les côtes sont le plus souvent confluentes ou subconfluentes (Figure 53 ; Figure 55). Chez *Heliocoenia* la surface de la périthèque est granulée à cause des épines sur la surface supérieure des couches trabéculaires (Figure 56B & C).
- 3- La périthèque chez *Stylina* est constituée par les côtes, des couches à microstructure trabéculaire et par des vésicules entre les couches. Chez *Heliocoenia* elle est constituée par les couches à microstructure trabéculaire, des épines (trabécules) sur ces couches et par des vésicules.
- 4- La disposition de septes chez *Stylina* est hexamérale (Figure 56A), octamérale (Figure 53) ou décimérale (Figure 55). Chez *Heliocoenia* la disposition des septes est hexamérale avec des septes de deuxième cycle qui développent une longueur presque semblable aux septes de premier cycle ce qui conduit à un aspect potentiellement octamérale ou décimérale.
- 5- Chez *Stylina* la symétrie est radiale (Figure 53 ; Figure 54 ; Figure 55 ; Figure 56A ;). Chez *Heliocoenia* la symétrie est bilatérale (Figure 56B & C).
- 6- Chez *Stylina* la columelle est styloïforme ou comprimé, saillante et libre (Figure 53 ; Figure 54 ; Figure 55 ; Figure 56A). Chez *Heliocoenia* la columelle est plutôt aplatie, lamellaire, styloïforme ou comprimée (Figure 56B & C) mais toujours connectée à des septes de premier cycle.
- 7- Chez *Stylina* la muraille est une parathèque, une paraseptothèque ou une étallonothèque épaisse sans les trabécules secondaires continus ou discontinus sortant des côtes. Chez *Heliocoenia* la muraille est plutôt une étallonothèque avec des trabécules secondaires discontinus ou continus au bord externe de la muraille.
- 8- Chez *Stylina* les côtes se développent loin de la muraille paraseptothécale ou parathécale. Chez *Heliocoenia* l'étallonothèque enveloppe complètement ou quasiment les côtes qui sont plus courtes que chez *Stylina*.
- 9- Chez *Stylina*, les auricules en section transversale sont souvent rhopaloïdes ou fourchus. Chez *Heliocoenia* les auricules des S1 sont rhopaloïdes ou en T et ceux des S2 plutôt fourchus en section).
- 10- Chez *Stylina* il y a des planchers obliques qui s'appuient sur la columelle libre et occupent l'espace entre le bord interne des septes du premier cycle et la columelle ou bien sans cette structure (Alloiteau, 1958), la columelle reste libre. Chez *Heliocoenia*, les septes de premiers cycles se soudent périodiquement à la columelle par des tigelles. A noter que le dispositif de *Stylina* favorise au moment de la diagenèse une sparitisation préférentielle de la zone autour de la columelle qui peut mimer les vraies connections septales de *Heliocoenia*. Il reste que chez *Heliocoenia* les vraies connections septales sont périodiques par tigelles et sont la règle, chez *Stylina* elles sont l'exception.



**Figure 53** - A-C: *Stylina insignis* de Fromental, 1861 (Syntype-M03705, MNHN, Paris), avec les calices un peu élevés, la surface de la périthèque costulée à côtes confluentes ou subconfluentes, symétrie radiale octamérale et columelle styloforme, forte et robuste.



**Figure 54** - *Stylina milleporacea* Ogilvie, 1897 in Alloiteau 1960 (Figuré-R10867 MNHN, Paris), septes en symétrie radiale hexamérale, columelle styloforme et libre.

Dans quelques cas la distinction des deux genres reste difficile à partir des seules vues externes. La Figure 55 illustre ce type de difficulté chez un exemplaire de *Stylina carrapateirensis* qui montre certains caractères de *Stylina* par endroit et d'autres de *Heliocoenia* dans d'autres portions de la colonie. Vu la rareté de ce genre de cas, je maintiens l'autonomie des deux genres en considérant que le seul examen de la surface ne suffit pas à les rassembler. Il reste que de nombreuses identifications de la littérature sont erronées (voir par exemple la figure 22).



**Figure 55- A-C:** *Stylina carrapateirensis* Koby, 1904 (Syntype,-A32166, MNHN, Paris), **A:** la périthèque costulée (caractère de *Stylina*), symétrie radiale décamerale et columelle styloforme. **B & C:** columelle libre, comprimée ou lamellaire (caractère de *Heliocoenia*).



**Figure 56 – A-C :** « *Stylina tubulosa* » (Goldfuss, 1826) in Michelin, 1843 (Figuré-M00196, MNHN, Paris) en réalité une espèce de *Heliocoenia* mal identifiée. **A:** Surface de la périthèque granulée et les calices un peu élevés sur la surface de la périthèque, les septes forts et la columelle lamellaire ou aplatie. **B:** Columelle aplatie ou lamellaire, les septes fort et la surface de la périthèque est granulée. **C:** Périthèque tabulée par les couches à structure trabéculaire ; côtes verticalement continues. Les vésicules ont disparu par dissolution sélective.

Âge – Jurassique et Crétacé.

## Le problème nomenclatural

### Exposé du problème

Lamarck (1816) a basé *Stylina* sur son *Fascicularia* Lamarck (1812) (Extrait du cours, nom non disponible). Il a créé une seule espèce pour ce genre : *Stylina echinulata* et mentionne « Habite l'océan austral » sans donner de numéro d'échantillon (Lamarck, 1816 p. 221), ce qui est habituel pour l'époque. Goldfuss 1826, puis Michelin 1843, mentionnent différentes espèces de *Stylina* sous le nom d'*Astrea*. En 1837 (*fide nomenclator zoologicus*), H. Ducrotay de Blainville a créé le genre *Gemmastrea* pour les formes de coraux avec columelle. H. M. Edwards en décrivant *Stylina* corrige quelques caractères de ce genre et rectifie sa localité-type erronée : Groupe oolithique moyen de Haute Saône et de Dun. Étallon 1859 introduit un nouveau genre : *Heliocoenia* avec les caractères génériques déjà mentionnés précédemment qui sont différents des caractères de *Stylina* décrits par Lamarck (1816) et Milne Edwards (1857). Il choisit *Heliocoenia variabilis* de Valfin, (Jura, France) comme espèce-type de *Heliocoenia*.

Jusqu'en 1948a, le spécimen-type de *Stylina* est resté dans l'ombre et personne ne parle de cet échantillon. En 1948, Alloiteau trouve deux échantillons de *Stylina echinulata* dans la collection M. Edwards, et choisit l'un d'eux (nous ne savons lequel) provenant du Lusitanien des environs de Verdun (Meuse) comme spécimen-type. Il étudie les caractères superficiels sur le spécimen sélectionné et les structures internes de cette espèce sur les « lames minces obtenues à partir d'un fragment détaché ». Il considère M. Edwards et non Lamarck comme auteur de *Stylina*. Les seuls spécimens restant du travail d'Alloiteau sont deux lames minces « a » et « b » du MNHN (Figure 51 et Figure 52) et sans aucune référence à Alloiteau (1948a). Ces lames présentent les caractères de *Heliocoenia*.

Donc, nous avons un genre *Stylina* genre-type d'une famille et même d'un sous-ordre, riche de très nombreuses espèces nominales, qui repose sur une espèce-type *Stylina echinulata* dont nous n'avons pas de spécimen sûr. Les seuls spécimens disponibles sont les lames laissées par Alloiteau qui appartiennent à ce qui est classiquement appelé *Heliocoenia*.

### Les solutions

En considérant les situations mentionnées et pour résoudre ces problèmes, j'ai proposé les solutions ci-dessous :

**Solution 1** : supprimer le genre *Stylina* et réhabiliter le genre *Gemmastrea*

Cette proposition supprimerait le genre *Stylina* qui est connu et largement utilisé depuis longtemps et nous permettrait d'attribuer les caractères du genre conceptuel *Stylina* tels que je les ai décrits ici au genre *Gemmastrea* Blainville 1837. Ce genre présente un spécimen-type accessible (Goldfuss Museum, Université de Bonn, Allemagne).

**Solution 2** : accepter le « néotype » de Alloiteau et mettre en synonymie *Stylina* et *Heliocoenia*.

Si l'on accepte un spécimen-type d'Alloiteau comme « néotype » par ses lames minces « a » ou « b » au MNHN, c'est le genre *Heliocoenia* qui va tomber en synonymie avec *Stylina*. Les caractères des deux lames minces ne sont pas les caractères de *Stylina* tels qu'ils sont décrits

dans ce mémoire. En plus, cette solution nécessite de choisir une de ces deux lames minces puisqu'un néotype n'a pas été désigné correctement.

**Solution 3** : demander à la commission un changement de la désignation de l'espèce-type de *Stylina*.

On peut demander à l'ICZN de changer la désignation de l'espèce-type de *Stylina* au titre de l'article 70-3 du code dans le but d'assurer la stabilité de la nomenclature. Dans ce cas, on peut choisir l'une des espèces de *Stylina* et son spécimen-type parmi des *Stylina* conforme à la description qui est présentée de ce genre dans ce mémoire. Les avantages de cette solution sont :

- de garder le nom de *Stylina* Lamarck qui est l'un des genres les plus connus et utilisés depuis longtemps.
- de garder le nom de *Heliocoenia* dans son acception classique.
- de garder aussi la famille des Stylinidae et le sous ordre des Stylinina.

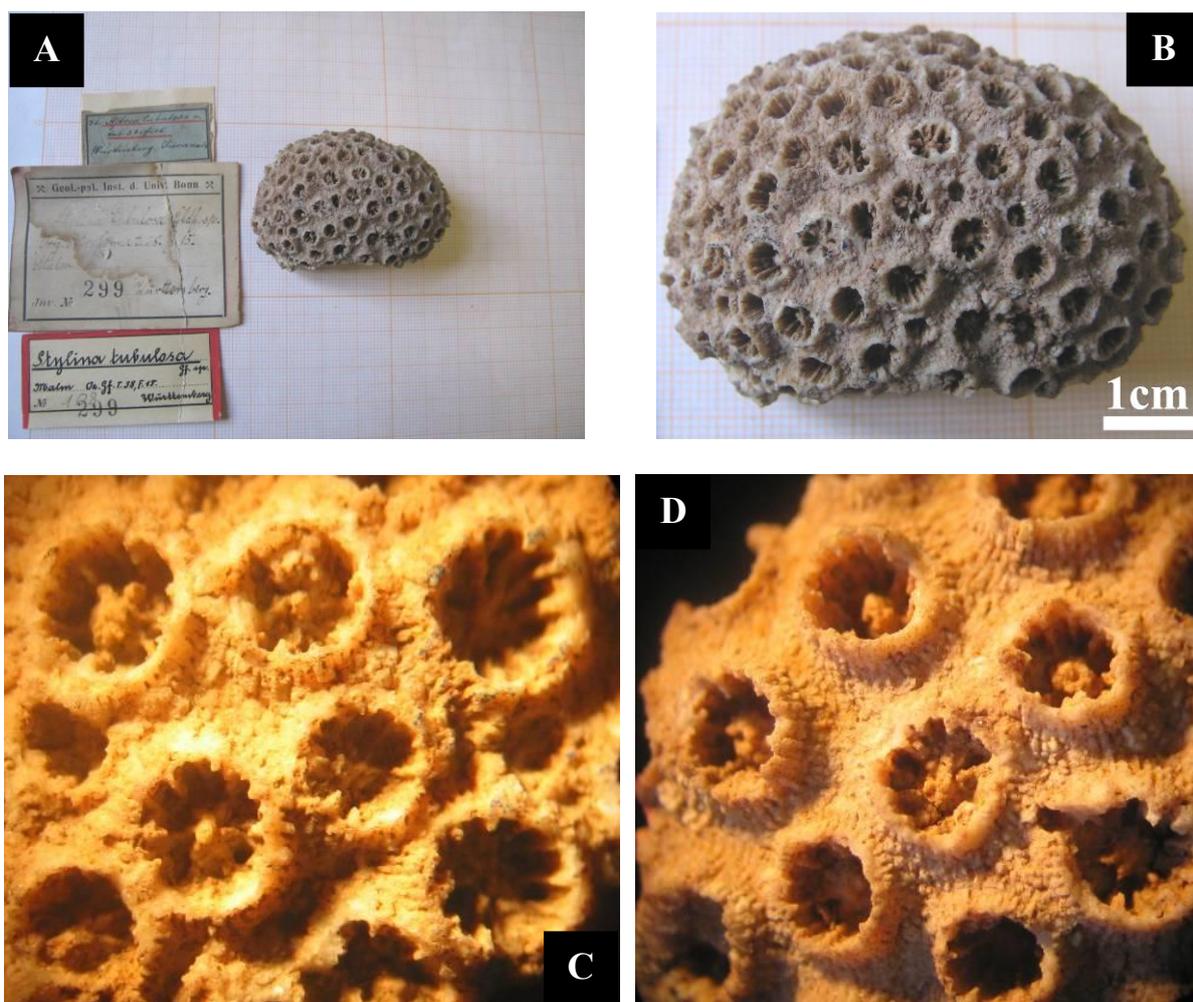
**Synonymie des genres** – par rapport aux caractères génériques présentés ici-même pour le genre *Stylina*, certains genres présentés par les auteurs peuvent être placés en synonymie avec *Stylina*. Ces genres sont :

#### ***Gemmastrea* Blainville 1837**

*Gemmastrea* est un genre plococid avec columelle qui est présenté par Blainville (1830, 1837). L'espèce-type de ce genre est *Gemmastrea tubulosa* (Goldfuss) 1829 (Bonn Goldfuss collection n° 299). Ce genre montre les caractères génériques de *Stylina* Lamarck (1816) (Figure 57). La surface de la périthèque costulée, la columelle styliforme et libre sortant du calice et une symétrie régulière hexamérale sont des caractères qu'on peut remarquer pour le mettre en synonymie avec *Stylina* (Figure 57).

#### ***Plesiostylina* Alloiteau 1958**

*Plesiostylina* est aussi un genre plococid présenté par Alloiteau (1958, p. 18). L'espèce-type de ce genre est *Plesiostylina hourcqi*, aussi présentée par le même auteur et la même année. Les caractères génériques de ce genre sont : la muraille parathécale régulièrement en zigzag et très mince. L'endothèque est constituée par des dissépiments petits subhorizontaux. La columelle est subcylindrique et forte. Le nombre de ses éléments radiaires est peu élevé (Alloiteau, 1958). Ce genre peut être aussi synonyme de *Stylina*. À mon avis, les caractères mentionnés par Alloiteau comme des caractères permettant de séparer rapidement *Stylina* et *Plesiostylina* entrent dans la variabilité normale de *Stylina*.



**Figure 57 - A-D :** *Gemmastrea* Blainville (1834) Bonn Goldfuss Museum collection n° 299 (Photo : Bernard Lathuilière).

### ***Tremocoenia* d'Orbigny 1849**

*Tremocoenia* est un genre présenté par d'Orbigny (1849, p. 7). L'espèce-type de ce genre est *Tremocoenia subornata* aussi présentée par le même auteur et la même année de La Rochelle (France) (Figure 58). A Paris (MNHN), il y a un moule de *Tremocoenia subornata* (Syntype R09323, Figure. 33) mal conservé avec des caractères spécifiques difficiles à décrire. Cet échantillon plocoidé par ses six septes et ses calices profonds et leurs intervalles ornés de petites lamelles peut être considéré comme un *Pseudocoenia*. Mais il existe aussi un échantillon figuré par Cottreau en 1931 comme « type » de d'Orbigny aujourd'hui disparu des collections mais de bien meilleure qualité. Cet échantillon utilisé par Roniewicz 1966 peut être considéré comme appartenant au genre *Stylina*. Cet échantillon est en fait *Adelocoenia lanceolotii* d'Orbigny, 1850 dont la photo a été inversée avec celle de *Tremocoenia subornata* dans la révision des types de Cottreau (1931).

§ **G. Tremocoenia**, d'Orb. 1847. C'est une *Stylina*, dont les calices sont profondément creusés en tubes, mais pourvus d'une columelle styliforme. Ensemble polymorphe. Des trois espèces connues, une est

Figure 58 -Texte original de d'Orbigny (1850, p. 33) sur *Tremocoenia*.

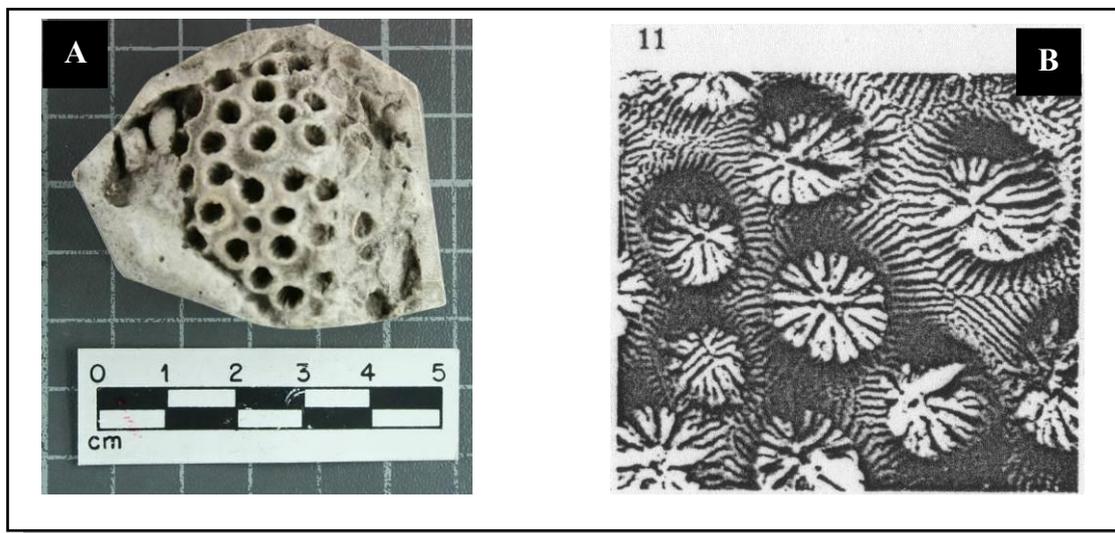


Figure 59 - A : *Tremocoenia subornata* d'Orbigny (1850) au MNHN (Syntype R09323).  
B : *Tremocoenia subornata* d'Orbigny (1850), Coll. d'Orbigny n°4461 in Cottreau (1931 ; Pl. LX, fig. 11).

### *Decacoenia* d'Orbigny 1850

Ce genre a été créé par d'Orbigny (1850, p.33) (Figure 60) comme un *Phyllocoenia* avec cinq ou dix septes. Son espèce-type est *Decacoenia magna* d'Orbigny 1849. Les lames minces de specimen-type de *D. magna* d'Orbigny (n° 4457-MNHN, Paris) (Figure 61) montrent tous les caractères de *Stylina* Lamarck 1816. Je considère ce genre synonyme de *Stylina* Lamarck 1816.

**DECACOENIA**, d'Orb., 1849. Ce sont des *Phyllocoenia* à cinq ou dix systèmes, amorphes.

Figure 60 - Texte original de d'Orbigny sur *Decacoenia*.

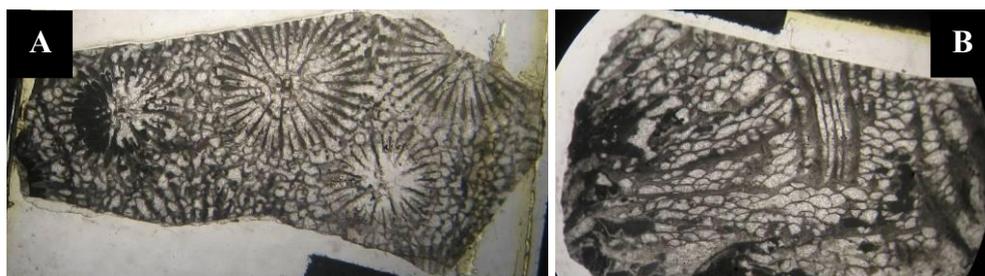


Figure 61 - A&B : *Decacoenia* d'Orbigny 1850 (p.33) au MNHN (Syntype 4457).

## Description des espèces

***Stylina dubia*** Alloiteau 1958  
(Planche 17 & 18 ;Tableau 19, Tableau 20)

## Synonymie :

<i>pars</i> ?	1900	<i>Stylina kachensis</i> Gregory p.56 pl.12 fig.1,3,5,6 (non pl.12 fig.1,2,4,7,8 ni pl.13 fig.1-7)
Cit.	1958	<i>Stylina dubia</i> Alloiteau p.15 pl.9 fig.4 pl.14 fig.7
Cit.	1966a	<i>Stylina dubia</i> Alloiteau in Beauvais p.122 ou 10
Cit.	1971	<i>Stylina dubia</i> Alloiteau in Beauvais p.3 strati
Cit.	1977	<i>Stylina dubia</i> Alloiteau in Gill p.284 pl.2 fig.12-14
Cit.	1987	<i>Stylina dubia</i> Alloiteau in Beauvais in Manivit tab B15a
non	2000	<i>Stylina dubia</i> Alloiteau in Pandey <i>et al.</i> p.7 pl.1 fig.6-7

**Matériel** : 4 échantillons de Bure (Meuse, France – PPA1073H, PPA1074AF, PPA1074C2, PPA1074D) dont 5 lames minces (3 transversales et 2 longitudinales).

## Dimensions:

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			D			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
PPA1074AF	2,71	2,11	3,56	1,64	1,54	1,84	2,61	2,34	2,87	6+6+8 ou 12
PPA1074D				1,54			2,54			6+6+8 ou 12
PPA1074C2	2,41	2,40	2,41	1,78	1,39	2,16				6+6+8 ou 12
PPA1073H	1,77	1,46	2,21	1,48	1,39	1,57				6+6+8 ou 12
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; D : diamètre des polypiérites ; Ns : nombre										

**PPA1073 H & PPA1074 AF & PPA1074 C2 & PPA1074 D** – La colonie est massive et plocœide. La périthèque est bien développée et costulée. Les calices sont circulaires, subcirculaires ou légèrement elliptiques. Les éléments radiaires forts et bicunéiformes passent la muraille paraseptothécale. Les septes se disposent selon le modèle hexaméral et en trois cycles et avec symétrie radiale. Les septes sont ornés aux faces latérales par des épines, et aux bords internes par des auricules rhopaloïdes, fourchus et podoïdes en section. Les septes de premier cycle arrivent à environ  $\frac{1}{2}$  à  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice. Les chambres interseptales sont longues et rondes ou rondes-triangle. La columelle est libre, styliforme ou discoïde. L'endothèque est rare avec des dissépiments ou des planchers incomplets. La périthèque est composée par des côtes plus ou moins longues, des couches trabéculaires et des dissépiments. Bourgeonnement abondant et extracalical.

**Remarques** – Cette espèce possède presque le même diamètre calicinal par rapport à l’holotype de *Stylina dubia* de Madagascar présenté par Alloiteau mais les centres calicinaux sont un peu moins espacés.

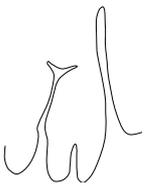
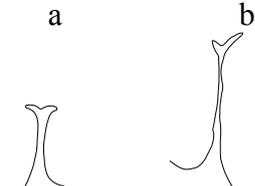
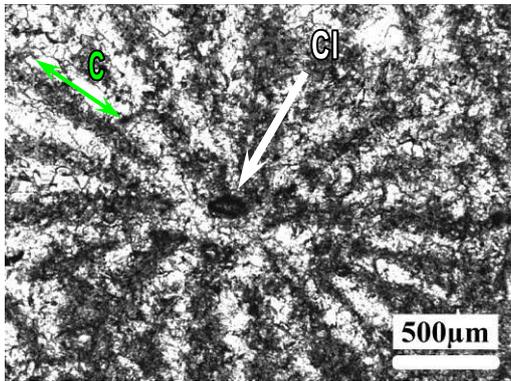
Cette espèce est très semblable à *Heliocoenia variabilis* mais elle se distingue par sa surface de la périthèque costulée, sa partie costale et ses côtes bien développées longues et éloignées des calices dans la partie périthécale. Aussi *Stylina dubia* de Bure possède une columelle styliforme et libre et pas soudé aux septes de premier cycle. L’absence des granules à la surface de la périthèque, des éléments trabéculaires discontinus et des épines périthécales sont les autres différences de cette espèce qui l’éloignent de *H. variabilis*.

Alloiteau (1958) pour la première fois mentionne une structure endothéciale autour de la columelle de cette espèce qui empêche les septes de se souder à la columelle.

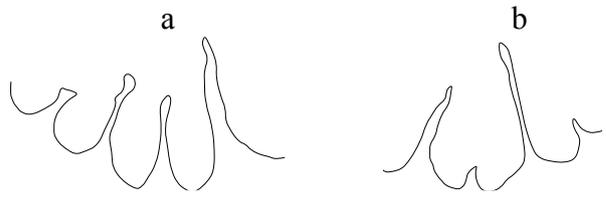
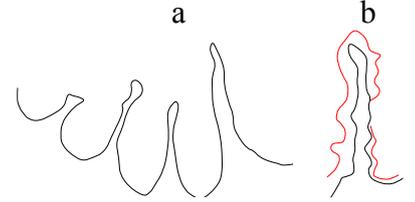
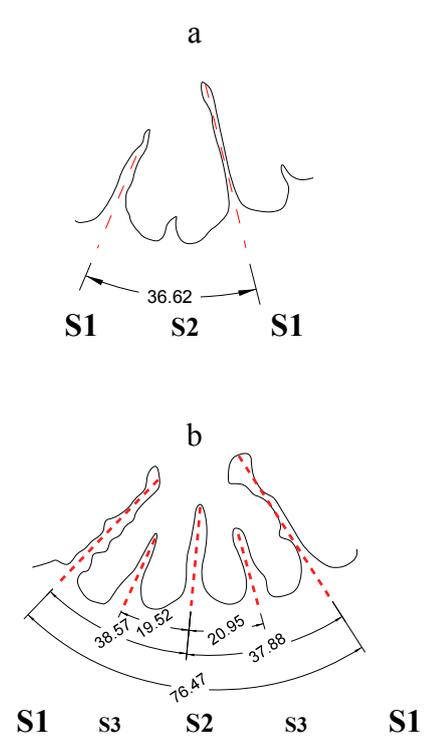
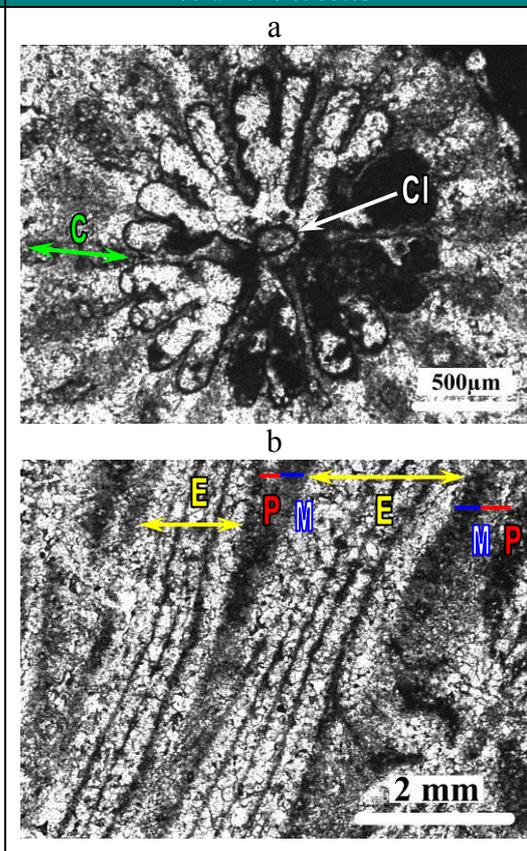
Il faut remarquer que toutes les colonies connues de *Stylina dubia* sont du Dogger mais les échantillons décrits ici proviennent de l’Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur) de France.

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur), Bure (Meuse, France).

**Âge de l’espèce** – Bathonien (Jurassique moyen) - Oxfordien supérieur.

<b><i>Stylina dubia</i> de Bure (PPA 1073H)</b>	
A - Chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde / ronde-tri angle	
Taille : longue	
<p>a</p> 	<p>a      b</p> 
C - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes	
<p>a</p> 	

**Tableau 19 - A-D** : Des éléments structuraux de *Stylina dubia* de Bure (Oxfordien -Meuse, France).  
**A** : a, Chambres interseptales. a : forme ronde et longue ; **B** : a & b : Auricules et ornementation des septes. a & b : auricules fourchues **C** : a, Endothèque, périthèque, muraille, columelle (Cl) et côtes (C).

<b><i>Stylina dubia</i> de Bure (PPA 1074AF)</b>	
A - Variabilité intracoloniale des chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniale des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde / ronde-triangle	
Taille : longue	
	
C – Variabilité des Secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes
	

**Tableau 20** - A-D : Variabilité des éléments structuraux de *Stylina dubia* de Bure (Oxfordien - Meuse, France).

**A** : a & b, Variabilité de forme des chambres interseptales. a : formes rondes et longues ; b : formes rondes-triangle longues. **B** : a & b, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde ou claviforme b : podoïde. (la ligne rouge montre l'effet de la diagenèse autour du septe) **C** : a & b, Variabilité des Secteurs. **D** : a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (CI) et côtes (C).

***Stylina stellata*** Étallon 1864  
(Planche 18)

**Synonymie :**

- Cit. 1864 *Stylina stellata* Étallon in Thurmann et Étallon p.370 pl.52 fig.3  
 Cit. 1881 *Stylina stellata* Étallon in Koby p.79 pl.17 fig.2,3  
 Cit. 1964 *Stylina stellata* Étallon in Beauvais p.138 pl.11 fig.1  
 Cit. 1932 *Stylina stellata* Étallon in Zuffardi-Comerci p.57 pl.1 fig.2 pl.2 fig.1  
 Cit. 1966 *Stylina stellata* Étallon in Roniewicz p.199 pl.11 fig.2  
 Cit. 1979 *Stylina stellata* Étallon in Negus et Beauvais p.225  
 Cit. 1985 *Stylina* cf. *stellata* Étallon in Rosendahl p.39  
 Cit. 1988 *Stylina stellata* Étallon in Fezer p.87  
 Cit. 2001 *Stylina stellata* Étallon in Laternser p.162

**Matériel :** 1 échantillon de Bure (Meuse, France) dont une lame mince transversale.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
PPA1154P	2,97	2,18	4,17	2,00	1,91	2,10	8+8

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**PPA1154P** – La colonie est massive et plocôide. Les polypiérites sont séparés par une périthèque développée et ils restent relativement loin les uns des autres. Les calices sont circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants, disposés en mode octaméral en deux cycles avec symétrie radiale. Les S1 arrivent à moitié ou un peu plus du rayon des calices et les S2 sont courts et atteignent 1/3 de la longueur des S1. Les septes ornés finement à leurs faces latérales par de fins granules et à leur marge interne par des auricules en section rhopaloïde ou en T. La columelle est styliforme, forte et libre. La muraille est paraseptothécale ou parathécale. Les côtes sont courtes.

**Remarques** – Par rapport à *Stylina stellata* Étallon (1864), ce spécimen possède un diamètre des calices plus grand mais les espaces entre les centres calicinaux sont la même que dans le spécimen-type. L'éloignement des calices est l'un des caractères qu'Étallon mentionne aussi pour créer cette espèce. Par rapport à *S. stellata* de Pologne (Roniewicz, 1966), les calices ont les mêmes diamètres et les distances des centres calicinales.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Bure (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur).

***Stylina hourcqi*** Alloiteau 1958  
(Planche 19)

**Synonymie :**

- Cit. 1958 *Stylina hourcqi* Alloiteau p.16 pl.26 fig.1 et 8, pl.27 fig.8  
 Cit. 1970 *Stylina hourcqi* Alloiteau in Beauvais p.40  
 Cit. 1971 *Stylina hourcqi* Alloiteau in Beauvais p.2

**Matériel :** 1 échantillon de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar – BET 24B) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	
BET 24B	2,32	2,12	2,52	8+8
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes				

**BET 24B-L** – La colonie est massive, en forme discoïde et l'arrangement des calices est plococœde. Les polypierites sont bien serrés, peu ou bien élevés en forme de cônes tronqués et plats sur la face calicifère silicifiée et mal conservée de la colonie. La périthèque est développée. En lame mince transversale, les calices sont presque circulaires, légèrement elliptiques ou elliptiques. Les éléments radiaires sont compacts, ornés latéralement, bicunéiformes, forts et passent la muraille. Ils sont disposés en mode octaméral en deux cycles avec symétrie radiale. La longueur des septes de premier cycle est d'environ  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice. La longueur des septes de deuxième cycle est environ  $\frac{2}{3}$  à  $\frac{1}{2}$  de la longueur des S1. La columelle est discoïde et libre. Longitudinalement et dans le plan perpendiculaire au plan septal, la microstructure des cloisons est composée des trabécules périodiquement et alternativement orientées vers la droite et la gauche. Une ligne médiane est aussi observable au milieu des cloisons. La muraille est parathécale ou étallonothécale et épaisse. L'endothèque est composée par des planchers très fins. La périthèque est développée et consiste en couches de vésicules assez grandes, superposées, et en couches à structure trabéculaire.

**Remarques** – Ce spécimen est proche de *Stylina hourcqi* Alloiteau (1958) par le diamètre de calice. La forme de la colonie est un peu différente par rapport à *S. hourcqi* de Madagascar mais on peut considérer cela comme le produit normal de la variabilité de la colonie chez cette espèce.

**Âge de l'échantillon étudié** – Dogger (Jurassique moyen) de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar).

**Âge de l'espèce** – Bathonien supérieur (Jurassique moyen).

***Stylina decemradiata* Quenstedt 1852**  
(Planche 20 & 21 ; Tableau 21, Tableau 22)

**Synonymie :**

- ? 1829 *Astrea tubulifera* Phillips, p.126 pl. 3 fig. 6  
 Cit. 1852 *Astrea decemradiata* Quenstedt p.779 pl.57 fig.30  
 Cit. 1858 *Astrea decemradiata* Quenstedt p.702 pl.85 fig.4  
 Cit. 1867 *Astrea decemradiata* Quenstedt p.779 pl.74 fig.30  
 Cit. 1881 *Astrea decemradiata* Quenstedt p.774 pl.173 fig.23  
 Cit. 1861 *Stylina bullata* Fromentel p.192  
 Cit. 1864 *Stylina decemradiata* Quenstedt p.21 pl.13 fig.4  
 Cit. 1964 *Stylina tubulifera* (Phillips) var. *bullata* Fromentel in Beauvais p.140

**Matériel :** 1 échantillon de Sorcy (Meuse, France – SOR132) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale), 1 échantillon de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE E) dont 1 lame mince transversale.

**Dimensions:**

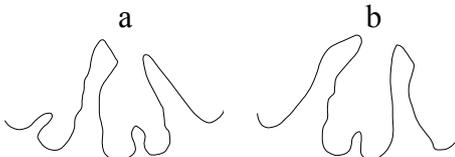
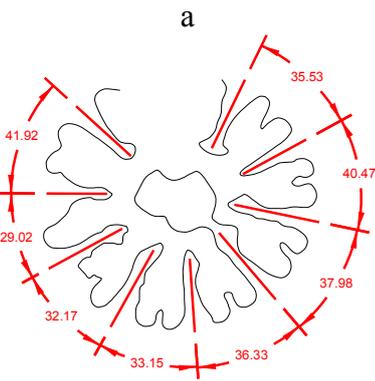
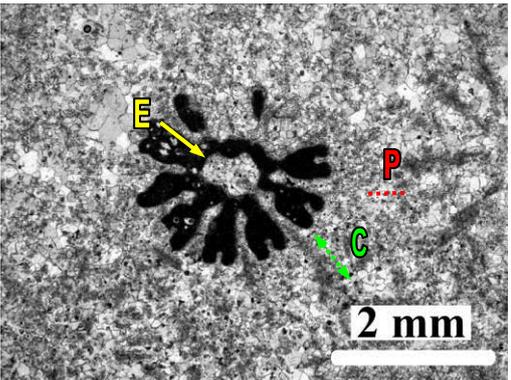
Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SOR 132	2,63	2,63	2,63	2,30	1,84	2,57	10+10
SGE E	3,88	3,85	3,91	2,68	3,85	3,91	10+10

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes

**SOR 132 et SGE E** – La colonie est massive et en forme d'un gros dôme ou irrégulière. La périthèque est bien développée entre les polypiérites et sa surface est couverte par les côtes subconfluentes et confluentes. Les polypiérites sont plats ou un peu élevés sur la surface de la colonie. Les calices sont circulaires ou subcirculaires et les éléments radiaires sont bicunéiformes bien forts. Les septes se disposent en mode décamerale en deux cycles et avec symétrie radiale. Les S1 arrivent à la moitié du rayon du calice ou un peu plus. Les S2 sont très courts ou à 1/3 des S1. Les faces latérales des septes sont rarement ou finement ornés par de fines épines et leur bord internes ornés par des auricules rhopaloides et lancéolées en section. Les S1 ne se soudent pas à la columelle libre, styliforme ou discoïde. Un anneau de planchers ou dissépiments entoure la columelle. Les chambres interseptales sont rondes et presque longues. L'endothèque est constituée par des planchers incomplets et des dissépiments autour de la columelle et des fins planchers, convexes et incomplets qui apparaissent rarement entre les septes. La muraille est parathécale ou paraseptothécale. La périthèque est composée de fines vésicules et de couches à structure trabéculaire.

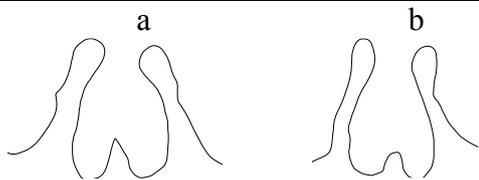
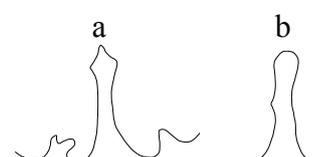
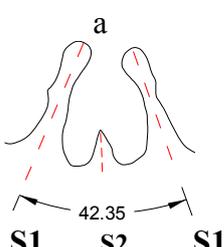
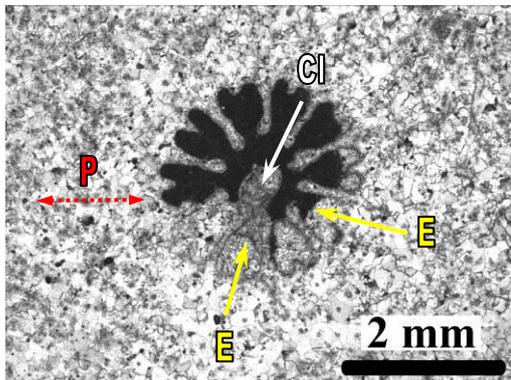
**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Sorcy (Meuse, France), Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Malm (Jurassique supérieur).

<i>Stylina decemradiata</i> – SORCY (SOR 132)	
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Variabilité de Secteurs	D - Endothèque, périthèque et côtes
 <p style="text-align: center;"><b>S1</b></p>	

**Tableau 21** - A-D : Variabilité des éléments structuraux de *Stylina decemradiata* (Oxfordien moyen - Sorcy, Meuse, France).

**A** : a & b, Variabilité de forme des chambres interseptales. a & b : formes rondes et longues. **B** : a & b : Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : indistinct et septe simple, b : presque podöide et indistinct. **C** : a, Variabilité des secteurs. **D** : a, Endothèque (E), périthèque (P), columelle (C) et côtes (C).

<b><i>Stylina decemradiata</i> de Saint-Germain-sur-Meuse (SGE E)</b>	
A - Des chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Un Secteur	D - Endothèque, périthèque et columelle
	

**Tableau 22 - A-D :** Des éléments structuraux de *Stylina decemradiata* Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France).

**A :** a & b, Des chambres interseptales. a & b : formes rondes et longues. **B :** a & b, auricules et ornementation des septes. a : lancéolé, b : rhopaloïde. **C :** a, Un secteur. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P), columelle (Cl).

### ***Stylina girodi* Étallon 1859**

(Planche 22-25 ; Tableau 23, Tableau 24, Tableau 25, Tableau 26, Tableau 27)

**Synonymie :**

- Cit. 1859 *Stylina girodi* Étallon p.64/464
- ? 1859 *Stylina valfinensis* Étallon p.64
- Cit. 1861 *Stylina girodi* Étallon in Fromentel p.187
- Cit. 1864 *Stylina girodi* Étallon in Thurmann & Étallon p.368 pl.51 fig.10
- Cit. 1864 *Stylina girodi* Étallon in Fromentel p.20
- Cit. 1881 *Stylina girodi* Étallon in Koby p.76 pl.15 fig.1
- ? 1881 *Stylina valfinensis* Étallon in Koby p.77 pl.15 fig.2
- Cit. 1881 *Stylina ablensis* Koby p.75 pl.16 fig.3
- Cit. 1881 *Stylina tenax* Koby p.78 pl.16 fig.1-2
- Cit. 1881 *Stylina renevieri* Koby p.74 pl.30 fig.2
- Cit. 1903 *Stylina girodi* Étallon in Felix p.177
- Cit. 1904 *Stylina tenax* Koby ? in Koby p.27 pl.6 fig.9
- Cit. 1904 *Stylina renevieri* Koby in Koby p.26 pl.5 fig.1
- Cit. 1904 *Stylina cupuliformis* Koby p.25 pl.6 fig.5

- Cit. 1904 *Stylina delgadoi* Koby p.26 pl.5 fig.2-4  
 Cit. 1904 *Stylina carrapateirensis* Koby p.28 pl.6 fig.1-4  
 Cit. 1904 *Stylina pediculata* Koby p.29 pl.6 fig.6-8  
 Cit. 1904 *Placocoenia ogilviae* Koby p.35 pl.5 fig.5  
 Cit. 1904 *Baryhelium delgadoi* Koby p.8 pl.4 fig.5  
 Cit. 1943 *Stylina girodi* Étallon in Vaughan & Wells pl.9 fig.7  
 Cit. 1955 *Stylina girodi* Étallon in Geyer p.322 pl.1 fig.4  
 Cit. 1956 *Stylina (Stylina girodi)* Étallon in Wells p.376 fig.266-8  
 Cit. 1961 *Stylina cf. girodi* Étallon in Kolosvary p.217 pl.4 fig.7  
 Cit. 1963 *Stylina girodi* Étallon in Veselinovic p.298  
 Cit. 1963 *Stylina girodi* Étallon in Babaev p.36  
 Cit. 1965 *Stylina girodi* Étallon in Babaev p.46  
 Cit. 1965 *Stylina girodi* Étallon in Geyer p.230  
 Cit. 1966 *Stylina girodi* Étallon in Roniewicz p.197 pl.9 fig.2  
 Cit. 1967 *Stylina girodi* Étallon in Babaev p.140  
 Cit. 1973 *Stylina girodi* Étallon in Beauvais in Hallam p.324  
 Cit. 1973 *Stylina girodi* Étallon in Babaev p.83 pl.5 fig.1  
 Cit. 1976 *Stylina* sp in Roniewicz p. 58, pl. 6 fig. 4  
 Cit. 1980 *Stylina girodi* Étallon in Ljuljeva & Permjakov p.129 pl.55 fig.4  
 Cit. 1984 *Columnocoenia cf. girodi* (Étallon) in Beauvais p.22  
 Cit. 1985 *Stylina girodi* Étallon in Rosendahl p.38 pl.1 fig.3  
 Cit. 1986 *Stylina girodi* Étallon in Beauvais p.221 pl.35 fig.1  
 Cit. 1988 *Stylina girodi* Étallon in Fezer p.87  
 Cit. 1989 *Columnocoenia cf. girodi* (Étallon) in Beauvais p.272 pl.66 fig.3  
 Cit. 1990 *Stylina girodi* Étallon in Errenst p.178 pl.5 fig.7ab  
 Cit. 1990 *Stylina cf. girodi* Étallon in Errenst p.178 pl.6 fig.1ab  
 Cit. 1991 *Stylina girodi* Étallon in Lauxmann p.120 pl.2 fig.1  
 Cit. 2003 *Stylina girodi* Étallon in Pandey & Fürsich, p. 19 pl. 4 fig. 2

**Matériel :** 7 échantillons de Bure (Meuse, France - PPA1074A, PPA1074C, PPA1074G, BURE 1, PPA1074C4, PPA1074F et PPA1072E) dont 12 lames minces (9 transversales + 3 longitudinales).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
PPA1074A	6,12	4,27	7,90	4,01	3,71	4,36	12+12
Échantillon	dl (mm)			Ns			
	Moy.	Min.	Max.				
PPA1074 G	4,08	3,86	4,56	11 ou 12+ 11 ou 12			
	4,29	3,73	4,78				
PPA1074C	4,28	3,78	4,77	11 ou 12+ 11 ou 12			
PPA1074C3	4,99	4,68	5,31	12+12			
BURE1	4,23	4,12	4,34	12+12			
PPA1072E	4,99	4,68	5,31	12+12			
	4,11	3,95	4,28	12+12			
PPA1074F	3,73	3,36	4,04	12+12			
PPA1074C4	3,97	3,85	4,11	12+12			

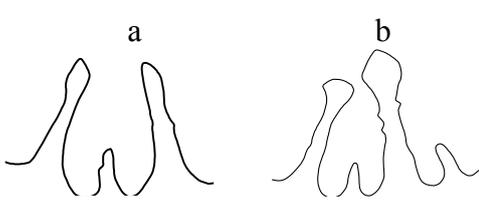
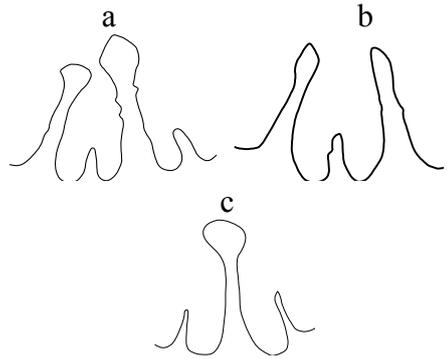
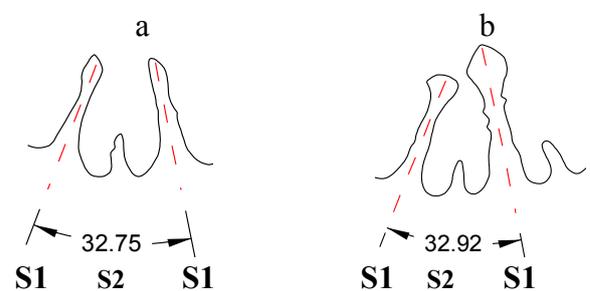
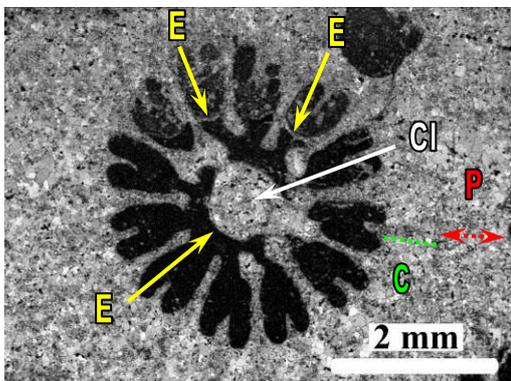
c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**PPA1074 A, PPA1074C, PPA1074 G, PPA1074 F et PPA1072E, Bure1, PPA1074C4** – La colonie est massive et plocoïde. Polypiérites en forme des cônes tronqués et légèrement élevée sur la surface de la colonie. Les calices sont circulaires et relativement grands. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes, compacts et débordants. Les septes se disposent en mode dodécaméral en deux ou trois cycles ((11)12 S1+ (11)12 S2 et quelques S3) et avec symétrie radiale. Les bords internes des septes sont ornés par des auricules à sections rhopaloïdes ou rarement fourchues. Les faces latérales des septes sont presque lisses ou finement granuleuses. Les longueurs des S1 arrivent à  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice et la longueur des S2 est d'environ à  $\frac{1}{3}$  -  $\frac{1}{2}$  des S1. Les chambres interseptales sont plutôt longues et rondes. La columelle est libre, petite (par rapport au diamètre des calices) et forte (en relief), styliforme ou lentiforme. L'endothèque est subtabulaire, composée par des planchers incomplets et des dissépiments. Elle forme une cavité autour de la columelle où les septes ne pénètrent pas. Des planchers obliques se redressent plus ou moins près de la columelle. En section transversale, plusieurs de ces planchers peuvent être recoupés et la cavité présente un contour extérieur rond ou polygonal. Parfois, les S1 s'attachent à cet anneau par des planchers obliques autour de la columelle. La muraille est paraseptothécale. La périthèque est composée des côtes, de couches à structure trabéculaire et de vésicules.

**Remarques** – Comme Alloiteau (1958) le mentionne pour *Stylina dubia* ; et comme cela est présenté par Roniewicz (1966) pour *Stylina girodi*, *Stylina tubulifera*, *Stylina parvicosta* et *Stylina subornata*, toutes ces espèces portent un périmètre endothécal tabuloïde ou dissépimental qui entoure la columelle. Donc, je pense que la structure endothécale entourant la columelle peut être une structure essentielle chez beaucoup d'espèces de *Stylina*.

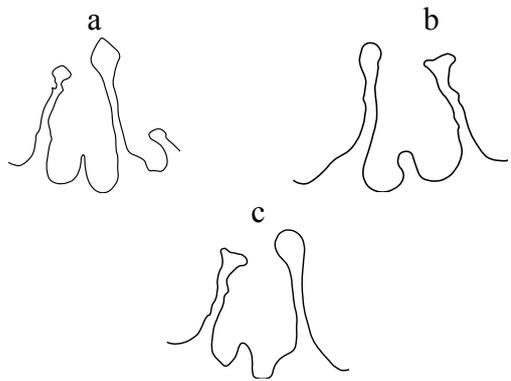
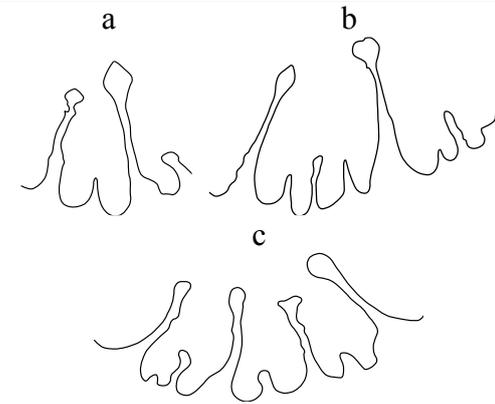
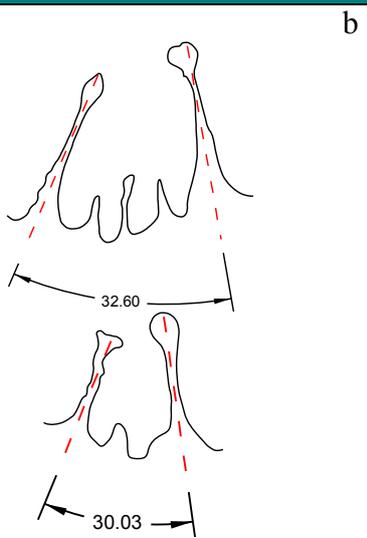
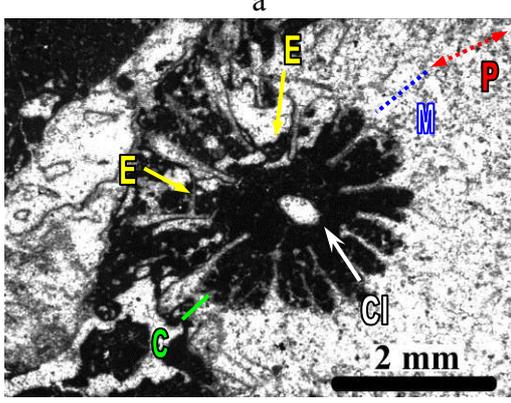
**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur), Bure (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien moyen ? supérieur-Kimméridgien (Jurassique supérieur).

<i>Stylina girodi</i> – BURE (PPA 1074A)	
A - Des chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : rond	
Taille : longue	
	
C - Variabilité des secteurs	D - Endothèque, périthèque, columelle et côtes
	

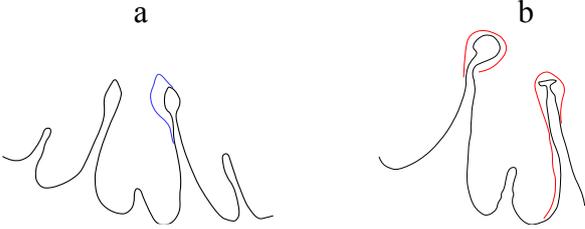
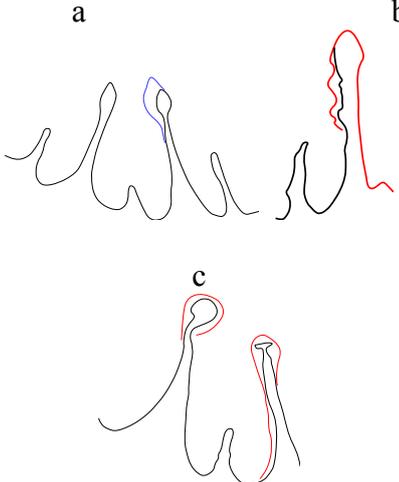
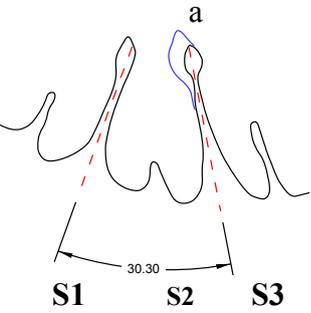
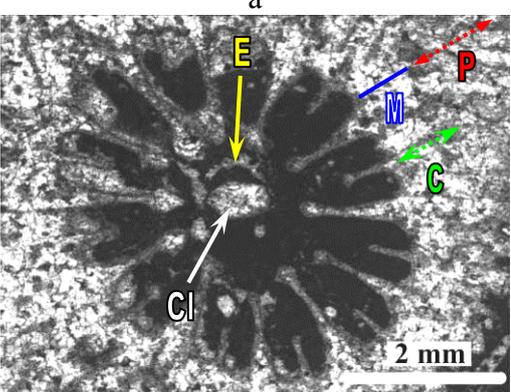
**Tableau 23 - A-D :** Eléments structuraux de *Stylina girodi* de Bure (Oxfordien supérieur - Meuse, France).

**A :** a & b : Des chambres interseptales rondes et longues ; **B :** a-c : Variabilité des auricules en section et ornementation des septes, a : lancéolé et rhopaloïde, b : lancéolé et simple, c : rhopaloïde. **C :** a & b : Variabilité des secteurs. **D :** a & b : Endothèque (E), périthèque (P), columelle (Cl) et côtes (C). La région ronde/subpolygonale de la cavité centrale entourant la columelle est remarquable.

<i>Stylina girodi</i> – BURE (PPA1074G)	
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille, côtes et columelle
 <p style="text-align: center;">S1 S3 S2 S3 S1 S1 S2 S1</p>	

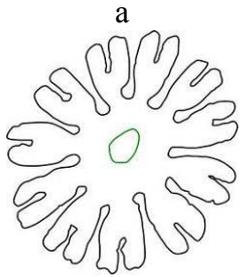
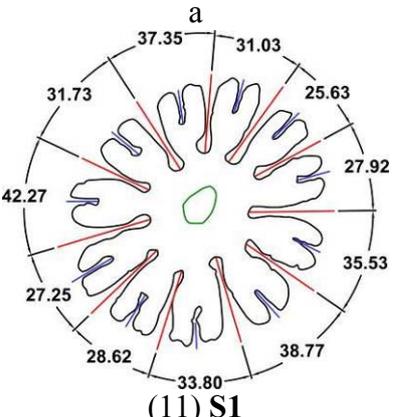
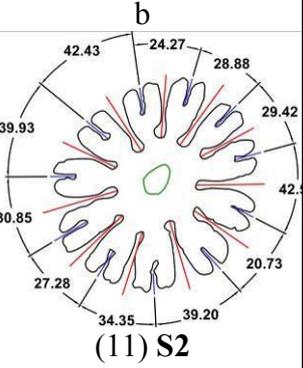
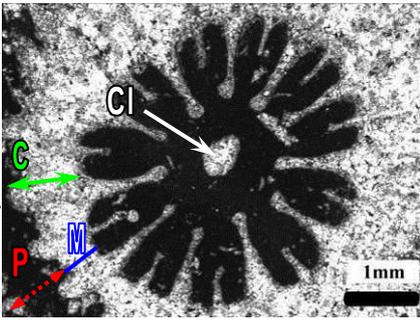
**Tableau 24 - A-D :** Eléments structuraux de *Stylina girodi* de Bure (Oxfordien supérieur - Meuse, France).

**A :** a-c, Forme des chambres interseptales. a & b : formes rondes et longues, c : formes rondes et irrégulières. **B :** a-c, Variabilité des auricules en section et ornementation des septes. a : lancéolés, b : lancéolé et rhopaloïde, c : formes simple, rhopaloïde ou claviforme et presque en forme de T. **C :** a & b, Des secteurs. **D :** a, Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C).

<i>Stylina girodi</i> – BURE (PPA1074C)	
A - Chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Un secteur	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes
	

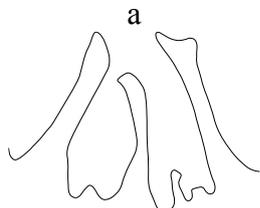
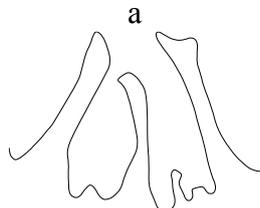
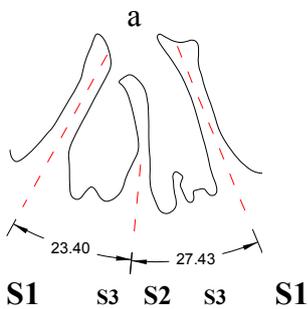
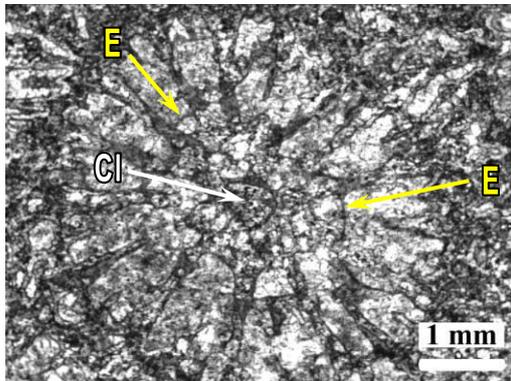
**Tableau 25 - A-D :** variabilité des éléments structuraux de *Stylina girodi* de Bure (Oxfordien supérieur - Meuse, France).

**A :** a & b, Formes des chambres interseptales. a & b : formes rondes et longues ; **B :** a-c, Variabilité des auricules et ornementation des septes ; a : hastiforme, rhopaloïde, c : rhopaloïde et en T. **C :** a, Un secteur. **D :** a, Endothèque (E), périthèque (P) muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C). (Les lignes rouges ou bleues délimitent les sparites diagénétiques entourant des septes).

<b><i>Stylina girodi</i> – BURE (PPA1074C –APP)</b>	
A - Variabilité intercoloniale des chambres interseptales	B Auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde / parfois en boîte	
Taille : longue	
	
C - Variabilité des Secteurs	
 <p>(11) S1</p>	 <p>(11) S2</p>
D -,Périthèque, muraille, columelle et côtes	
	

**Tableau 26** - A-D : Variabilité des éléments structuraux de *Stylina girodi* de Bure (Oxfordien supérieur - Meuse, France).

**A** : a, Variabilité de forme des chambres interseptales. a : des formes rondes et longues parfois en boîte (ligne verte : columelle) ; **B** : a, Auricules et ornementation des septes comparées avec les autres échantillons) ; a : formes claviformes (ligne verte : columelle), **C** : a & b, Variabilité des secteurs. (ligne verte : columelle) **D** : a, Périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C).

<b><i>Stylina girodi</i> – BURE (PPA 1072E)</b>	
A - Chambres interseptales	B - Auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde / ronde-mixte	
Taille : longue	
	
C - Un secteur	D – Endothèque et columelle
	

**Tableau 27** - A-D : Eléments structuraux de *Stylina girodi* de Bure (Oxfordien supérieur - Meuse, France).

**A** : a, chambres interseptales ; a : formes rondes, rondes-subtriangulaires longues ; **B** : a, Auricules et ornementation des septes ; simple ou podoïde. **C** : a, Un secteur. **D** : a, Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes.

### Résultats des sections sériées transversales de *Stylina girodi* de Bure (Bure, Meuse, Lorraine, France - PPA1074F)

Des sections sériées transversales ont été réalisées pour caractériser les premières étapes du développement des septes chez *Stylina* et spécialement pour révéler l'ontogénie d'une stylina dodécamérale. Le développement des microarchitectures comme les auricules au bord interne des septes, leur forme, leur arrangement ont été investigués. Enfin les relations entre les S1 et la columelle sont un autre sujet qui peut être abordé par l'étude des sections sériées transversales.

Au total 28 sections sériées ont été réalisées sur un échantillon coupé de Bure (Meuse, France ech. PPA1074F ; Planches X-XIII) et 973 photos ont été prises, (à chaque section une par calice et une pour l'ensemble des calices sur la surface polie et quelques photos de détails structuraux).

Les sections sériées permettent les observations suivantes :

Le calice est circulaire. Les 12 septes de premier cycle sont ordonnés en symétrie radiale dodécamérale. Un deuxième cycle est présent. Les septes ont des faces latérales presque lisses et le bord interne orné d'auricules à section rhopaloïde ou losangique. La longueur des septes S1 atteint les  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice et celle des S2 le tiers ou la moitié des S1. Les côtes se développent bien au delà de l'épaisse parathèque ou paraseptothèque. La columelle est forte, styloforme et libre, entourée par un périmètre endothécal constitué par des planchers obliques et incomplets. L'endothèque est composée de planchers incomplets et de dissépinements, près de la muraille entre les cloisons ou dans la cavité centrale du calice près de la columelle. La périthèque est développée ou, par endroit, réduite.

**Discussion** – Sur cet échantillon simplement deux calices bien remplis de micrite et bien préservés étaient visibles. Après quelques étapes (28 sections) et à cause de la cristallisation diagénétique, les calices ont disparu de la surface. L'ontogénèse de cette espèce dodécamérale et le développement des septes depuis les premières étapes reste donc inconnu.

Les sections sériées sur cette espèce révèlent que, longitudinalement, les auricules se rangent peut-être périodiquement ou en spirale parce que dans la même section transversale d'un calice, on ne voit jamais les auricules aux bords internes de tous les septes. Les auricules des différentes formes en section transversale - rhopaloïde, fourchu, lancéolé, losangique ou flabelloïdes - ont été observées dans les sections sériées transversales. Les auricules koutaliformes sont des auricules habituelles chez les stylines. On peut interpréter les sections d'auricules, lancéolées, losangiques et flabelloïdes de deux façons. Ces trois formes bizarres d'auricules chez les stylines peuvent résulter de plans de coupes particuliers d'auricules koutaliformes habituelles des stylines. On peut aussi interpréter ces formes comme des formes flabelliformes ou hastiformes qui pourraient exister aussi chez les stylines. Selon mes observations sur les sections sériées et aussi sur de nombreuses stylines au cours de cette étude, je crois que la première hypothèse est la plus probable.

Aucune connection n'est observée entre la columelle et les septes du premier cycle, donc la columelle reste toujours libre dans la cavité centrale.

Sur certaines coupes, la connection des auricules à la columelle est observée. Ceci est peut-être lié aux effets de la diagenèse (sparitisation) sous les planchers incomplets inclinés qui entourent la columelle. Dans certaines coupes, ces planchers incomplets apparaissent comme des anneaux qui entourent la columelle et s'interposent entre les septes de premier cycle et la columelle. Donc, la columelle reste toujours libre entourée d'un espace péricolumellaire d'épaisseur assez constante.

***Stylina aff. ceriomorpha*** Alloiteau, 1958

(Planche 21, Planche 25)

**Synonymie :**

Cit. 1958 *Stylina ceriomorpha* Alloiteau p.14 pl.9 fig.7, pl.14 fig.1

**Matériel** – 2 échantillons de Ankotoboka (Betioky, Madagascar – BET 5-1 ; BET 6-22) dont un lame mince transversale BET 5-1 et un lame mince transversale BET 6-22.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BET 5-1	5,68	4,92	6,64	4,11	3,69	4,54	32
BET 6-22	6,07	4,81	7,82	3,78	3,27	4,98	32

c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes

**BET 5-1 –T, BET 6-22 & BET 6-24** – Polypiers coloniaux massifs plocoides de forme globuleuse, subfungiforme ou irrégulière avec des grands polypières bien élevés sur la surface de la colonie. La surface de la périthèque montre des côtes subconfluentes ou confluentes. Les calices sont, elliptiques ou circulaires. Les 16 septes S1 et 16 S2 et les S3 se disposent en symétrie radiale avec deux ou trois cycles. Les éléments radiaux sont des costoseptes compacts, isopaques ou presque isopaques. Les S1 sont les plus forts et arrivent aux 2/3 du rayon du calice ; les S2 sont plus minces mais se développent comme les S1 ou un peu moins. La columelle est styloforme, petite et libre. L'endothèque est composée par des planchers fins et incomplets. La muraille est une paraseptothèque. La microstructure des éléments radiaux est composée par les grains sombres (les axes trabéculaires subverticaux). La périthèque est réduite ou par endroit développée entre les calices.

**Remarques** –Les *Stylina* aff. *ceriomorpha* de Betioky montrent des affinités avec *Stylina ceriomorpha* du Bathonien d'Ampakabo de Madagascar in Alloiteau, (1958) par la forme globuleuse ou subfungiforme du polypier, sa périthèque peu développée, sa disposition des septes en symétrie octamérale et sa muraille paraseptothécale. En revanche, *Stylina* aff. *ceriomorpha* montre une endothèque subtabulaire, une columelle styloforme et petite, une microstructure des éléments radiaux constituée d'axes trabéculaires subverticaux (en section transversale comme des points noirs) alors que le spécimen d'Alloiteau montre une endothèque vésiculeuse, une columelle substyloforme, forte qui n'est jamais circulaire en section transversale, mais subpolygonale ou aplatie .

**Âge des échantillons étudiés** – Bajocien-Bathonien (Dogger - Jurassique moyen) de Ankotoboka (Betioky, Madagascar).

**Âge de l'espèce** – Bajocien-Bathonien (Jurassique moyen).

***Stylina sp.1***  
(Planche 26)

**Matériel** : 1 échantillon de Betioky (Madagascar – BET 37-9) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BET 37-9	6,25	5,67	6,90	3,31	3,16	3,46	12+12

c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre des septes

**BET 37-9** – La colonie est massive et en forme de dôme. La colonie est plocœide et la périthèque costulée par des côtes confluentes ou subconfluentes se développe entre les polypierites. Les calices sont un peu élevés par leur muraille faisant autour des calices un anneau épais et élevé. Les éléments radiaires sont bicunéiformes et forts et passent la muraille paraseptothécale ou étallonothécale. Les septes sont disposés en mode décaméral avec 12 cloisons au premier cycle et 12 au deuxième cycle et en symétrie radiale. La columelle rarement observée n'a été observée que dans un calice. L'endothèque est rare ou parfois avec de fins dissépinements ou des planchers incomplets. Périthèque composée de couches, de côtes et de petites vésicules.

**Âge de l'échantillon étudié** – Bajocien-Bathonien (Dogger - Jurassique moyen) de Ankotoboka (Betioky, Madagascar).

***Stylina sp.2***  
(Planche 26)

**Matériel** : 1 échantillon de Caquerelle (Suisse Jura, Suisse – CAQ A) dont 1 lame mince.

**CAQ A** – La colonie est massive et plocœide. La périthèque est développée et ornée de côtes subconfluentes ou confluentes. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes et débordants, rangés selon le modèle décaméral, en trois cycles avec symétrie radiale. La columelle est forte et styliforme et parfois sortant du calice. L'endothèque est subtabulaire avec des planchers incomplets, horizontaux ou peu convexes. La périthèque est composée de planchers et de vésicules.

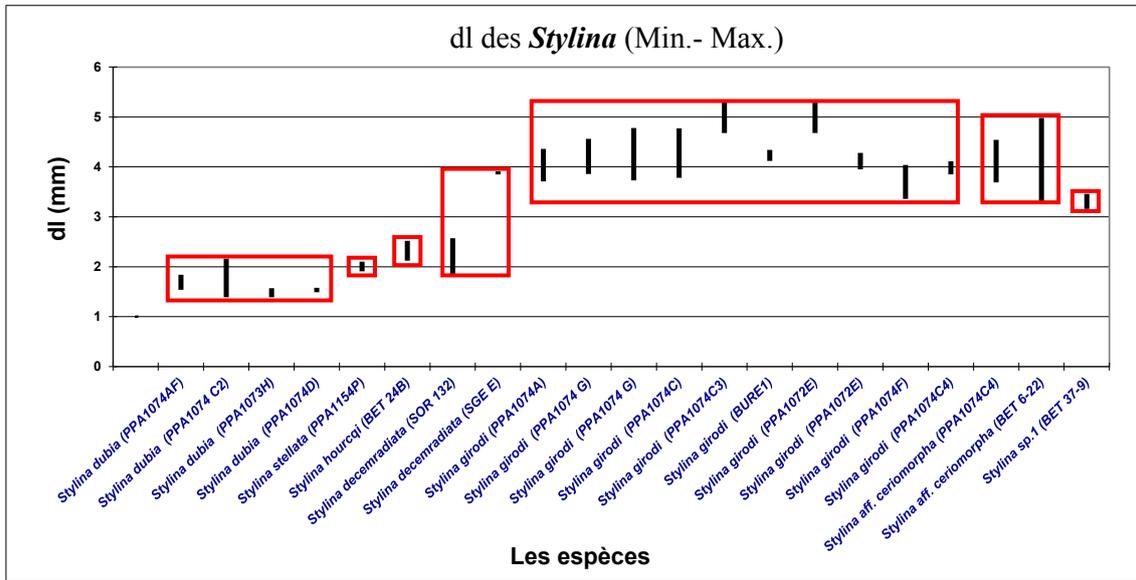
**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Caquerelle (Suisse Jura, Suisse).

**Conclusion** – Chez les différentes espèces de *Stylina*, le nombre des septes, la symétrie et le diamètre des calices sont des caractères utiles pour distinguer les espèces. Le nombre des septes ainsi que la symétrie des calices ont déjà été décrits pour chaque espèce séparément. Les valeurs dl Minimum (Min.), dl Maximum (Max.) et dl Moyen (Moy.) ont été mesurées et comparées dans des graphes (Figure 62, Figure 63 et Figure 64). Comme on a vu précédemment, les valeurs des jeunes calices peuvent rendre difficile la comparaison des dl de nos espèces (Figure 62). Donc, la comparaison des dl Moy/Max qui représentent l'ensemble des diamètres mesurés dans une colonie nous aidera à mieux séparer les espèces (Figure 63 et Figure 64). Les boîtes de diamètre aussi nous aideront à séparer effectivement les variabilités des dl Moy/Max mesurées chez les différentes colonies d'une espèce (Figure 63). Ces boîtes peuvent aussi être utilisées pour les variabilités des dl Min/Max (Figure 62).

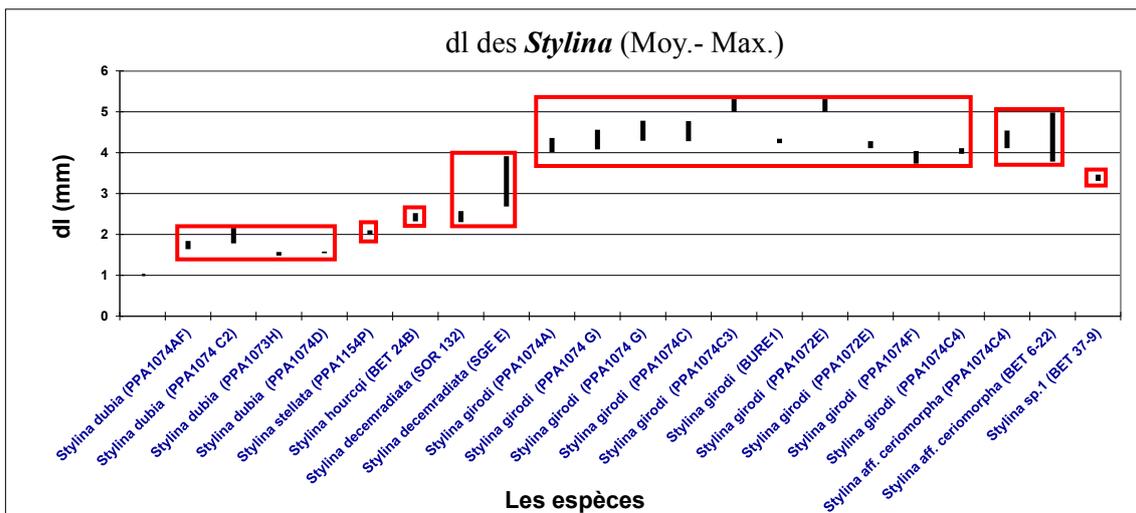
La comparaison des valeurs dl Moy/Max de diamètre des calices des *Stylina* et *Heliocoenia* étudiées nous montre un rapprochement des valeurs de *Stylina dubia* (hexamérale) et *S. stellata* (octamérale) avec des espèces de *Heliocoenia* (hexamérale) (Figure 65).

La comparaison des dl Moy/Max des *Stylina* étudiées avec les *Stylina* issues de la littérature (Beauvais, 1964 ; Roniewicz, 1966 et 1976) n'est pas directement possible. Les valeurs trouvées dans la littérature fournissent le plus souvent une valeur minimale et une valeur

maximale sans valeur moyenne. En conséquence les variabilités de diamètre chez les différentes espèces étudiées sont plus restreintes que l'étendue de la variation présentée dans la littérature. (Figure 66, Figure 67).



**Figure 62** - Comparer des valeurs minimums et maximums de diamètre des calices (lumen) (dl Min./Max. en millimètre) des ensembles des espèces de *Styliina* étudiées.



**Figure 63** - Comparer des valeurs moyennes et maximums de diamètre des calices (lumen) (dl Moy./Max. en millimètre) des ensembles des espèces de *Styliina* étudiées.

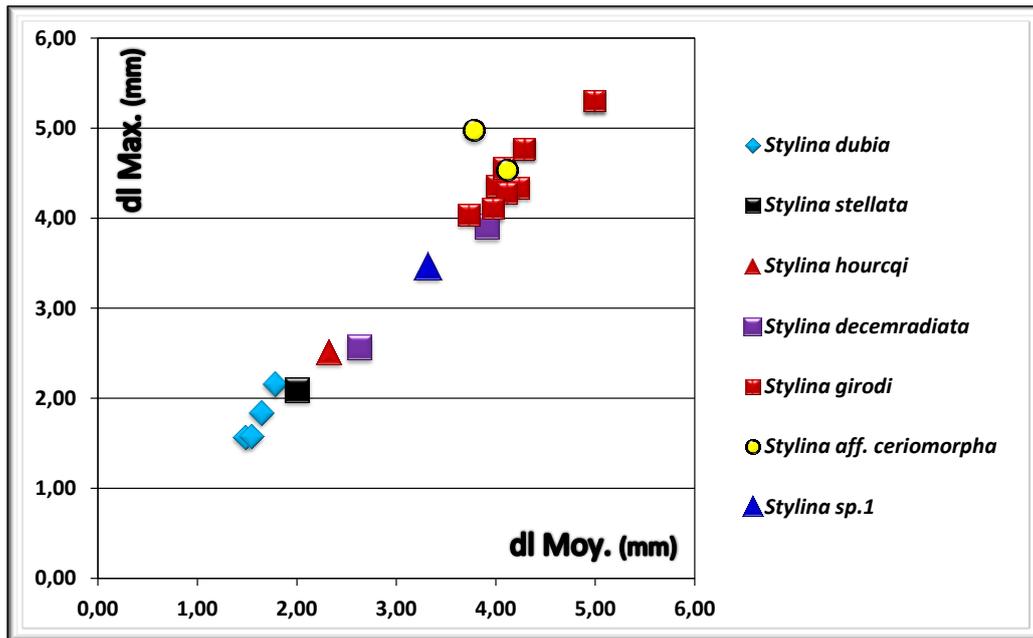


Figure 64 - Comparaison des dl Moy contre dl Max des différents échantillons des espèces *Stylina*.

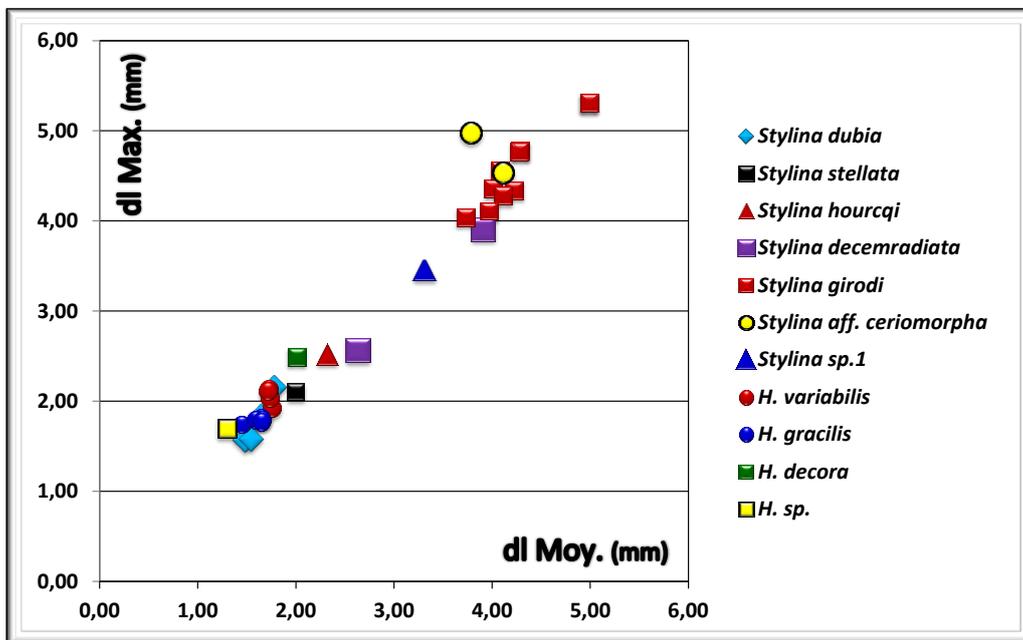


Figure 65 - Comparaison de l'ensemble des dl Moy contre dl Max des différents échantillons des espèces de *Stylina* et *Heliocoenia*.

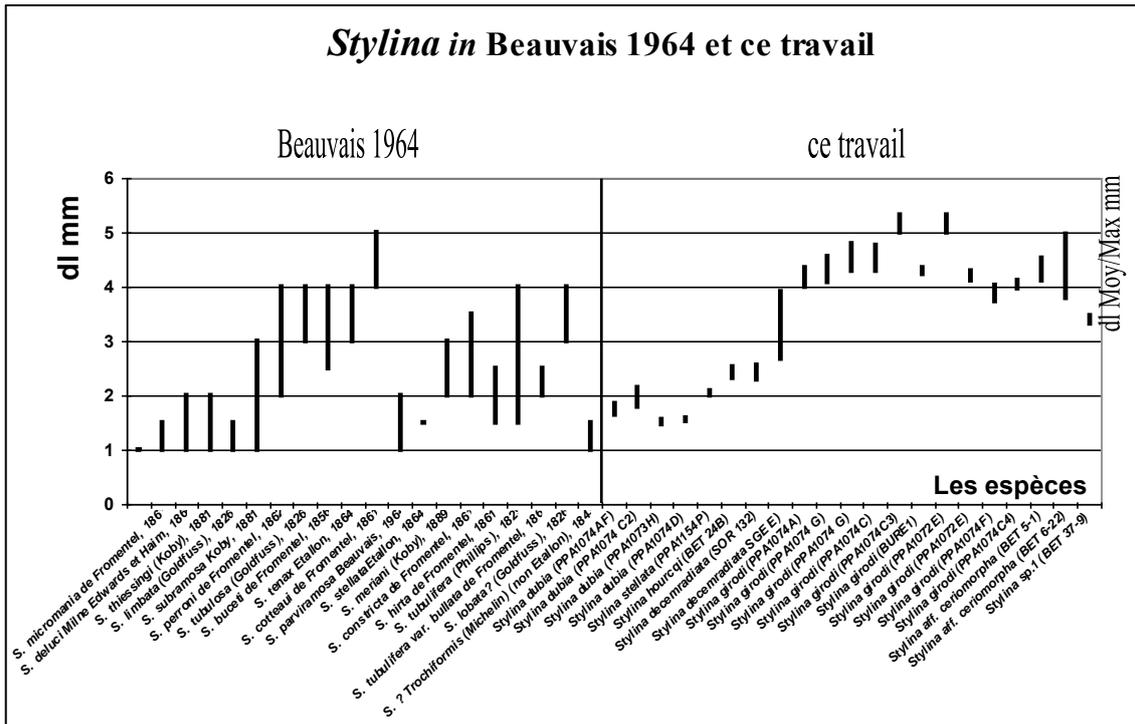


Figure 66 – Comparaison des variabilités de diamètre des calices des *Stylina* étudiées et des *Stylina* étudiées par Beauvais (1964).

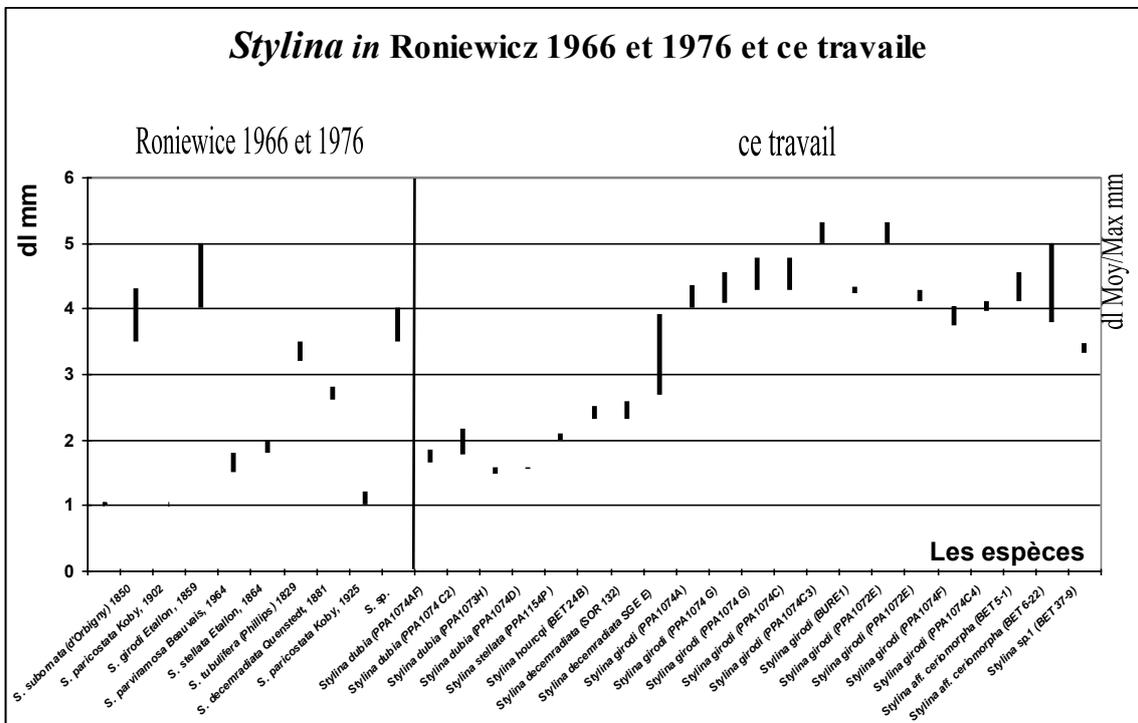


Figure 67 - Comparaison des variabilités de diamètre des calices des *Stylina* étudiées et des *Stylina* étudiées par Roniewicz (1966 et 1976).

Genre *Pseudocoeniopsis* Roniewicz 1976Espèce-type : *Pseudocoeniopsis maior* Roniewicz 1976

Le genre *Pseudocoeniopsis* a été introduit par Roniewicz (1976) pour des caractères comme les S1 qui, munis de lobes trabéculaires, se réunissent en cavité centrale et forment une columelle pariétale ; mais aussi les côtes fortes et épaisses ayant tendance à se dissocier en trabécules dans la partie périthécale et la partie périthécale avec des dissépiments bas et étendus et des côtes discontinues. Dans la dérivation du nom de *Pseudocoeniopsis*, elle parle de ressemblance de ce genre avec *Pseudocoenia* par son endothèque et sa périthèque. Elle attribue à ce genre des espèces qu'elle a précédemment attribuées à *Pseudocoenia* ; *Pseudocoenia longiseptata* Roniewicz (1966) et *P. novemseptata* Roniewicz (1966) et *Columnocoenia jurassica* Turnsek (1973). Roniewicz (1966) place ce genre dans la sous-famille Pseudocoeniinae. Selon les caractères comme la présence de la columelle, l'endothèque subtabulaire et la muraille parathécale ou paraseptothécale, ce genre peut être placé dans la famille Stylinidae.

## Description des espèces :

*Pseudocoeniopsis longiseptata* Roniewicz 1966

(Planche 27 ; Tableau 28)

## Synonymie :

- Cit. 1966 *Pseudocoenia longiseptata* Roniewicz p.189 pl.6 fig.1  
 Cit. 1972 *Pseudocoenia* aff. *longiseptata* Roniewicz in Turnsek p.165/228, pl.6 fig.3-4  
 Cit. 1976 *Pseudocoeniopsis longiseptata* (Roniewicz) in Roniewicz p.52  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia longiseptata* Roniewicz in Errenst p.173 pl.4 fig.4  
 Cit. 1993 *Pseudocoenia longiseptata* Roniewicz in Dozet & Turnsek p.69 pl.1 fig.4 (non fig.3)  
 Cit. 1997 *Pseudocoeniopsis longiseptata* (Roniewicz) in Turnsek p.173  
 Cit. 2001 cf. *Pseudocoeniopsis longisepta* (Roniewicz) in Reuter et al p. 37  
 Cit. 2003 cf. *Pseudocoeniopsis longisepta* (Roniewicz) in Helm, Reuter & Schülke, p. 83

**Matériel** : 1 échantillon demi-coupé de Mailly-le-Château (Bourgogne, France – MLC) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

## Dimensions:

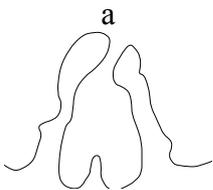
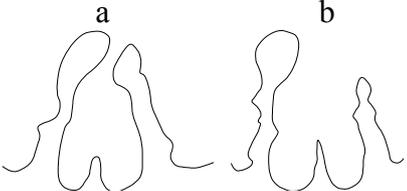
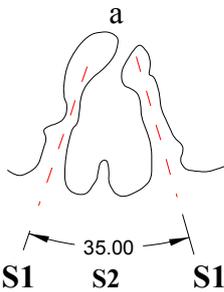
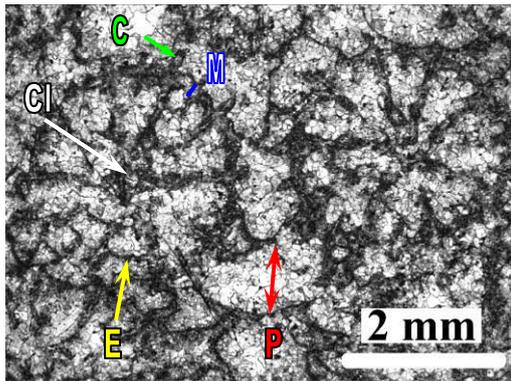
Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
MLC	3,34	2,80	4,34	2,63	2,08	2,81	10+10
c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes							

**MLC** – Le polypier est colonial massif et plococœide. La périthèque bien développée entre les polypierites qui ne sont pas élevés sur la surface de la colonie pas bien préservée. Les calices sont circulaires, les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes débordant et forts.

Les septes sont disposés en mode hexaméral, en trois cycles et avec symétrie radiale. Les septes de premier cycle sont les plus épais, arrivent aux  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice ou plus et se soudent à la columelle. Les faces latérales des S1 sont ornées par des épines et les bords internes par des auricules à section fortement rhopaloïde. Les septes du deuxième cycle sont plus courts et arrivent au  $\frac{1}{3}$  ou  $\frac{1}{2}$  des S1. Les septes du troisième cycle sont beaucoup moins développés. Les chambres interseptales sont rondes et longues. La columelle est pariétale, lamellaire ou substyliforme. L'endothèque est subtabulaire. La muraille est parathécale avec une structure indistincte. Les côtes sont fortes mais courtes. Les exocôtes sont faiblement présentes entre les côtes. La périthèque est composée par des vésicules.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur) de Mailly-le-Château (Bourgogne – France).

**Âge de l'espèce** - Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur).

<i>Pseudocoeniopsis longiseptata</i> de Mailly-le-Château (MLC)	
A - Chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules (?)/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Un Secteur	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle et côtes
	

**Tableau 28 - A-D** : Eléments structuraux de *Pseudocoeniopsis longiseptata* de Mailly-le-Château (Bourgogne – France).

**A** : a, Chambres interseptales ; a : formes rondes et longues **B** : a&b, Variabilité des auricules (?) et ornementation des septes. a & b : rhopaloïde **C** : a, Un secteur. **D** : a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl) et côtes (C).

***Pseudocoeniopsis sp.***  
(Planche 28 ; Tableau 29)

**Matériel** : 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France – BLP 22.33) dont une lame mince transversale.

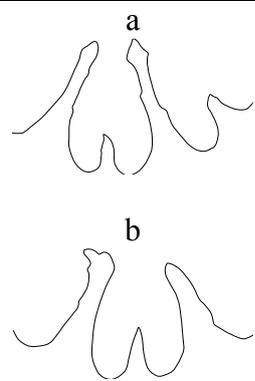
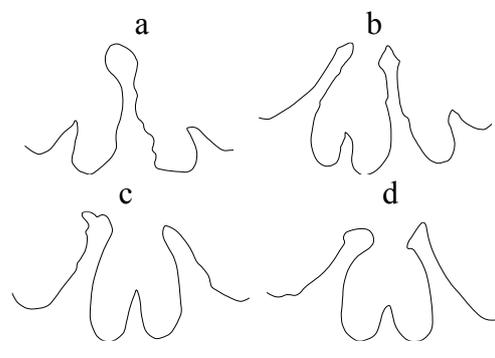
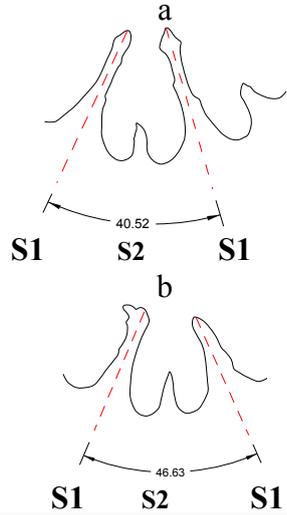
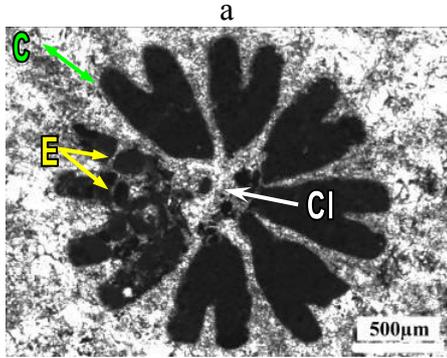
**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BLP 22.33	3.13	2.09	4.46	1.69	1.51	1.91	8+8
c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen; Ns : nombre de septes							

**BLP 22.33** – La colonie est massive et plococœide. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et longs. Les septes S1 arrivent jusqu'aux  $\frac{3}{4}$  du rayon du calice et s'attachent à la columelle pariétale (ou indéterminable). Les septes de deuxième cycle atteignent environ la moitié ou le  $\frac{1}{3}$  de la longueur des S1. Les septes se disposent selon le modèle octaméral en deux cycles avec symétrie radiale. Les septes S1 légèrement ornés à leurs faces latérales par de fins granules et à leur bord interne par des auricules à section transversale rhopaloïde ou lancéolée. Les côtes sont bien développées et bien longues, subconfluentes ou non-confluentes. L'endothèque est subtabulaire. La muraille est paraseptothèque.

**Remarques** – Dans certaines sections de polypierites aucune columelle n'est observable et il semble que cette espèce puisse être un *Pseudocoenia*, mais d'autres calices de la colonie montrent une columelle pariétale ou de nature indéterminable soudée aux septes S1.

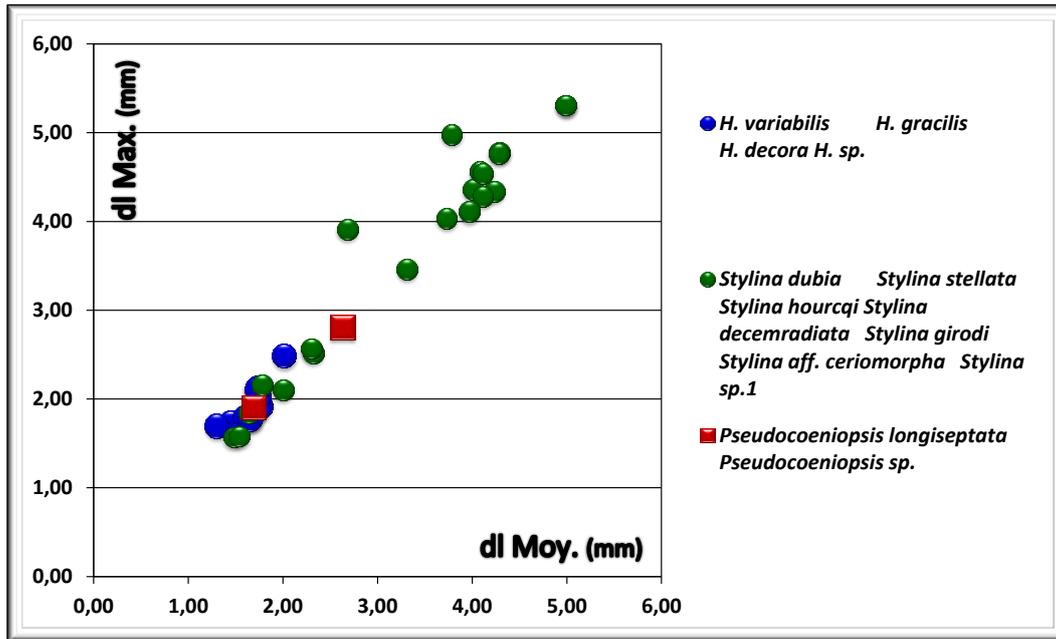
**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France).

<i>Pseudocoeniopsis</i> sp. – (BLP 22.33)	
A - Chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniale des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Des Secteurs	D - Endothèque, columelle et côtes
	

**Tableau 29 - A-D :** variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoeniopsis* sp. de Bonnevaux-le-Prieuré (Meuse, France).

**A :** a & b, Chambres interseptales ; a & b : formes rondes et longues. **B :** a-d, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde ; b : lancéolé ou hastiforme ; c : inconnu ; d : rhopaloïde. **C :** a & b, Des secteurs. **D :** a, Endothèque (E), columelle (Cl) et côtes (C).

**Conclusion** – les *Pseudocoeniopsis* par la présence de leur columelle pariétale, leur muraille parathécale ou paraseptothécale et leur endothèque subtabulaire peuvent se placer dans la famille Stylinidae. L'analyse du diamètre des calices (lumen : dl) (dl Moy/ Max) des deux espèces étudiées montre un rapprochement des valeurs de ces espèces avec les *Stylina* et *Heliocoenia* étudiées ici (Figure 68).



**Figure 68** – l’analyse du diamètre des calices (lumen) (dl) de l’ensemble des espèces de *Heliocoenia*, *Stylina* et *Pseudocoeniopsis* étudiées.

### Genre *Pseudocoenia* d’Orbigny 1850

Espèce-type : *Pseudocoenia bernardina* d’Orbigny, 1850

Le genre *Pseudocoenia* a été créé par d’Orbigny sur la base de *Cryptocoenia* d’Orbigny, 1849 mais avec 8 septes à la place des 6 septes de *Cryptocoenia*. Au cours du temps, le genre *Pseudocoenia* est devenu l’un des genres les plus connus parmi les plocoides et la plupart des auteurs (Alloiteau 1948a, Roniewicz 1966 & 1976, Löser 1994 et 2009 et bien d’autres) ont déjà présenté ce genre et ses caractères. 25 espèces nominales jurassiques (Lathuilière 1989) et une crétacée (Löser 2000) ont été attribuées à tort ou à raison à ce genre. Le spécimen-type de l’espèce-type de *Pseudocoenia* est disponible (au MNHN - Paris) et a été observé. Dans ce travail, en gardant les caractères principaux présentés par les auteurs et en respectant la position nomenclaturale prise par Löser (2007), j’essaie de donner quelques compléments pour bien décrire le genre *Pseudocoenia*.

**Diagnose du genre** – polypier colonial massif ou rameux de différentes tailles. Plocuide. Périthèque costulée bien développée. Calices circulaires ou subcirculaires, élevés ou non sur la surface de la périthèque en forme des cônes tronqués ou de cylindres. Costoseptes bicunéiformes et débordants en symétrie radiale hexamérale, heptamérale, octamérale, enneamérale ou décimérale en deux, trois ou quatre cycles de septes. Septes aux faces latérales lisses ; bord interne sans auricules ou à auricules hastiforme ou rarement koutaliforme ou en section rhopaloidé ou podoïde. Columelle absente. Endothèque tabulaire à planchers complets horizontaux ou convexes ou subtabulaire à planchers incomplets entre les septes. Muraille parathécale ou paraseptothécale. Comme chez les stylines, à chaque stade de

la croissance, les côtes se développent horizontalement entre les polypières. Ces côtes apparaissent en continuité avec les planchers continus (tabulae) toujours avec le même type de texture laissant supposer une microstructure commune. Surface de la périthèque à côtes confluentes, subconfluentes ou non confluentes. Côtes verticalement continues ou discontinues entre les planchers. Exocôtes potentiellement présentes entre les côtes. Périthèque avec vésicules de différentes formes et tailles entre les planchers. Surface supérieure des planchers ondulée en section longitudinale (section des côtes sur l'ancienne surface de la périthèque). Bourgeonnement extracalical abondant.

**Remarques nomenclaturales** – après citation de *Pseudocoenia* par d'Orbigny en 1850 et une liste des espèces sans priorité, Wells(1936) a fixé l'espèce-type *Pseudocoenia bernardina* d'Orbigny du « Corallien » de Landeyron et son spécimen-type № 4472 et non 4472a, b au MNHN. Alloiteau 1948b, suivi par divers auteurs (Beauvais 1964, Roniewicz 1966, 1976, Eliášová 1981) considéra à tort *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny au MNHN (Coll. № 4470) comme l'espèce-type. Löser (1994, 1998) considère que la fixation par Wells (1936) est valable. En 2007, il propose devant l'ICZN (case 3386) une fixation d'un lectotype (*Pseudocoenia bernardina* d'Orbigny 1850 - Coll. d'Orbigny № 4472b MNHN) de façon à préserver l'usage qui est traditionnellement fait du nom *Pseudocoenia*.

### **Synonymie des genres**

Dans la synonymie de *Pseudocoenia*, je place les genres *Adelocoenia* d'Orbigny, quelques espèces attribuées à tort à *Convexastrea* et à *Cryptocoenia*.

Selon Alloiteau (1948b), la seule différence entre *Adelocoenia* et *Pseudocoenia* est la muraille septothécale d'*Adelocoenia*. Fondé sur l'observation du lectotype de l'espèce-type, je considère *Adelocoenia* et *Pseudocoenia* comme synonymes. L'application stricte du principe de priorité devrait conduire à l'usage du genre *Adelocoenia* (1849 contre 1850). Le respect de l'usage devrait néanmoins être demandé contre le principe de priorité. En effet le genre *Adelocoenia* n'a jamais vraiment été utilisé en conformité avec les caractéristiques de son matériel-type. Beauvais 1964 mentionne en effet que beaucoup d'espèces jurassiques attribuées à *Convexastrea* par Koby (1881) doivent être classées avec *Adelocoenia*. Elles sont aujourd'hui reclassées dans le genre *Solenocoenia* (Roniewicz 1976)

### ***Branchastraea* Blainville 1837**

Le genre *Branchastrea* est un genre plocoidé et sans columelle créé par Blainville 1837 à partir de *Madrepora limbata* Goldfuss (1826, p. 22, pl.8 fig.7) de Heidenheim (Allemagne) conservé au Muséum de Paléontologie de l'Université de Bonn (IPB n° 82). Le spécimen-type est mal conservé mais dans certains calices on peut observer huit septes. La surface de la périthèque est costulée. La columelle est absente. Sur la base de ces caractères, on peut considérer ce genre comme un *nomen oblitum* synonyme de *Pseudocoenia* d'Orbigny, 1850.



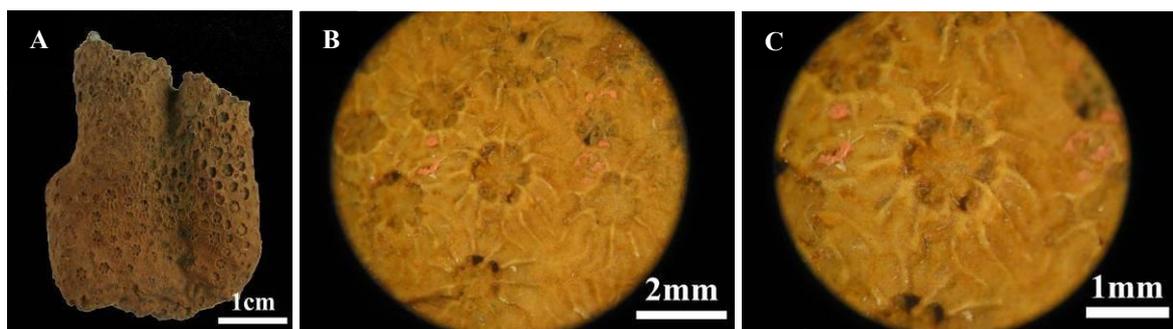
**Figure 69 - A-C:** *Madrepora limbata* Goldfuss 1826 holotype de l'espèce-type de *Branchastrea*. (Photos: Bernard Lathuilière).

### *Elasmophora* Alloiteau 1958

*Elasmophora* est aussi l'un des genres plocoides présentés par Alloiteau (1958, p. 31) du Callovien de Amboromihanto (Madagascar). L'espèce-type de ce genre est *Elasmophora collignoni* de même auteur et même année. Le spécimen-type et le seul spécimen de ce genre existe au MNHN (Paris) (M05061). Ce spécimen montre les caractères suivants :

La colonie est rameuse et plocoides. Les costo-septes compacts sont bicunéiformes. Les éléments radiaires se disposent en symétrie radiale hexamérale. Les S2 sont généralement sans parties septales. La columelle est absente. L'endothèque est tabulaire.

Les différences remarquables de ce genre avec *Pseudocoenia* sont les S2 sans parties septales et les côtes longues et fortes et surtout non-confluentes. Ces caractères peuvent justifier le maintien du genre. On pourrait aussi envisager de le traiter comme une espèce particulière de ce genre.



**Figure 70 - A-C :** *Elasmophora collignoni* Alloiteau (1958) au MNHN (Paris) (Holotype M05061).

**Autres remarques sur *Pseudocoenia*** – la structure de la muraille parathécale ou paraseptothécale est difficile à identifier, la microstructure des éléments qui y prennent part étant généralement mal préservée. La microstructure des éléments radiaires aussi n'est pas bien connue chez *Pseudocoenia* et je n'ai pas trouvé les évidences souhaitables pour la décrire. Néanmoins des traces des trabécules dans les éléments radiaires (septes et côtes) ont

montré une microstructure trabéculaire proche des autres stylinides. Comme pour les *Stylina*, *Heliocoenia*, *Ironella*, les planchers dans la périthèque apparaissent en continuité avec les côtes, toujours avec le même type de texture laissant supposer une microstructure commune

Âge – Jurassique – Crétacé

### Description des espèces

***Pseudocoenia fallax* (Becker) 1875**  
(Planche 28 ; Tableau 30)

#### Synonymie :

- ? 1826 *Madrepora limbata* Goldfuss p.22 pl.8 fig. 7
- ? 1850 *Cryptocoenia radisensis* d'Orbigny p. 33
- ?pars 1867 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Bölsche p.15
- Cit. 1875 *Stylina fallax* Becker p.142 pl.36 fig.12
- Cit. 1877 *Stylina fallax* Becker in Struckmann p.536
- Cit. 1878 *Stylina fallax* Becker in Struckmann p.26
- Cit. 1881 *Cryptocoenia thiessingi* Koby p.86 pl.29 fig.2
- Cit. 1881 *Cryptocoenia compressa* Koby p.87 pl.31 fig.1-2
- Cit. 1913 *Stylina fallax* Becker in Schöndorf p.135
- Cit. 1954 *Stylina fallax* Becker in Geyer p.131
- Cit. 1955 *Stylina fallax* Becker in Geyer p.184
- Cit. 1966 *Pseudocoenia fallax* (Becker) in Roniewicz p.181 pl.9 fig.4

**Matériel:** 1 échantillon coupé de Montfaucon 2 (Jura Suisse – CGH-E V1 3).

#### Dimensions:

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
MON2A	4,11	3,20	5,29	1,75	1,56	1,97	6+6

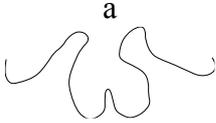
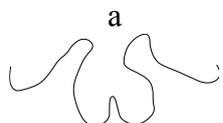
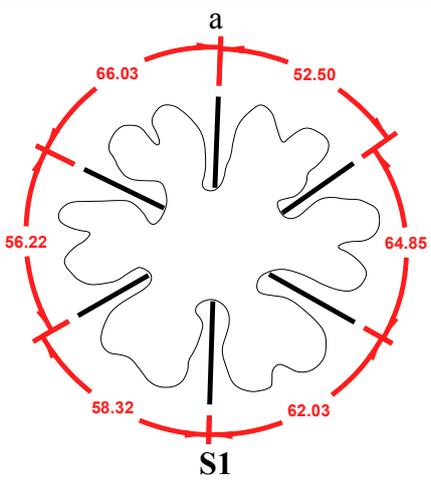
c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes

**MON2A** – Le polypier est colonial, massif, plocoïde. La périthèque bien développée, ornée de côtes subconfluentes, confluentes ou non confluentes. Les polypierites sont un peu élevés sur la surface de la colonie. Les calices sont profonds et circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants. Les 6 S1 sont forts et se disposent en mode hexaméral avec symétrie radiale et se développent jusqu'à la moitié du rayon du calice. Les 6 S2 sont beaucoup moins développés et très courts. Les faces latérales des septes sont lisses et leur bord interne orné par des auricules à section rhopaloïde ou sans auricules.

**Remarques** – cet échantillon a été bien silicifié et je ne l'ai pas coupé pour étudier son endothèque ou sa périthèque.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Montfaucon 2 (Jura Suisse).

**Âge de l'espèce** – Malm (Jurassique supérieur).

<b><i>Pseudocoenia fallax</i> de Montfaucon 2 (MON2A)</b>	
A - Chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : demi-longue	
 <p style="text-align: center;">a</p>	 <p style="text-align: center;">a</p>
C - Variabilité des Secteurs	
 <p style="text-align: center;">S1</p>	

**Tableau 30 - A-D** : Des éléments structuraux de *Pseudocoenia fallax* de Montfaucon 2 (Suisse Jura, Suisse).

**A** : a-c, Chambres interseptales. a : formes rondes et demi-longues **B** : a, Auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde, **C** : a & b, variabilité des secteurs.

***Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) 1850**  
(Planche 29)

**Synonymie :**

- Cit. 1850 *Cryptocoenia hexaphyllia* d'Orbigny p.33
- Cit. 1851 *Stylina ? hexaphyllia* (d'Orbigny) in Edwards & Haime p.60
- Cit. 1852 *Astrea cavernosa* in Quenstedt
- Cit. 1857 *Stylina hexaphyllia* (d'Orbigny) in Edwards p.241
- Cit. 1860 *Stylina hexaphyllia* (d'Orbigny) in Étallon p.37
- Cit. 1861 *Stylina hexaphyllia* (d'Orbigny) in Fromentel p.188
- Cit. 1864 *Stylina hexaphyllia* (d'Orbigny) in Fromentel p.20
- Cit. 1889 *Convexastrea hexaphyllia* in Koby p.471 pl.125 fig.1
- Cit. 1913 *Convexastrea* cf. *hexaphyllia* in Speyer p.210
- Cit. 1931 *Cryptocoenia hexaphyllia* d'Orbigny in Cottreau p.155 pl.61 fig.2
- Cit. 1956 *Cyathophora hexaphyllia* (d'Orbigny) in Lafuste p.167
- Cit. 1957 *Cryptocaenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Lafuste p.137
- Cit. 1964 *Cryptocoenia hexaphyllia* d'Orbigny in Beauvais p.126 pl.6 fig.7

- pars* 1966 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Roniewicz p.182 pl.2 fig.2 (non fig.1)  
 Cit. 1972 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Turnsek p.162,226 pl.3 fig.1,2,5  
 Cit. 1973 *Pseudocoenia cf. hexaphyllia* (d'Orbigny) in Turnsek & Mihajlovic p.96 pl.1 fig.1-2  
 Cit. 1976 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Roniewicz p.50 pl.4 fig.3  
 Cit. 1981 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Turnsek & Mihajlovic p.15-16 pl.10 fig.3-4  
 Cit. 1982 *Cryptocoenia hexaphyllia* d'Orbigny in Liao p.158 pl.6 fig.4  
 Cit. 1984 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Beauvais p.24  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Rosendahl p.34 pl.4 fig.5  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Liao & Xia p.137 pl.4 fig.4  
 Cit. 1989 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Beauvais p.266  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Errenst p.169 pl.3 fig.4a,b  
 Cit. 1991 *Cryptocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Lebanidze p.10 pl.2 fig.1  
 Cit. 1993 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Liao & Xia p.207 fig.2.11-2.12  
 Cit. 1994 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Liao & Xia p.138-139 pl.36 fig.1, 2, 6, 7  
 Cit. 1997 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Turnsek p.168  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Pandey & Fürsich, p. 26 pl. 3 fig. 2, 4

**Matériel** : 1 échantillon coupé du Cap Ghir (Maroc – CGH-E V1 3) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
CGH-E V1 3	4,90	4,31	5,88	3,68	2,96	3,92	6+6

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**CGH-E V1 3** – La colonie est massive et plocôide. Les calices sont subcirculaires ou sub polygonaux. Les 12 septes sont différenciés en deux cycles (hexameral), avec symétrie radiale. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants. Les septes de premier cycle sont développés et leur longueur arrive aux  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice. Les septes de deuxième cycle sont plus courts et arrivent au  $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{2}$  de la longueur des S1. Les faces latérales des septes sont lisses et les bords internes ornés par des auricules à section rhopaloïde ou sans auricule. La columelle est absente. L'endothèque est tabulaire avec des planchers complets et presque horizontaux et équidistants. La périthèque est développée et composée par des planchers par endroit étroits et régulièrement espacés.

**Âge de l'échantillon étudié** - Oxfordien supérieur-Kimméridgien inférieur (Jurassique supérieur) du Cap Ghir (Maroc).

**Âge de l'espèce** – Callovien inf. (Jurassique moy.) à Kimméridgien (Jurassique supérieur).

***Pseudocoenia slovenica*** Turnšek 1972  
(Planche 42)

**Synonymie :**

- Cit. 1972 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek p 164, 227 pl 4 et 5  
 Cit. 1976 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Roniewicz p 48 pl 5 fig 5  
 Cit. 1981 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Eliášová p 125 pl 8 fig 3,4  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Rosendahl p 34 pl 3 fig 2  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Errenst p 168 pl 3 fig 1  
 Cit. 1982 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Papoyan p 65  
 Cit. 1997 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Turnsek p.171  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia cf..slovenica* Turnsek in Laternser p.162  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia cf. slovenia* (Beauvais) in Reuter et al, p. 37  
 Cit. 2002 *Pseudocoenia slovenica* Turnsek in Kawashagi et al p. 10, fig. 5.2  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia slovenica* (Beauvais) in Helm, Reuter & Schülke, p. 83 fig.7A  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia slovenica* (Beauvais) in Pandey & Fürsich, p. 27 pl. 5 fig.5 pl. 6 fig.1-6  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia cf. slovenica* (Beauvais) in Pandey & Fürsich, p. 27 pl. 4 fig.4

**Matériel** – trois lame mince transversale de Haushi (Huqf région, Oman – R 41307 ; R 41308 ; R 41320).

**Dimensions :**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
Photos de R 41308	2,15	1,79	2,59	1,59	1,38	1,78	6+6

**c-c** : distance entre les centres des calices ; **dl** : diamètre du lumen ; **Ns** : nombre de septes

**Description** – La colonie est plocoidé avec une périthèque bien développée entre les calices. Les calices sont subcirculaires, subcirculaires-subpolygonaux ou circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes, développés et forts disposés en mode hexaméral en deux cycles avec symétrie radiale. Les septes du premier cycle arrivent jusqu'aux  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice avec les faces latérales lisses et les bords internes ornés par des auricules à section rhopaloïde. L'endothèque est tabulaire, rarement ou légèrement subtabulaire avec des planchers très fins. La muraille est paraseptothécale ou parathécale. Les côtes sont courtes et non confluentes. La périthèque est composée par des vésicules qui remplissent bien les espaces entre les planchers.

**Remarques** – cette espèce montre des calices qui ne sont pas bien circulaires et, comme la plupart des *Cyathophora*, montre des calices polygonaux-circulaires. Par rapport à *Cyathophora* ils ont les septes bien développés et en deux cycles au lieu des septes beaucoup moins développés, plus courts ou en filets muraux des *Cyathophora*. En plus, les bords internes des septes du premier cycle portent des auricules épaisses. Aussi, par rapport aux *Cyathophora* cette espèce montre une périthèque constituée par des vésicules à la place de la périthèque tabulaire de *Cyathophora*.

Sur les photos des lames minces, la localité des échantillons est notée : Haushi Oman, SE. Arabia (échantillonné en Juin 1956). Après communication avec Prof. Dr. Michaela Bernecker (German University of Technology in Oman (GUtech)), j'ai précisé l'origine des échantillons de Haushi en mentionnant la région de Huqf à l'aide de la carte qu'elle m'a envoyée.

Âge de l'échantillon étudié – Jurassique de Haushi (Oman).

Âge de l'espèce – Kimméridgien inférieur (Jurassique supérieur).

*Pseudocoenia radisensis* (Koby) 1881  
(Planche 42)

**Synonymie :**

- Cit. 1850 *Cryptocoenia radisensis* d'Orbigny p.33  
 Cit. 1851 *Stylina ? radisensis* (d'Orbigny) in Edwards & Haime p.61  
 Cit. 1857 *Stylina radisensis* (d'Orbigny) in Edwards t.2 p.239  
 Cit. 1861 *Stylina ? radisensis* (d'Orbigny) in Fromentel p.20  
 Cit. 1876 *Stylina fallax* Becker p 142 pl. 36 fig 12  
 Cit. 1931 *Cryptocoenia radisensis* d'Orbigny in Cottreau p.157 pl.61 fig.5  
 Cit. 1956 *Stylina radisensis* d'Orbigny in Lafuste p.167  
 ? 1964 *Cryptocoenia nivernensis* Beauvais p.125 pl.7 fig.6  
 pars 1966 *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny) in Roniewicz p.182 pl.2 fig.1 (non fig.2)  
 Cit. 1966 *Pseudocoenia cf. radisensis* (d'Orbigny) in Roniewicz p.182  
 Cit. 1972 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Turnsek p.163,226 pl.3 fig.3-4  
 Cit. 1976 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Roniewicz p.49 pl.4 fig.4ab  
 Cit. 1982 *Cryptocoenia radisensis* d'Orbigny in Bendukidze p.11 pl.2 fig.1a-1b  
 Cit. 1984 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Beauvais p.24  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Rosendahl p.34 pl.3 fig.1  
 Cit. 1988 *Pseudocoenia radisensis* d'Orbigny in Fezer p 87  
 Cit. 1989 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Beauvais p 266 pl 64 fig 2  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Errenst p 169 pl 3 fig 3a-b  
 Cit. 1991 *Cryptocoenia radisensis* d'Orbigny in Lebanidze p 11 pl 2 fig 2 a-b  
 Cit. 1997 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Turnsek p.170  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny) in Laternser p.162

**Matériel** – 2 lames minces transversales de Jibal Haghab (Wadi Haghil ? ou Wadi al Bih ?), sur lame mince : « Ruus al Jibal ?, Oman, Arabia » (Émirats Arabes Unis – R 41994 a ; R 41994 b).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
Photos de R 41994 a	3,25	2,16	3,87	2,13	1,31	2,65	8+8

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre ds septes

**R 41994 a et b** – La colonie est massive plocœide avec la périthèque bien développée entre les calices. Les calices sont circulaires ou subcirculaires. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes, disposés en mode octaméral à deux cycles avec symétrie radiale. Les septes de premier cycle, longs et forts, arrivent jusqu'aux 2/3 du rayon du calice ; les faces latérales des septes sont lisses et les bords internes ornés par des auricules à section rhopaloïde ou podoïde. Les septes de deuxième cycle sont beaucoup plus courts que les S1 et se développent près de la muraille et ne portent pas d'auricules. Les chambres interseptales

sont plutôt en forme des boîtes que rondes. La muraille est paraseptothécale Les côtes sont aussi fortes que les septes, par endroit aussi longues que les septes. La périthèque est constituée par des planchers et des vésicules.

**Remarques** – *Pseudocoenia tabulata* des Émirats Arabes Unis possède un diamètre des calices un peu grand par rapport à l'espèce présentée par Koby (1881) mais les distances entre les centres calicinaux restent dans le même intervalle. Par rapport au *P. tabulata* du Jurassique supérieur du bassin de Paris présenté par Beauvais (1964), cette espèce possède le même diamètre calicinal et aussi la même distance entre les centres calicinaux.

Sur les photos des lames minces, les régions des échantillons ont été notées : Ruus al Jibal, Oman, Arabia (échantillonnés en Décembre 1957). En comparant ces photos avec les photos et les étiquettes des autres lames minces de Wadi Haghil ou Wadi al Bih des Emirats Arabes Unis (aussi échantillonnés en Décembre 1957) et la numérotation des lames minces, il me semble que ces échantillons aussi proviennent des même régions des Émirats Arabe Unis mais les localités précises restent encore inconnues.

**Âge des échantillons étudiés** – Jurassique de Jibal Haghil (Wadi Haghil ? ou Wadi al Bih ?) Émirats Arabes Unis.

**Âge de l'espèce** – Oxfordien (Jurassique supérieur).

***Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) 1826**  
(Planche 30 et 31 ;Tableau 31, Tableau 32,Tableau 33)

**Synonymie :**

- Cit. 1829 *Astrea limbata* Goldfuss p.110 pl.38 fig.7
- Cit. 1830 *Tubastrea limbata* (Goldfuss) in Blainville p.334
- Cit. 1836 *Astrea limbata* Goldfuss in Edwards in Lamarck p.410
- Cit. 1843 *Astrea limbata* Goldfuss in Michelin p.108 pl.24 fig.10
- Cit. 1846 *Madrepora limbata* Goldfuss in Leymerie p.252
- Cit. 1848 *Oculina limbata* (Goldfuss) in Bronn p.835
- non 1848 *Gemmastrea limbata* (Goldfuss) in Mc Coy p.419
- Cit. 1850 *Pseudocoenia ramosa* d'Orbigny p.34
- pars* 1850 *Pseudocoenia digitata* d'Orbigny p.34
- Cit. 1850 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in d'Orbigny p.385
- Cit. 1851 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Edwards & Haime p.59
- non 1852 *Astrea limbata* Goldfuss in Quenstedt p.647 pl.57 fig.18
- non 1857 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Edwards t.2 p.238
- Cit. 1858 *Astraea limbata* (Goldfuss) in Quenstedt p.701 pl.85 fig.1
- Cit. 1861 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Fromentel p.188
- Cit. 1861 *Stylina ramosa* Fromentel p.190
- Cit. 1864 *Stylina ramosa* Fromentel in Th. & Étallon. p.369 pl.32 fig.1
- Cit. 1864 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Fromentel p.20
- pars* 1866 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Bölsche p.451
- non 1867 *Astrea limbata* Goldfuss in Quenstedt p.777 pl.74 fig.18
- Cit. 1876 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Becker p.144
- non 1881 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Koby p.94 pl.21 fig.1-5 pl.22 fig.1-2
- Cit. 1881 *Astraea limbata* (Goldfuss) in Quenstedt p.754 pl.172 fig.33-41
- Cit. 1888 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Solomko p.154
- Cit. 1889 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Koby pl.129 fig.5

- Cit. 1904 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Papp p.81  
 Cit. 1904-05 *Cryptocoenia crateriformis* Koby p.39 pl.8 fig.1,1a  
 pars 1926 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Speyer p.241  
 Cit. 1932 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Frentzen & Karlsruhe p.47  
 Cit. 1954 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Geyer p.132  
 Cit. 1955 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Geyer p.323  
 Cit. 1960 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Bendukidze p.20 pl.2 fig.6  
 Cit. 1961 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Kolosvary p.221 pl.3 fig.19  
 Cit. 1963 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Babaev p.37.  
 Cit. 1963 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Babaev & Gasanov p.4  
 pars 1964 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Beauvais p.133 pl.6 fig.5 +pl.8 fig.3  
 non 1966 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Roniewicz p.183 pl.3 fig.1  
 ? 1973 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Beauvais in Hallam p.324  
 Cit. 1973 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Babaev p.79 pl.4 fig.1  
 Cit. 1974 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Klopfer p.74  
 Cit. 1975 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Bendukidze & Chikovani p.28-34  
 non 1976 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Roniewicz p.51 pl.6 fig.1-2  
 Cit. 1980 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Ljuljeva & Permjakov p.133 pl.59 fig.4,5.  
 Cit. 1982 *Cryptocoenia limbata* (Goldfuss) in Bendukidze p.12 pl.2 fig.2a, b, c; pl.6 fig.6  
 Cit. 1983 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Beauvais p.42 pl.2 fig.3  
 Cit. 1983 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Krasnov p.79 fig.35  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Rosendahl p.35  
 Cit. 1987 *Cryptocoenia cf limbata* (Goldfuss) in Khusanov pl.2 fig.3 pl.2a fig.2  
 Cit. 1988 *Stylina limbata* (Goldfuss) in Reiff p.359  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Errenst p.170 pl.3 fig.6  
 Cit. 1993 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Dozet & Turnsek p.69 pl.1 fig.3 (non fig.4)  
 Cit. 1995 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Nose p.109  
 Cit. 1997 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Turnsek p.169  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Reuter et al, p. 37  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Helm, Reuter & Schülke, p. 82, fig. 7B  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss) in Pandey & Fürsich, p. 25 text-fig.4

**Matériel** : 1 échantillon de Dompcevrin (Meuse, France – DOM9) dont 2 lames minces transversales. 1 échantillon de Pagny-sur-Meuse (Meuse, France – PAG14) dont une lame mince transversale. 1 échantillon de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE 5a) dont une lame mince transversale. 1 échantillon de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE d1b) dont une lame mince transversale. 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France) dont trois lames minces transversales.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
DOM 9	2,63	2,30	3,08	1,87	1,66	2,03	8+8
PAG 14	2,75	2,33	3,10	2,02	1,86	2,23	8+8
SGE 5a	3.46	2.86	4.58	2.05	1.89	2.24	8+8
BLP 22.27	2,34	1,75	2,95	1,74	0,94	1,83	8+8

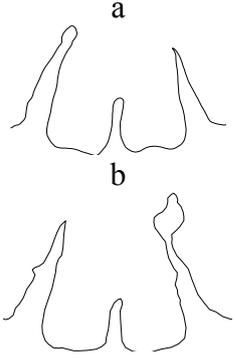
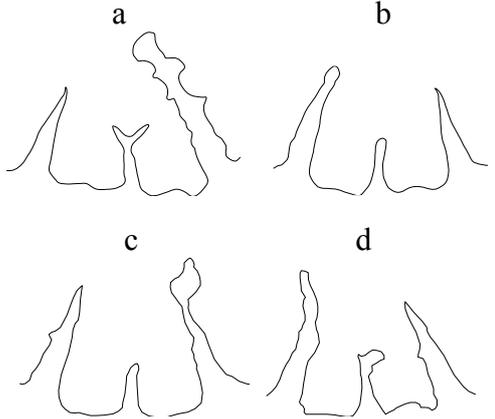
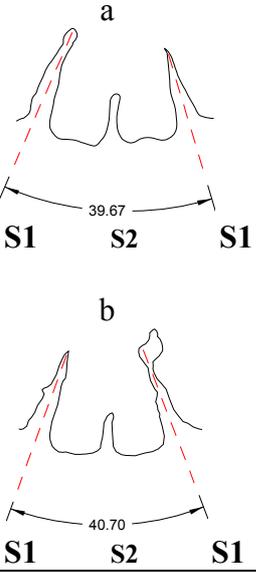
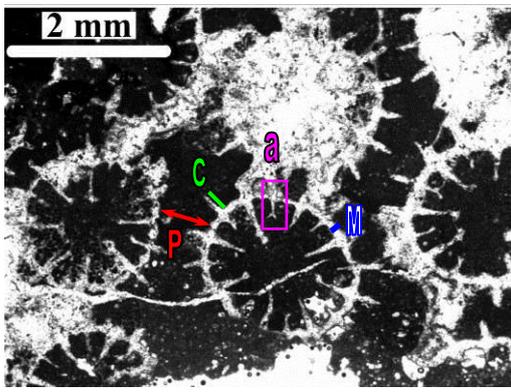
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**DOM 9, PAG 14, SGE 5a et BLP 22.27** – Le polypier est colonial, rameux ou irrégulier, plocoïde. Les polypiérites élevés sur la surface de la colonie en forme des cônes tronqués, par endroit serrés. Les calices sont circulaires ou subcirculaires. La périthèque est développée ou par endroit peu développée. La surface de la colonie est localement sans traces de côtes ou par endroit finement costulée par les côtes subconfluentes ou non-confluentes. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants. Les septes sont relativement forts et se disposent selon le modèle octaméral en deux cycles avec huit S1, huit S2 et avec symétrie radiale. La longueur des septes de premier cycle arrive aux  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice et le deuxième cycle jusqu'à la moitié des S1. Les chambres interseptales sont des formes variables longues et en forme de boîte ou longues et rondes. Les septes ont leurs faces latérales lisses ou rarement, finement et irrégulièrement granulées, et un bord interne orné par des auricules à section rhopaloïde, podoïde ou rarement par des auricules koutaliformes. La muraille est paraseptothécale. L'endothèque est rare ou subtabulaire. En section transversale les côtes sont aussi fortes que les septes mais elles ne sont pas très longues. Les exocôtes peuvent se présenter entre les côtes.

**Remarques** – *Pseudocoenia limbata* (Goldfuss, 1826) est l'une des espèces connues parmi les espèces de ce genre et plutôt connue pour sa forme coloniale rameuse et la taille de ses calices. Cette espèce ne montre pas les symétries variables de *P. brevisseptata* et montre toujours la symétrie octamérale stable. Aussi, les septes de cette espèce sont un petit peu plus longs et le diamètre de calices aussi un peu plus grand que *P. brevisseptata* de Roumanie.

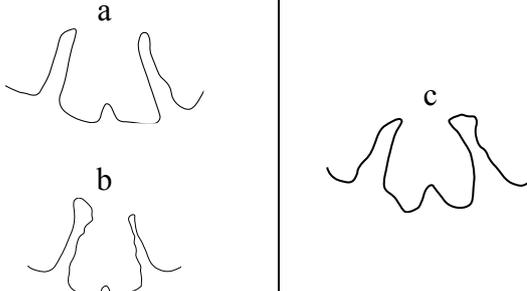
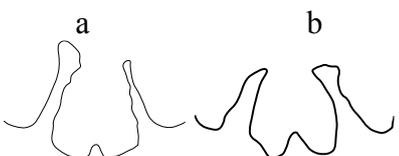
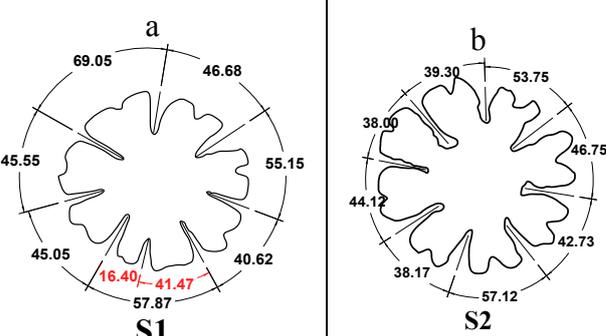
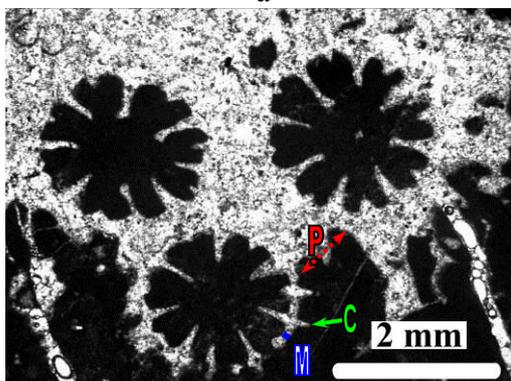
**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Dompcevrin (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Pagny-sur-Meuse (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE d1b). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France).

**Âge de l'espèce** – Jurassique supérieur.

<i>Pseudocoenia limbata</i> de Dompevrin (DOM 9)	
A - Chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : en forme boîte	
Taille : longue	
	
C - Des secteurs	D - Périthèque, muraille, auricules et côtes
	

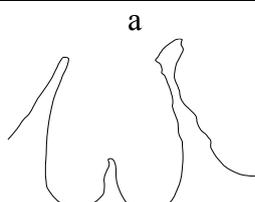
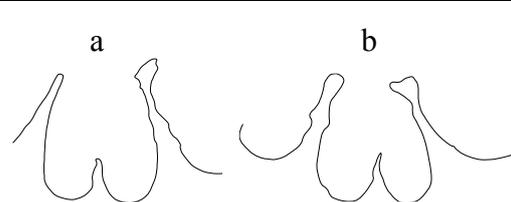
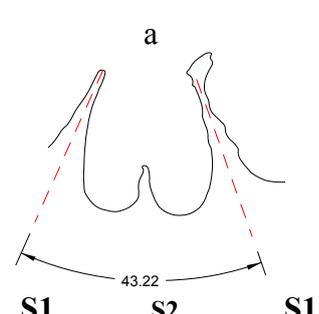
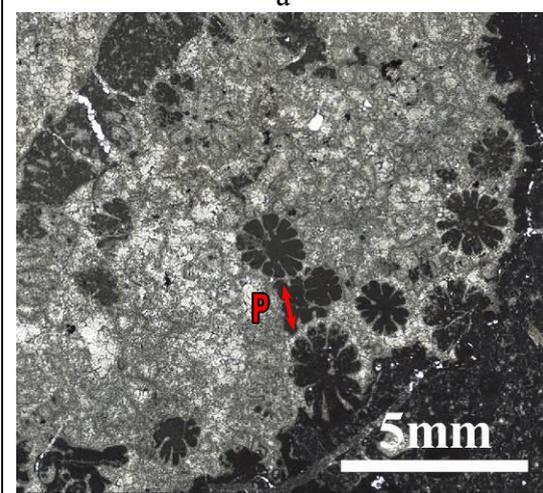
**Tableau 31 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia limbata* de Dompevrin (Meuse, France).

**A :** a & b, Chambres interseptales ; a & b : formes en boîte longues. **B :** a-d, Variabilité des auricules et ornementation des septes ; a : rhopaloïde, sans auricule et koutaliforme (rare chez *Pseudocoenia*), b : sans auricule, c & d : sans auricule et podôïde. **C :** a & b, Des secteurs. **D :** a : , Périthèque (P), muraille (M), auricules (a) et côtes (C).

<i>Pseudocoenia limbata</i> de Pagny-sur-Meuse (PAG 14)		
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : en boîte	Profil : ronde/triangle	
Taille : longue	Taille : mi-longue	
		
C - Variabilité des secteurs		D - Périthèque, muraille et côtes
		

**Tableau 32** - A-D : Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia limbata* de Pagny-sur-Meuse (Meuse, France).

**A** : a, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : formes en boîtes et longues. c : formes rondes et demi-longues. **B** : a & b, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a & b : auricules rhopaloides et sans auricules. **C** : a & b, Variabilité des secteurs. **D** : a & b, Périthèque (P), muraille (M) et côtes (C).

<i>Pseudocoenia limbata</i> de Bonnevaux-le-Prieuré (22.27)	
A - Chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille longue	
	
C - Un Secteur	D - Périthèque, muraille et côtes
	

**Tableau 33 - A-D :** Des éléments structuraux de *Pseudocoenia limbata* de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France).

**A :** a, Chambres interseptales ; a: formes rondes et longues. **B :** a & b, Auricules et ornementation des septes. a & b : podoïde. **C :** a, Un secteur. **D :** a & b, Périthèque (P), muraille et côtes.

***Pseudocoenia brevisseptata*** Roniewicz 1976  
(Planche 31 ; Tableau 34)

**Synonymie :**

- Cit. 1976 *Pseudocoenia brevisseptata* Roniewicz p.50 pl.5 fig.1.2.3  
 Cit. 1983 *Pseudocoenia brevisseptata* Roniewicz in Beauvais p.43 pl.2 fig.4  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia aff. brevisseptata* Roniewicz in Pandey & Fürsich, p. 26 pl. 4 fig.5

**Matériel :** 1 échantillon de Bure (Meuse, France – PPA11940) dont deux lames minces transversales.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
PPA1194O	1,61	1,38	1,77	1,11	0,85	1,37	(6) ou (7) 8+8 (6) ou (7)
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes							

**PPA1194O** – Colonie massive plococœde. Les calices sont de petite taille et circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et forts avec huit septes en premier cycle, huit septes en deuxième cycle, donc en mode octaméral avec symétrie radiale mais les dispositions heptamérale ou hexamérale avec symétrie radiale peuvent aussi être observées parmi les calices de la colonie. Les septes sont assez forts et épais par rapport à leur longueur. La longueur des septes de premier cycle arrive à la moitié du rayon du calice. Les septes de deuxième cycle sont très courts et leurs longueurs arrivent jusqu'au  $\frac{1}{3}$  des S1. Les chambres interseptales sont courtes ou longues (par rapport à la taille des calices) et rondes. Les septes ont leurs faces latérales presque lisses ou lisses, et le bord interne orné par des auricules en section rhopaloïdes ou podoïdes. La muraille est paraseptothécale et peu épaisse. Les côtes sont courtes mais fortes. La périthèque est développée entre les calices.

**Remarques** – Cette espèce se distingue de la plupart des *Pseudocoenia* par ses calices de petites tailles et particulièrement par la disposition variable des septes selon les modèles hexaméral, heptaméral ou octaméral. Par rapport à la taille des calices, les septes sont forts et épais. Par rapport à *P. brevisseptata* Roniewicz, 1976 de Roumanie cette espèce possède une muraille plus épaisse.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur), de Bure (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien supérieur-Kimméridgien inférieur (Jurassique supérieur).

### Résultats des sections sériées transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* Roniewicz, 1976 de Bure (Meuse, France - PPA1094O)

De cet échantillon PPA1094O, seules 12 sections sériées polies transversales ont été enregistrées (335 photos pour l'ensemble). Chaque calice dans la colonie est indiqué avec un chiffre :

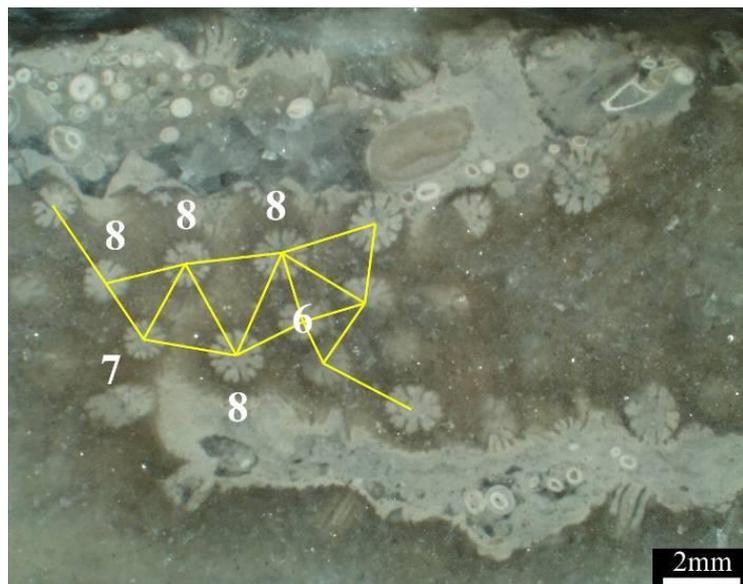
- PPA1094O-A (Planche XV) : trois sections.
- PPA1094O-B (Planche XVI) : quatre sections.
- PPA1094O-C (Planche XVII & XVIII) : sept sections.
- PPA1094O-D (Planche XIX & XX) : neuf sections.

**Discussion sur les variabilités et ontogénie** - Dans la meilleure situation le nombre maximum de sections sériées sur l'un des calices est de neuf. Mis à part les symétries variables, je n'ai pas observé de nombreux changements dans la structure, microstructure ou microarchitecture de cette espèce dans les divers calices.

<i>Pseudocoenia brevisseptata</i> de Bure (PPA1094O)			
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes	
Profil : ronde			
Taille : court		Taille : longue	
C - Variabilité des Secteurs		D - Périthèque, muraille et côtes	

**Tableau 34 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia brevisseptata* Roniewicz, 1976 de Bure (Meuse, France).

**A :** Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : formes courtes et rondes ; c : formes longues et rondes. **B :** a-e, Variabilité des auricules et ornementation des septes. **C :** a-c, Variabilité des secteurs. **D :** a, Périthèque (P), muraille et côtes.



**Figure 71** - *Pseudocoenia brevisseptata* Roniewicz, 1976 de Bure (Meuse, France). La section transversale montre la variabilité des calices avec 6, 7 et 8 S1. Les lignes montrent que les calices se développent avec plus ou moins de voisins dans une colonie. Le calice hexaméral a moins de voisins que les calices octoméraux.

***Pseudocoenia decipiens* (Étallon) 1864**  
(Planche 32-34 ; Tableau 35, Tableau 36, Tableau 37)

**Synonymie :**

- Cit. 1864 *Stylina decipiens* Étallon p.367 pl.51 fig.9  
 Cit. 1864 *Stylina octosepta* Étallon p.369 pl.51 fig.12  
 Cit. 1881 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Koby p.90 pl.20 fig.1-3 non fig.1  
 Cit. 1881 *Cryptocoenia cartieri* (Koby) p.89 e.p.  
 Cit. 1887 *Stylina octosepta* Étallon in Solomko p.83  
 Cit. 1889 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Koby pl.129 fig.6  
 Cit. 1904 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Koby p.38 pl.8 fig.3  
 Cit. 1913 *Cryptocoenia* aff. *decipiens* (Étallon) in Speyer p.212 pl.21 fig.11-11a  
 Cit. 1954 *Stylina decipiens* Étallon in Geyer p.133  
 Cit. 1955a *Stylina decipiens* Étallon in Geyer p.323  
 non 1955b *Stylina decipiens* Étallon in Geyer p.182  
 Cit. 1961 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Bendukidze p.25  
 Cit. 1963 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Babaev p.36  
 Cit. 1965 *Stylina decipiens* Étallon in Geyer p.231  
 Cit. 1967 *Cryptocoenia decipiens* Étallon in Babaev p.140  
 non 1972 *Stylina decipiens* Étallon in Turnsek p.166-228 pl.7 fig.1-3  
 Cit. 1973 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Babaev p.76 pl.3 fig.3  
 Cit. 1976 *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) in Roniewicz p.52 pl.6 fig.3  
 Cit. 1982 *Cryptocoenia decipiens* (Étallon) in Bendukidze p.9 pl.2 fig.1a,b  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) in Liao et Xia p.137 pl.5 fig.3  
 non 1985 *Stylina decipiens* Étallon in Rosendahl p.39  
 Cit. 1988 *Stylina decipiens* Étallon in Fezer p.87  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) in Errenst p.171 pl.4 fig.1a-c  
 Cit. 1991 *Stylina ? decipiens* Étallon in Lauxmann p.122  
 Cit. 1994 *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) in Liao et Xia p.137 pl.32 fig.8  
 Cit. 1995 *Stylina decipiens* Étallon in Nose p.109  
 Cit. 1997 *Stylina decipiens* Étallon in Turnsek p.191

**Matériel** : 1 échantillon de Sorcy, (Meuse, France – SOR101) dont 3 lames minces (deux transversales et une longitudinale) et 1 échantillon de Sorcy (Meuse, France – SOR125) dont 3 lames minces (deux transversales et une longitudinale). 1 échantillon de Dompcevrin (Meuse, France) dont 3 lames minces (deux transversales et une longitudinale). 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France – BLP15B28) dont une lame mince transversale. 1 échantillon de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE d1b) dont une lame mince transversale.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SOR 101	4,63	3,82	6,05	2,51	2,03	2,81	8+8
SOR 125	4,50	3,57	5,34	2,80	2,64	2,96	8+8
SGE d1b	2,89	2,43	3,73	2,35	1,76	2,96	8+8
DOM 1	4,31	3,95	5,39	2,63	2,50	2,78	(6) 8+8 (6)
BLP 15b 28	4,71	4,61	4,82	2,70	2,46	2,92	8+8

c-c : distances entre les centre des calices ; dl : diamètre de lumen ; Ns : nombres des septes

**SOR101, SOR125, SGE d1b, DOM 1 et BLP 15b 28** – Colonie plocœide avec calices circulaires ou subcirculaires. La périthèque est développée. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants qui se disposent selon le modèle octaméral en deux cycles avec symétrie radiale. Les septes de premier cycle se développent et arrivent jusqu'à la moitié du rayon du calice, et les septes de deuxième cycle sont plus courts et arrivent jusqu'au  $\frac{1}{3}$  des S1. Les chambres interseptales sont courtes et ont deux ou trois formes rondes, en boîte ou mixtes. Les S1 ont leurs faces latérales lisses et le bord interne orné par des auricules épaisses à section rhopaloïde, podoïde, lancéolée ou rarement fourchue et en T. Les côtes sont plus longues que les septes. Les exocôtes sont présentes entre les côtes. L'endothèque est tabulaire ou subtabulaire avec des planchers complets ou incomplets, convexes, peu obliques ou horizontaux. La muraille est paraseptothécale peu épaisse. La périthèque est développée ou par endroit moins développée et composées par des planchers et des dissépiments de différentes tailles. Sur la surface des planchers ou des dissépiments, des traces de côtes ondulées (en section longitudinale) sont visibles.

**Remarques** – La différence de cette espèce avec *Pseudocoenia suboconis* réside dans des septes S1 plus courts mais un peu plus épais. Les côtes sont plus longues que les septes. Aussi la présence des exocôtes est remarquable chez cette espèce, les chambres interseptales sont de forme variable et la muraille est plus épaisse.

Chez le spécimen DOM1, on peut trouver dans certains polypiérites des secteurs réunis par la présence d'un septes rudimentaire à l'emplacement attendu d'un S1 (Planche 33, Figure 4). On peut aussi observer des calices hexaméraux dans la même colonie.

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Sorcy (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Dompcevrin (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien (Jurassique supérieur).

<i>Pseudocoenia decipiens</i> de Sorcy (SOR 101)			
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes	
Profil : en boîte	Profil : ronde/mixte		
Taille : courte	Taille : courte		
C - Un secteur		D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes	

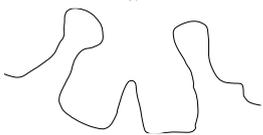
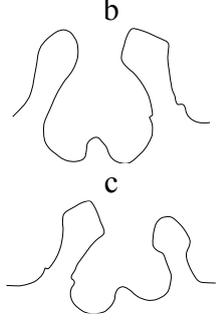
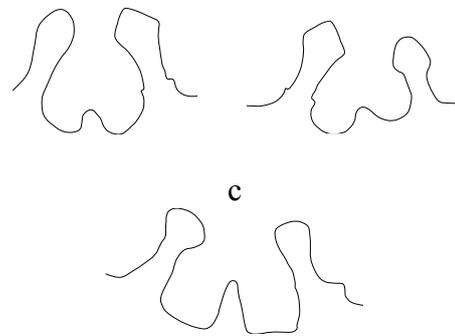
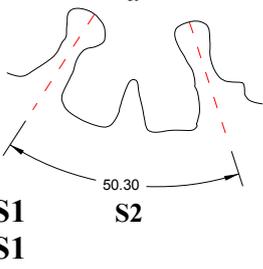
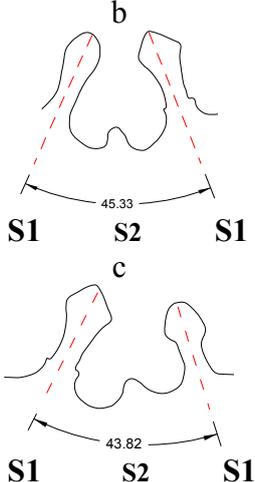
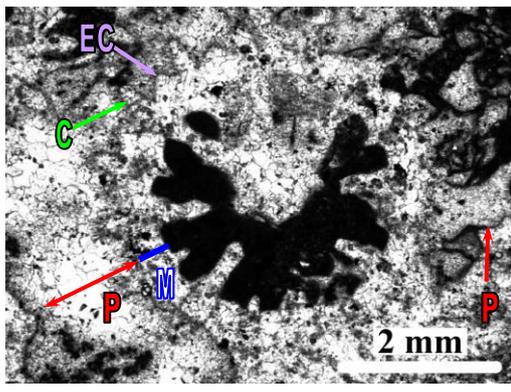
**Tableau 35 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) 1864 de Sorcy (Meuse, France).

**A :** a-d, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : formes en boîte et courtes ; c-d : formes rondes et courtes. **B :** a-e, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde, b : inconnu, c : podoïde, d : fourchu, e : en T. **C :** a, Un secteur. **D :** a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille et côtes.

<i>Pseudocoenia decipiens</i> de Sorcy (SOR 125)		
A - Variabilité intracoloniales des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniales des auricules/ Ornementation des septes
Profil : en boîte	Profil : Mixte	
Taille : courte	Taille : courte	
C - Variabilité des secteurs		D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes

**Tableau 36 - A-D** : Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) 1864 de Sorcy (Meuse, France).

**A** : a-d, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : formes en boîte et courtes ; c : formes mixtes et courtes. **B** : a-c, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : presque en T, b : podoïde, c : lancéolé et rhopaloïde. **C** : a & b, Variabilité des secteurs. **D** : a & b, Endothèque, périthèque, muraille et côtes.

<i>Pseudocoenia decipiens</i> de Dompcevrin (DOM 1)		
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : en boite	Profil : ronde	
Taille : courte	Taille : courte	
		
C - Variabilité des secteurs		D - Périthèque, muraille, côtes et exocôtes
		

**Tableau 37 - A-D** : Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia decipiens* (Étallon) 1864 de Dompcevrin (Meuse, France).

**A** : a-e, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a : formes en boite et courtes, b : formes rondes et courtes. **B** : a-c, Variabilité des auricules et ornementation des septes ; a : rhopaloïde et lancéolé, b : lancéolé et rhopaloïde, c : rhopaloïde, **C** : a-c, Variabilité des secteurs. **D** : a, Périthèque (P), muraille (M), côtes (C) et exocôtes (EC). La masse blanche au cœur du calice ne doit pas être interprétée comme une columelle mais comme une surface sparitique liée à la légère remontée d'un plancher endothéal.

***Pseudocoenia fromenteli*** (Beauvais) 1964  
(Planche 35-37 et Planche 38 ; Tableau 38)

**Synonymie :**

- Cit. 1861 *Stylina castellum* Fromentel p.189
- Cit. 1881 *Cryptocoenia castellum* Koby p.88 pl.19 fig.3
- Cit. 1960 *Cryptocoenia castellum* (Michelin) in Bendukidze p.18 pl.2 fig.5 pl.3 fig.1-2

- Cit. 1961 *Cryptocoenia fromenteli* Beauvais p.2265 (*nomen nudum*)  
 Cit. 1964 *Cryptocoenia fromenteli* Beauvais p.130 pl.5 fig.6  
 Cit. 1966 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Roniewicz p.186 pl.2 fig.3  
 Cit. 1977 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Papoyan p.33 pl.3 fig.2-3  
 Cit. 1982 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Liao p.158 pl.6 fig.1  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Rosendahl p.35 pl.3 fig.3  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Errenst p.172 pl.4 fig.2ac  
 Cit. 1994 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Liao et Xia p.138 pl.34 fig.1  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Reuter et al, p. 37 fig. 7.5  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais) in Helm, Reuter & Schülke, p. 83 fig.7C

**Matériel :** 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France – BLP17Q) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale). 1 échantillon de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France – BLP2036) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale). 1 échantillon de Bure (Meuse, France – PPA1140AQ) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale). 1 échantillon de Euville (Meuse, France – EUV37) dont deux lames minces longitudinales.

#### Dimensions:

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BLP17Q	4,83	3,71	6,48	3,78	3,66	3,89	8+8
PPA1140AQ	4,87	4,47	5,32	3,81	3,59	4,04	8+8
BLP 2036				4,16	4,05	4,22	8+8

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**BLP 17Q, BLP 2036, PPA1140AQ et EUV37** – La colonie est massive, plococœde. Les calices sont circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants. Les septes se disposent en mode octaméral à deux cycles, avec symétrie radiale. La longueur des S1 arrive jusqu'à  $\frac{1}{2}$  du rayon du calice et les S2 arrivent jusqu'au  $\frac{1}{3}$  des S1. Les chambres interseptales sont longues et plutôt en forme de boîte que de triangle. Les faces latérales des septes sont lisses et les bords internes sans auricules ou légèrement ornés par des auricules à section rhopaloïdes ou podoïdes. L'endothèque est constituée par des planchers complets, convexes ou horizontaux. La muraille est une paraseptothèque. Les côtes sont courtes mais fortes et non confluentes ou subconfluentes. Les exocôtes sont présentes entre les côtes. La périthèque est composée par des planchers et des disséplements. La surface supérieure des planchers peut être ondulée par les traces des côtes.

**Remarques** – Les calices de ces spécimens possèdent des diamètres plus petits que l'holotype de *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais), 1964 et les septes plus courts. Les spécimens étudiés montrent aussi des caractères en commun avec *P. limbata* d'Orbigny, mais ils ont les calices plus grands que *P. limbata*. Les chambres interseptales sont en boîte par rapport aux chambres interseptales en triangles de *P. suboconis*.

Dans la description originale de l'holotype de *Pseudocoenia fromenteli*, Beauvais mentionne 32 septes dans trois cycles pour cette espèce. Les S1 bien développés, les S2 plus courts et les S3 comme les filets muraux. Roniewicz (1966) mentionne 16 septes en deux cycles pour *P. fromenteli*. *Pseudocoenia fromenteli* étudié dans ce travail possède le même nombre de septes que *P. fromenteli* in Roniewicz (1966).

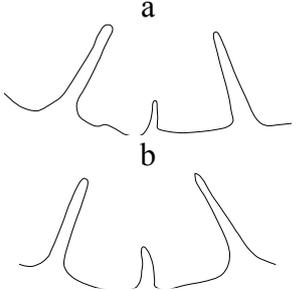
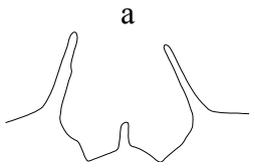
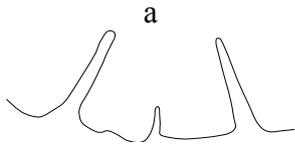
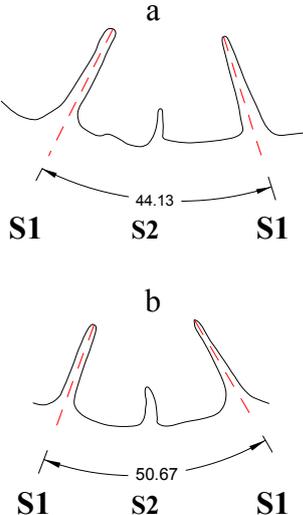
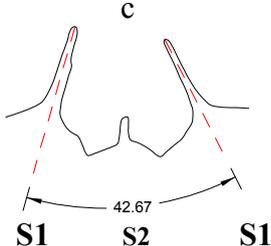
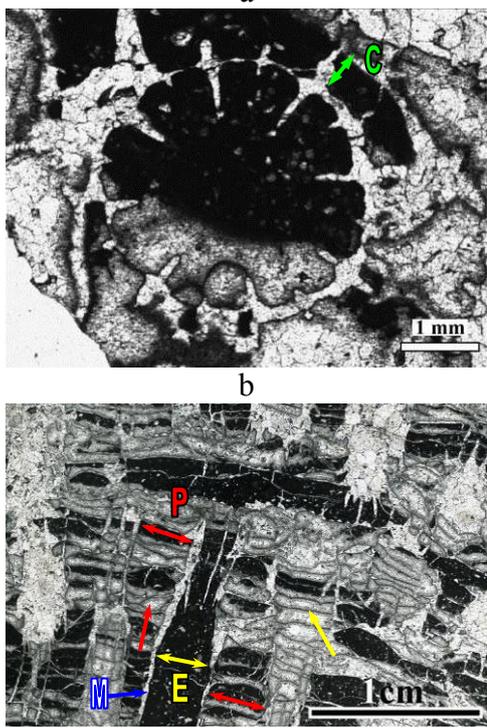
**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France). Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur), Bure (Meuse, France). Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur), Euville (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien-Kimméridgien (Jurassique supérieur).

**Résultats des sections sériées de *Pseudocoenia fromenteli* de Bure (Meuse, France - PPA1140AQ)**

Huit sections sériées transversales ont été réalisées sur un échantillon PPA1140AQ-16 (Planche XIV) de Bure pour étudier l'ontogénie des *Pseudocoenia*. 449 photos de l'ensemble des calices et structures ont été enregistrées (chaque calice est indiqué par un numéro depuis la première étape dans la colonie sectionnée) :

**Discussion** – les sections sériées sur ce petit morceau de corail ont été arrêtées après huit sections et je n'ai jamais trouvé un calice jeune ou un calice profondément rempli par de la micrite. Malgré cela, le polypierite coupé montre des septes qui ne sont pas tous auriculés à un même niveau. C'est-à-dire que l'hypothèse d'un rangement spiral peut être aussi envisagée pour l'arrangement des auricules chez *Pseudocoenia*.

<i>Pseudocoenia fromenteli</i> de Bonnevaux-le-Prieuré (BLP 17Q)		
A - Variabilité intracoloniales des chambres interseptales		B - Ornementation des septes
Profil : en boîte	Profil : triangle	
Taille : longue	Taille : longue	
		
C - Variabilité des secteurs		D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes
		

**Tableau 38 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais), 1964 de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France).

**A :** a-c, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : formes en boîte et longues ; c : formes en triangle et longues. **B :** a, Ornementation des septes. a : sans auricule. **C :** a-c Variabilité des secteurs. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M) et côtes (C).

***Pseudocoenia baltovensis* Roniewicz 1966**  
(Planche 37)

**Synonymie :**

- Cit. 1966 *Pseudocoenia baltovensis* - Roniewicz, p. 186 pl. 4 fig. 3  
 Cit. 1972 *Pseudocoenia baltovensis* Roniewicz - Turnsek, p. 164, 227 pl. 6 fig. 1-2  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia baltovensis* Roniewicz - Rosendahl, p. 35 pl. 3 fig. 5  
 Cit. 1997 *Pseudocoenia baltovensis* Roniewicz - Turnsek, p. 167  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia cf. baltovensis* Roniewicz - Reuter et al., p. 37  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia cf. baltovensis* Roniewicz - Helm et al., p. 83

**Matériel :** 1 échantillon de Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France – SOR135) dont 3 lames minces (une transversale et deux longitudinales).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SOR 135	5,50	4,51	6,37	3,10	2,82	3,69	(9) 8+8 (9)

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**SOR 135** – La colonie est massive et plocœide. La périthèque est bien développée entre les calices. Les calices sont circulaires. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes et débordants. Les S1 sont fortes, arrivent jusqu'à la moitié du rayon du calice ; les S2 sont moins développés et arrivent jusqu'au 1/3 des S1 ou se développent près de la muraille. Les septes se disposent dans le mode octaméral, en deux cycles avec symétrie radiale mais les calices heptaméraux (14 septes en deux cycles) ou enneaméraux (18 septes en deux cycles) peuvent être observés. Les faces latérales des septes sont lisses et les bords internes sont sans auricules visibles ou ornés par des auricules rhopalœide ou podoïde. L'endothèque est composée par des planchers complets, horizontaux ou un peu convexes. Les chambres interseptales sont mi-longues et rondes. La muraille est paraseptothécale. Les côtes sont fortes et courtes. La périthèque est composée par des planchers et des dissépiments bien espacés. La surface supérieure des planchers est fortement ondulée par les côtes.

**Remarques** – La périthèque présente de grands espaces vides entre les grands dissépiments fortement convexes. Le diamètre des calices de *Pseudocoenia baltovensis* de Sorcy-Saint-Martin (France) est proche de *Pseudocoenia alligniensi* (Beauvais 1964) et de *P. cartieri* (Koby, 1881) mais le nombre des septes chez ces dernières espèces est de 32. Aussi, le spécimen décrit a le diamètre de calice plus grand que *P. suboctionis* mais moins grand que *P. fromenteli*.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien moyen-Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur).

*Pseudocoenia sp.*

(Planche 38-40 ; Tableau 39, Tableau 40)

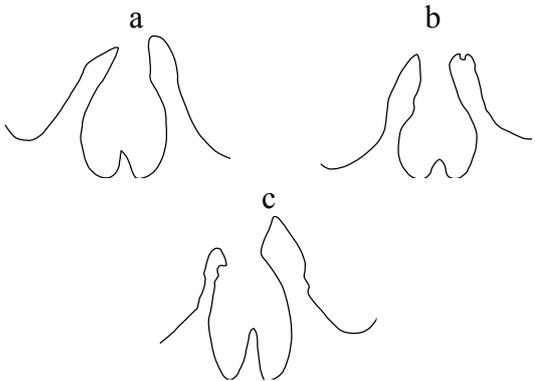
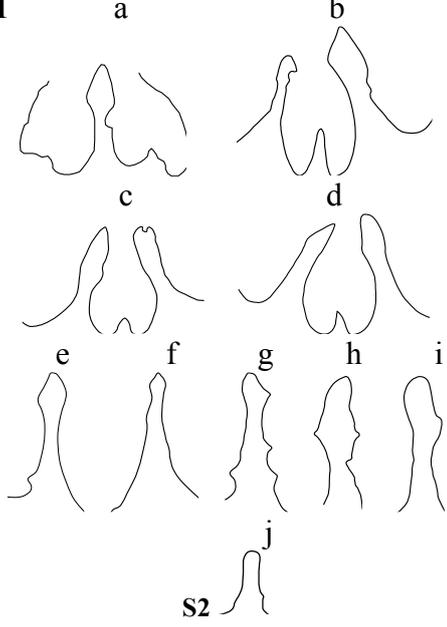
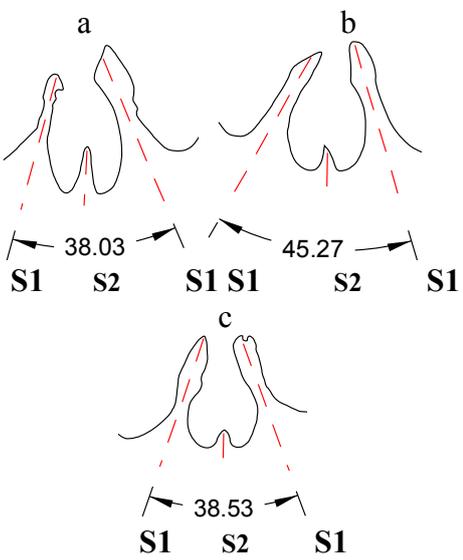
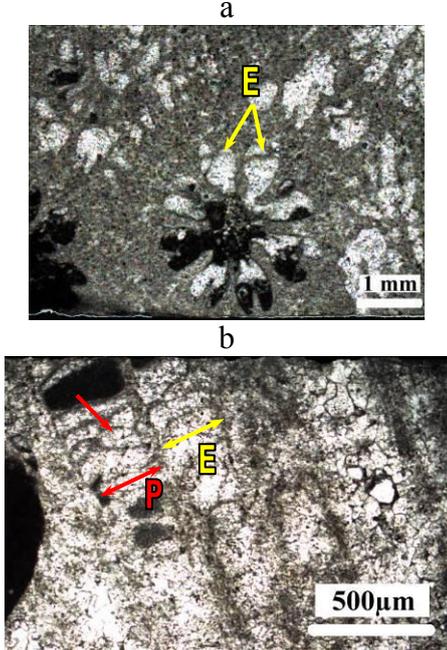
**Matériel** : 1 échantillon de Dompcevrin (Meuse, France - DOM) dont 3 lames minces (deux transversales et une longitudinale). 1 échantillon de Bure (Meuse, France- PPA1158) dont 2 lames minces (une lame mince transversale une lame mince longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
DOM	4,32	3,82	7,78	2,97	2,76	3,14	8+8
PPA1158	5,03	4,56	5,56	3,44	2,67	3,87	8+8

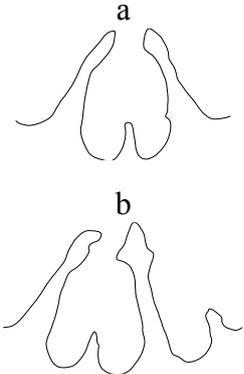
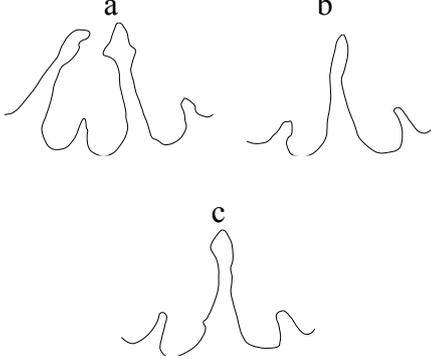
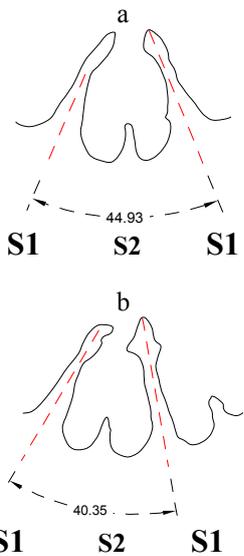
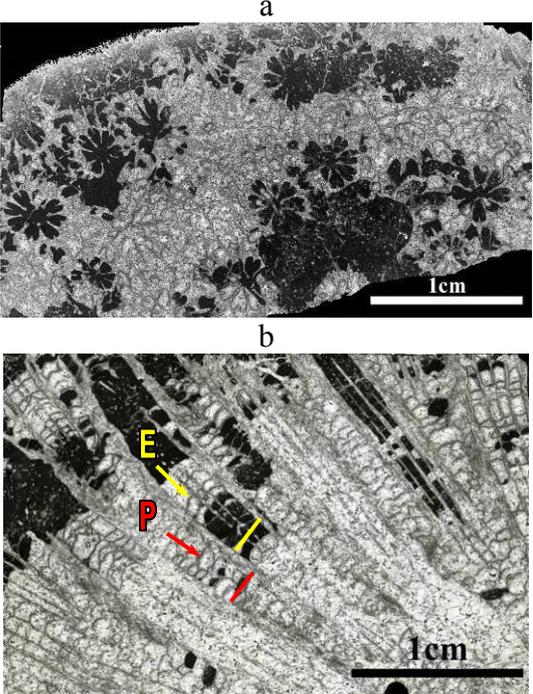
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**DOM et PPA1158** – Les colonies sont massives, l’une des deux colonies a la forme d’un petit dôme et l’autre est irrégulière. L’arrangement des calices est plocoidé et la périthèque est développée ou par endroit peu développée entre les polypiérites. Les polypiérites sont un peu élevés sur la surface de la colonie en forme de courts cylindres ou de cônes tronqués (échantillon DOM). Les calices sont circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes compacts et bien forts, débordants. Les côtes descendent sur les côtés des polypiérites élevés. Sur la surface de la colonie, les côtes du premier cycle sont bien fortes et longues et les côtes du deuxième cycle sont moins fortes et plus courtes et parfois apparaissent comme des filets minces entre les côtes des premiers cycles. La surface de la colonie s’en trouve donc costulée ou semi-costulée (échantillon DOM). Les septes s’amincissent vers le centre des calices et deviennent épais vers la muraille. De même, les côtes s’amincissent vers l’extérieur. Les septes se disposent dans un mode octaméral régulier, à deux cycles, avec symétrie radiale. Les S1 arrivent jusqu’aux 2/3 – 4/5 du rayon du calice. Les S2 sont plus beaucoup plus courts et arrivent jusqu’au 1/3 des S1 ou se développent proches de la muraille. Les chambres interseptales sont longues et rondes. Les septes de premier cycle ont leurs faces latérales lisses ou rarement irrégulières et finement granulées mais le bord interne porte des auricules hastiformes. Les septes du deuxième cycle ne portent pas d’auricules. La muraille semble paraseptothéciale peu épaisse mais sa structure est indéterminable. Les côtes des premiers cycles sont longues et fortes. L’endothèque est subtabulaire avec des planchers incomplets, convexes et minces. La périthèque est composée par des planchers et de grands dissépiments vésiculeux et bien espacés.

<i>Pseudocoenia</i> sp. de Dompcevrin (DOM)	
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	<p><b>S1</b></p>  <p><b>S2</b></p>
C - Variabilité des Secteurs	D – Endothèque et périthèque
	

**Tableau 39 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia Sp1.* de Dompcevrin (Meuse, France).

**A :** a-c, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a-c : formes rondes et longues. **B :** a-j, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : lancéolée, b-j : différentes sections d'auricules hastiformes ou sans auricule (S2). **C :** a-c, Variabilité des secteurs. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P).

<i>Pseudocoenia</i> sp. de Bure (PPA1158)	
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales	B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Variabilité des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes
	

**Tableau 40 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia* sp.1 de Bure (Meuse, France).

**A :** a-e, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : des formes en boîte longues ; c-e : des formes en triangle longues. **B :** a-h : Variabilité des auricules et ornementation des septes. **C :** a-e Variabilité des secteurs. **D :** a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille et côtes.

**Remarques** – Pour la première fois l'auricule hastiforme a été observée chez cette espèce sur l'échantillon de Dompcevrin (Meuse, France). Dans cette espèce, cette microarchitecture est limitée aux septes de premier cycle et les septes de deuxième cycle en sont dépourvus. Différentes sections transversales d'auricules de formes lancéolées peuvent être observées chez différentes espèces et en divers cycles mais ces formes lanceolées en sections ne sont pas bien connues et chez certains genres (*Ironella*) on peut les considérer comme résultant de coupes particulières des auricules.

Dans l'échantillon de Bure (PPA1158) la bioérosion *post-mortem* fait communiquer certaines chambres interseptales de calices voisins, ce qui amène une ressemblance trompeuse avec les canaux de *Solenocoenia* mais ces canaux sont bien développés entre les calices de ce dernier genre et ce degré de développement n'est pas observé chez cette espèce de Bure.

Le diamètre des calices, les septes forts et longs rapproche cette espèce de *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny, 1850 ; mais la présence des auricules hastiformes chez les septes du premier cycle et la périthèque moins développée distinguent cette espèce de *P. suboctionis* qui est le plus proche voisin de cette espèce. Elle se distingue aussi de *P. pistillum* (de Fromentel, 1861) par la symétrie radiale doublée d'une symétrie bilatérale.

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Dompcevrin (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Bure (Meuse, France).

### **Résultats des sections sériées sur *Pseudocoenia* nov. Sp.1 de Dompcevrin (Meuse, France - DOM)**

La même colonie utilisée pour les lames minces de Dompcevrin (**DOM**) a servi pour réaliser les sections polies sériées transversales. Un maximum de 25 sections avec 676 photos pour l'ensemble des calices et structures. Le maximum de sections sériées obtenu d'un calice est de 15 sections. Un numéro est attribué à chaque calice sur la surface coupée de la colonie :

- DOM- 1 (Planche XXI) : six sections.
- DOM- 4 (Planche XXII et Planche XXIII) : 15 sections.
- DOM-12 (Planche XXIV) : huit sections.

La forme particulière d'auricule de cette espèce a spécialement attiré mon attention. Mes observations sur de nombreuses sections sériées transversales polies sur cet échantillon ont révélé que cette nouvelle microarchitecture se limite aux septes du premier cycle (Planches XXI-XXIV), contrairement aux auricules introduites par Gill (1977). En section transversale, cette nouvelle microarchitecture a une forme lancéolée, faisant relief sur le bord interne et s'avancant légèrement dans la cavité axiale. Le deuxième cycle est toujours sans auricule à sa marge interne. Chez cette espèce ce type d'auricule peut être vu depuis la première étape du développement du calice jeune jusqu'aux étapes bien développées chez les adultes. Au regard de sa forme, j'ai proposé le nom de d'auricules *hastiformes* (du latin *hasta* : lance). Dans un calice coupé transversalement, les auricules *hastiformes* ne peuvent pas s'observer simultanément aux bords internes de tous les S1 dans le même niveau, on peut imaginer une disposition spirale aux bords des S1. La fonction des auricules hastiformes comme celle des auricules en général reste inconnue pour le moment. Mais une fonction de soutien des tissus mous du corps est possible.

Les sections sériées ont aussi permis la découverte des premiers stades ontogéniques de cette espèce (Planche XXIV). Les sections nous montrent que le développement des septes dans cette espèce commence par quatre S1 et non par six, ni par huit (Planche XXIV, 2,950 cm et

2,930 cm). L'arrangement tétraméral est clair chez cette espèce et depuis le premier stade où ils sont en partie anastomosés au centre. Les quatre S2 se développent entre les quatre S1 et atteignent une taille comparable ce qui fait que l'on peut compter 8 S1 (en terme de géométrie adulte) mais 4 S1 + 4 S2 en termes d'ontogenèse. Quatre septes primaires chez les Scleractinia, c'est un résultat qui tranche avec la conception classiquement partagée sur cet ordre (Wells 1956).

Les résultats des sections sériées sur *Heliocoenia gracilis* nous montraient toutefois déjà que certains des Scleractinia pouvaient être différents et tétraméraux depuis les premières étapes de leur développement.

**Remarque sur l'appareil septal** - Selon la description du «Treatise on Invertebrate Paleontology» (Wells 1956), les Scleractinia sont un groupe de coraux dont la spécificité est le développement de leur septes: "...Septa developed in ontogeny following pattern of mesenteries: additional septa after first 6 being inserted in all 6 primary mesenterial exocoels in successive cycles of 6, 12, 24, 48, and so on, in dorsoventral order." (... Septes développés au cours de l'ontogenèse suivant le modèle des mésentéries: cloisons supplémentaires après les 6 premiers étant insérées dans les 6 principaux exocoels mésentériques selon des cycles successifs de 6, 12, 24, 48, et ainsi de suite, en ordre dorsoventral.). Le développement des septes chez les *Pseudocoenia* octaméraux pose des problèmes concernant la définition des Scleractinia. Les sections sériées réalisées sur l'une des *Pseudocoenia* de Dompcevrin (Meuse, France) révèlent que cette espèce qui présente huit septes de premier cycle à l'état adulte, commence l'installation de ses premiers septes par quatre S1 et non pas six ou même huit S1. Les résultats sur les autres *Pseudocoenia* ont été arrêtés à cause de la cristallisation des colonies et je n'ai pas pu réussir à renouveler cette observation.

Les quatre septes primaires et les quatre secondaires entre les quatre primaires et enfin huit septes à symétrie radiale accompagnent des caractères essentiels des Scleractinia. De plus, l'un des sujets les plus intéressants chez les *Pseudocoenia* est la variabilité de la symétrie de l'appareil septal. La symétrie octamérale est habituelle chez les *Pseudocoenia* mais les symétries hexamérales, heptamérales, enneamérale et décamérale peuvent être vues dans une colonie où la plupart des calices ont une symétrie octamérale. Cette variabilité plutôt faible à l'échelle intracoloniaire est importante à l'échelle interspécifique et l'on connaît des espèces à symétries octamérales ou hexamérales assez constantes. Les questions concernant ce sujet sont les suivantes : dans une colonie, quel(s) facteur(s) contrôle(nt) le développement des septes ? Dans une colonie principalement octamérale, comment s'explique le développement hexaméral et heptaméral pour des polypiérites probablement dotés du même génôme. Si on accepte que les *Pseudocoenia* développent quatre S1, les polypiérites hexa et heptaméraux sont ils initialement tétraméraux ? Si on accepte la définition des Scleractinia par le développement de six S1, quelle place doit-on donner à *Pseudocoenia* dans la systématique des coraux ? A l'inverse si l'on accepte la symétrie originellement tétramérale chez *Pseudocoenia*, quelles synapomorphies peuvent désormais définir les Scleractinia ?

Le patrimoine génétique de chaque individu définit au moins pour partie la façon dont le développement standard s'effectue mais peut-être des facteurs physiques jouent-ils un rôle important dans les changements apportés à tel développement particulier. Par exemple, la limitation de l'espace entre les polypiérites et le nombre de voisins cause peut-être des déviations à la symétrie standard chez *Pseudocoenia*. Les jeunes polypiérites apparaissent entre trois ou quatre ou davantage de polypiérites adultes (Figure 71) ce qui peut probablement contrôler les formes variables de symétrie dans ce genre.

***Pseudocoenia suboctionis*** d'Orbigny 1850  
(Planche 40-42 ; Tableau 41, Tableau 42, Tableau 43)

**Synonymie :**

- Cit. 1850 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny t.2 p.34  
 Cit. 1851 *Stylina ? suboctionis* (d'Orbigny) in Edwards & Haime p.61  
 Cit. 1857 *Stylina suboctionaria* (d'Orbigny) in Edwards p.248  
 Cit. 1861 *Pseudocoenia ? suboctionis* d'Orbigny in Fromentel p.192  
 Cit. 1864 *Stylina octosepta* Étallon p.369 pl.51 fig.12  
 Cit. 1865 *Stylina solida* (McCoy) in Eichwald p.133  
 Cit. 1865 *Stylina ? suboctionaria* (d'Orbigny) in Fromentel p.22  
 Cit. 1881 *Cryptocoenia octosepta* Étallon in Koby p.91 pl.29 fig.1  
 Cit. 1881 *Cryptocoenia octonaria* d'Orbigny in Koby p.92 pl.18 fig.4-5  
 Cit. 1881 *Cryptocoenia tabulata* Koby p.93 pl.29 fig.4-5  
 Cit. 1931 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Cottreau p.158  
 Cit. 1948b *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Alloiteau p.704 text-fig.4-5  
 ? 1960 *Cryptocoenia octonaria* d'Orbigny in Bendukidze p.17  
 Cit. 1964 *Pseudocoenia octonaria* d'Orbigny in Beauvais p.122 pl.5 fig.4-5  
 Cit. 1966 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Roniewicz p.185 pl.4 fig.1, 2, text-fig.6-7  
 Cit. 1980 *Cryptocoenia suboctionis* (d'Orbigny) in Ljuljeva et Permjakov p.134 pl.63 fig.1,2  
 Cit. 1981 *Pseudocoenia cf.suboctionis* d'Orb. in Turnsek et Mihajlovic 16, pl. 10 fig. 1-2  
 Cit. 1985 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Rosendahl p.35 pl.3 fig.4  
 Cit. 1988 *Pseudocoenia suboctionis* (d'Orbigny) in Fezer p.87  
 Cit. 1990 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Errenst p.171 pl.3 fig.7a,b  
 Cit. 1991 *Cryptocoenia suboctionis* d'Orbigny in Lebanidze p.9 pl.1 fig.2  
 Cit. 1994 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orb. in Eliášová p.66  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Laternser p.162  
 Cit. 2001 *Pseudocoenia cf. suboctionis* d'Orbigny in Reuter et al p. 37  
 Cit. 2003 *Pseudocoenia suboctionis* d'Orbigny in Helm, Reuter & Schülke, p. 82

**Matériel :** 1 échantillon de Sampigny (Meuse, France – SAM) dont 3 lames minces (deux transversales et une longitudinale). 1 échantillon coupé de Roches-sur-Rognon (Haute Marne, Champagne-Ardenne, France – RSR L2A) dont 3 lames minces (une transversale et deux longitudinales). 1 échantillon de Caquerelle (Suisse Jura, Suisse – CAQB) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SAM	4,40	3,43	5,51	3,45	2,86	4,00	8+8
RSR L2 A	6,33	4,91	7,59	3,96	3,84	4,08	8+8
CAQB	4,13	3,40	4,81	3,56	2,11	4,68	8+8

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**SAM, RSR L2 A et CAQB** – Un polypier de forme en dôme (SAM), un rameux (CAQB) et l'autre de forme irrégulière. L'arrangement des calices est plocôide avec la périthèque

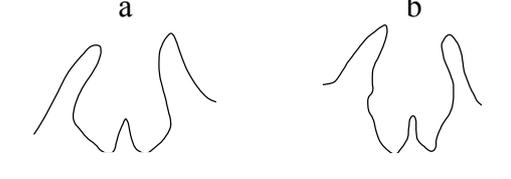
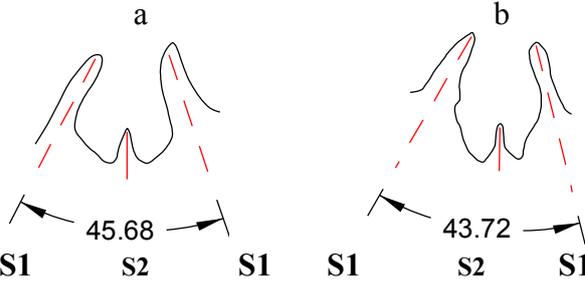
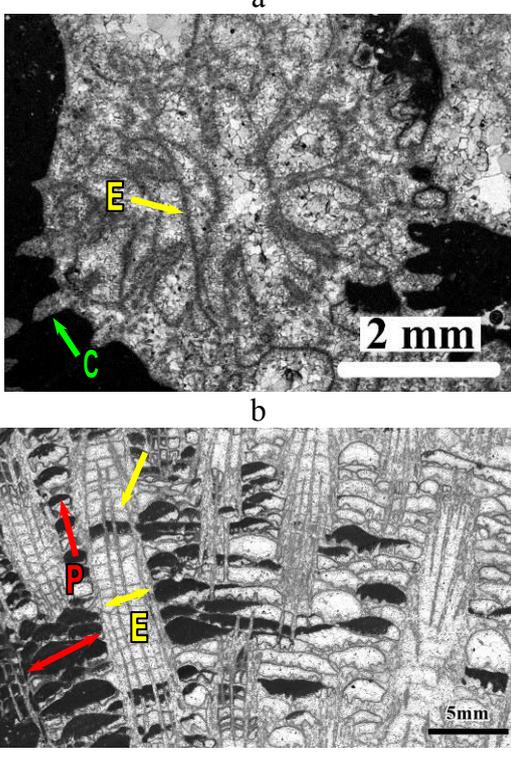
développée ou par endroit étroite entre les polypiérites. Les calices sont circulaires ou sub-polygonaux. Les calices sont un peu profonds au centre et ils ne sont pas élevés sur la surface de la colonie. La surface de la périthèque est costulée par des côtes fortes et subconfluentes ou confluentes (SAM et CAQB). Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes et débordants. Les septes se disposent selon un modèle octaméral régulier, en deux cycles, avec symétrie radiale. Les S1 arrivent aux  $\frac{2}{3}$  du rayon des calices et sont parfois anastomosés. Les S2 arrivent jusqu'à la moitié des S1. Les chambres interseptales sont longues et plutôt triangulaires que rondes ou en boîte ; elles donnent une forme polygonale aux calices. Les faces latérales des septes sont lisses et les bords internes ornés par des auricules à section rhopaloïde, podoïde ou rarement lancéolée. Au milieu des septes et des côtes, une ligne claire passe sur toute leur longueur. L'endothèque est tabulaire ou subtabulaire. La muraille est paraseptothécale. Les côtes sont développées. Les exocôtes sont présentes entre les côtes. La périthèque est composée par des planchers et des dissépiments bien convexes, de différentes tailles et parfois bien distants. Les traces des côtes peuvent aussi être observées sur les planchers ou les dissépiments.

**Remarques** – chez cette espèce, les chambres interseptales en triangles qui donnent un aspect polygonal aux calices, suggèrent pour la première fois cette idée que la forme des chambres interseptales fournit un caractère de distinction possible des espèces.

<i>Pseudocoenia suboconis</i> de Sampigny (SAM)			
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales		B - Variabilité intracoloniaire des auricules/ Ornementation des septes	
Profil : en boîte	Profil : en triangle		
Taille : longue	Taille : longue		
C - Variabilité des Secteurs		D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes	

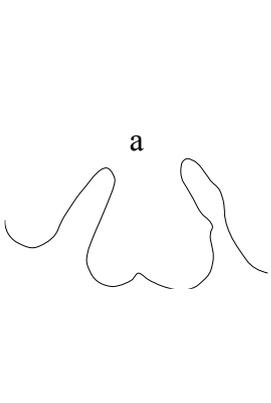
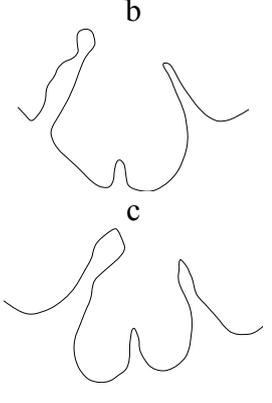
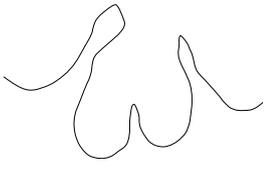
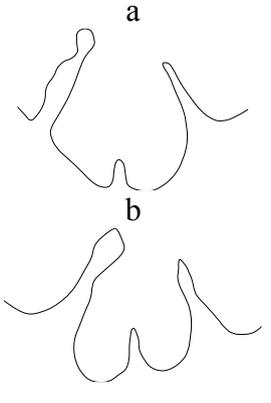
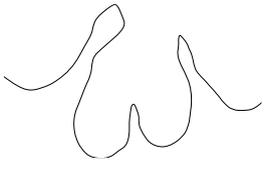
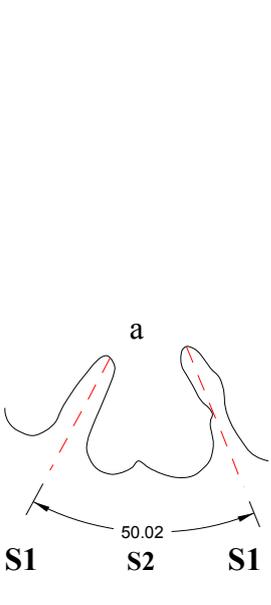
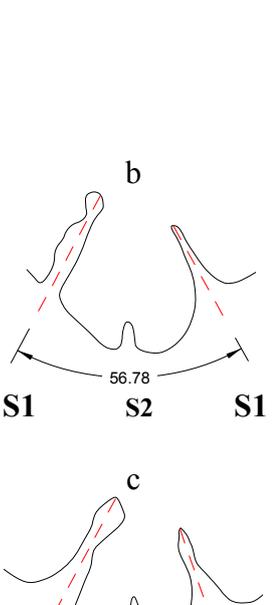
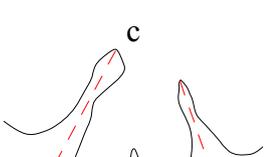
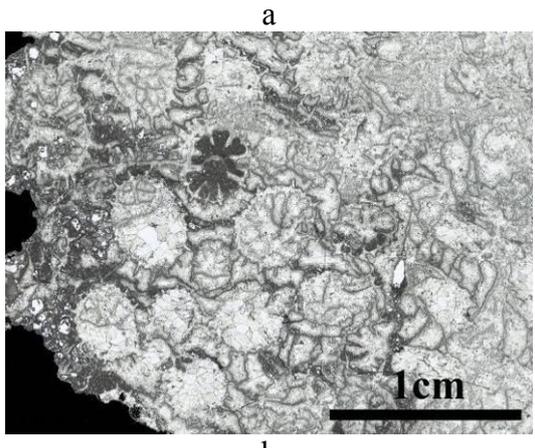
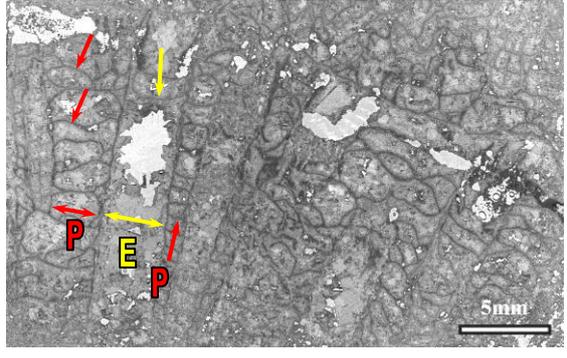
**Tableau 41 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny, 1850 de Sampigny (Meuse, France).

**A :** a-e, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a & b : formes en boîtes et longues. ; c & d : formes en triangles et longues. **B :** a-f, Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : losangique; b : rhopaloïde ; c : inconnu ; d : podoïde ; e : rhopaloïde ; f : sans auricules. **C :** a-e Variabilité des secteurs. **D :** a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille (m) et côtes (C).

<i>Pseudocoenia suboconis</i> de Roches-sur-Rognon (RSR L2 A)	
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales	B - Ornementation des septes
Profil : triangle	
Taille : courte / demi longue	
	
C - Des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes
	

**Tableau 42 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny, 1850 de Roches-sur-Rognon (Haute Marne, Champagne-Ardenne, France).

**A :** a & b, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a : formes en triangle et courtes ; b : formes en triangle et demi-longues. **B :** a & b : ornementation des septes. a & b : sans auricule. **C :** a & b, Variabilité des secteurs. **D :** a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille et côtes (C).

<i>Pseudocoenia suboconis</i> de Caquerelle (CAQB)		
A - Variabilité intracoloniaire des chambres interseptales		B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil		
ronde	ronde ; ronde/triangle	
Taille : courte	Taille : demi-longue	
	 	 
C - Variabilité des Secteurs		D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes
	 	 

**Tableau 43** - A-D : variabilité des éléments structuraux de *Pseudocoenia suboconis* d'Orbigny, 1850 de Caquerelle (Suisse Jura, Suisse).

**A** : a-c, Variabilité de forme des chambres interseptales ; a : formes rondes et courtes ou b-c : formes rondes et longues. **B** : a & b, Auricules ? et ornementation des septes. a & b : forme rhopaloïde et presque lancéolée **C** : a-c Variabilité des secteurs. **D** : a & b : Endothèque (E), périthèque (P), muraille et côtes.

Les chambres interseptales rondes et en forme des boîtes peuvent donner un aspect circulaire ou subcirculaire aux calices et les chambres en triangles comme dans cette espèce peuvent donner l'aspect polygonal. La forme des chambres n'est pas bien stable chez les espèces et par exemple, les formes en triangles et les formes en boîtes peuvent exister ensemble dans un même calice. Chez une espèce particulière, la plupart des chambres prennent néanmoins la même forme.

La forme polygonale des calices avec des chambres interseptales en triangles, les septes bien longs et aussi le diamètre des calices sont des caractères qui séparent cette espèce de *Pseudocoenia fromenteli* (Beauvais, 1964).

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Sampigny (Meuse, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Roches-sur-Rognon (Haute Marne, Champagne-Ardenne, France). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Caquerelle (Jura suisse).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien Kimméridgien (Jurassique supérieur). Turnšek et Mihajlovic 1981 ont trouvé un *P. cf. suboconis* attribué à l'intervalle Barrémien-Aptien dont ils soupçonnent le caractère remanié.

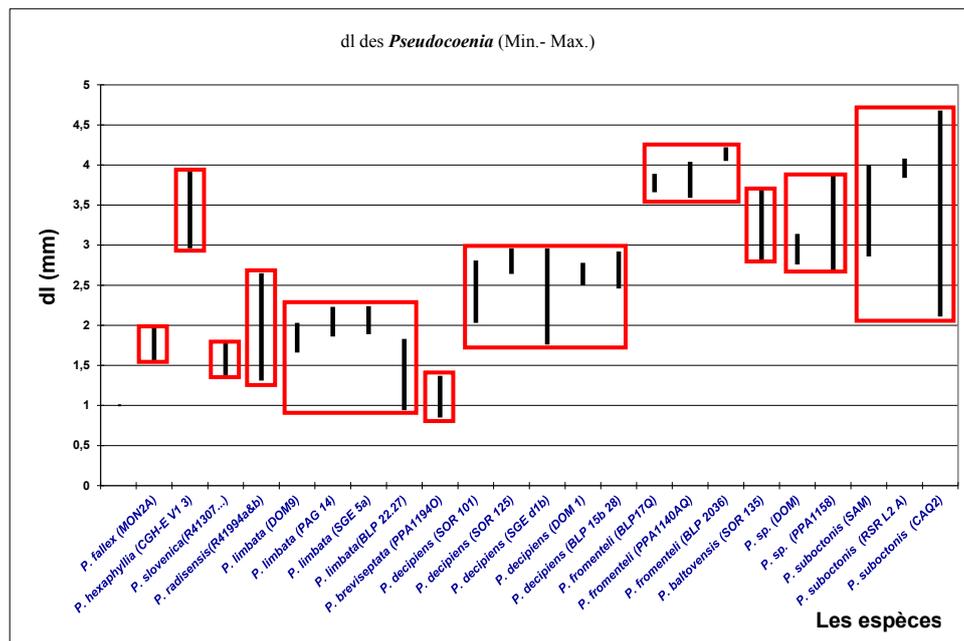
**Conclusion** – Chez *Pseudocoenia*, le nombre des septes, la symétrie et le diamètre des calices sont les caractères spécifiques. La forme des chambres interseptales peut aussi nous aider à bien décrire et distinguer les *Pseudocoenia*. Les auricules et leur position au bord interne des septes sont des autres caractères dont la diversité est remarquable selon les différentes espèces de *Pseudocoenia*. A titre d'exemple, l'auricule hastiforme peut être observé uniquement au bord interne des S1 chez *Pseudocoenia sp.*

Comme toutes les autres espèces plocoides étudiées, le diamètre des calices est un caractère essentiel pour différencier les espèces de *Pseudocoenia*. Les diamètres des calices (diamètres du lumen : dl Minimum (Min.), dl maximum (Max.) et dl Moyen (Moy.) mesurés chez les espèces étudiées sont comparés dans des graphes (Figure 72, Figure 73, Figure 74). Les boîtes de diamètre peuvent nous aider à séparer plus efficacement les variabilités de plusieurs dl des espèces (Figure 72, Figure 73). La comparaison des dl Moy/Max dans un graphe XY en nuage des points nous montre les différentes espèces quasiment séparées dans les régions par leurs valeurs minimales ou maximales (Figure 74).

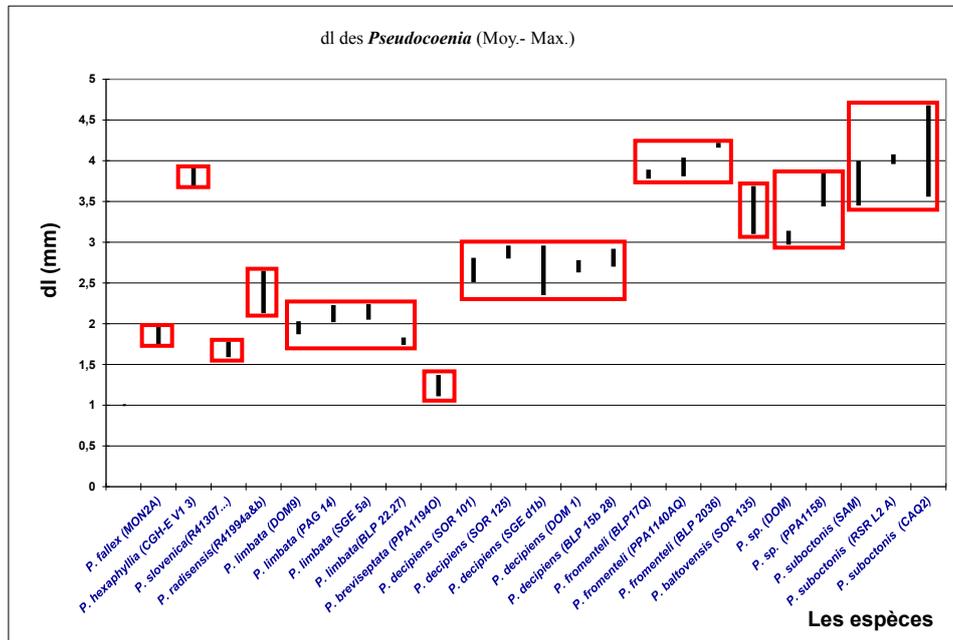
Ces variabilités ont été comparées aux espèces présentées dans la littérature en tenant compte des nombres des septes et de la symétrie des calices (Figure 75, Figure 76, Figure 77, Figure 78). La comparaison dl minimal et maximal du *Pseudocoenia hexaphyllia* étudié dans ce travail et le diamètre de calice de la même espèce étudiée par Beauvais (1964) montre quasiment la même variabilité de diamètre calicinal (Figure 75). *Pseudocoenia fromenteli* présenté par Beauvais (1964) montre une variabilité de diamètre calicinal plus élevée par rapport à la même espèce étudiée dans ce travail (Figure 76). *Pseudocoenia fallax*, *P. hexaphyllia*, *P. radisensis*, *P. baltovensis*, *P. fromenteli* et *P. limbata* montrent quasi les mêmes variabilités de dl en comparant leurs valeurs avec les mêmes espèces étudiées par Roniewicz (1966) (Figure 77). *Pseudocoenia suboconis* de ce travail montre un dl plus élevé par rapport à l'espèce présentée par Roniewicz (1966). La comparaison des variabilités de dl des espèces de *Pseudocoenia* étudiées et les *Pseudocoenia* dans Roniewicz (1976) montrent que *Pseudocoenia radisensis*, *P. hexaphyllia* et *P. brevisseptata* montrent quasi la même variabilité de diamètre tandis que les *P. slovenica* montrent un dl plus élevé (Figure 78).

Comme pour les autres genres étudiés les variabilités de dl chez les différentes espèces de *Pseudocoenia* étudiées, font apparaitre le besoin d'avoir un cadre standard pour décrire les caractères et un protocole unique pour mesurer leur variabilité. Il est encore difficile de poser des limites fermes entre espèces sans une approche biométrique prenant en compte davantage de colonies.

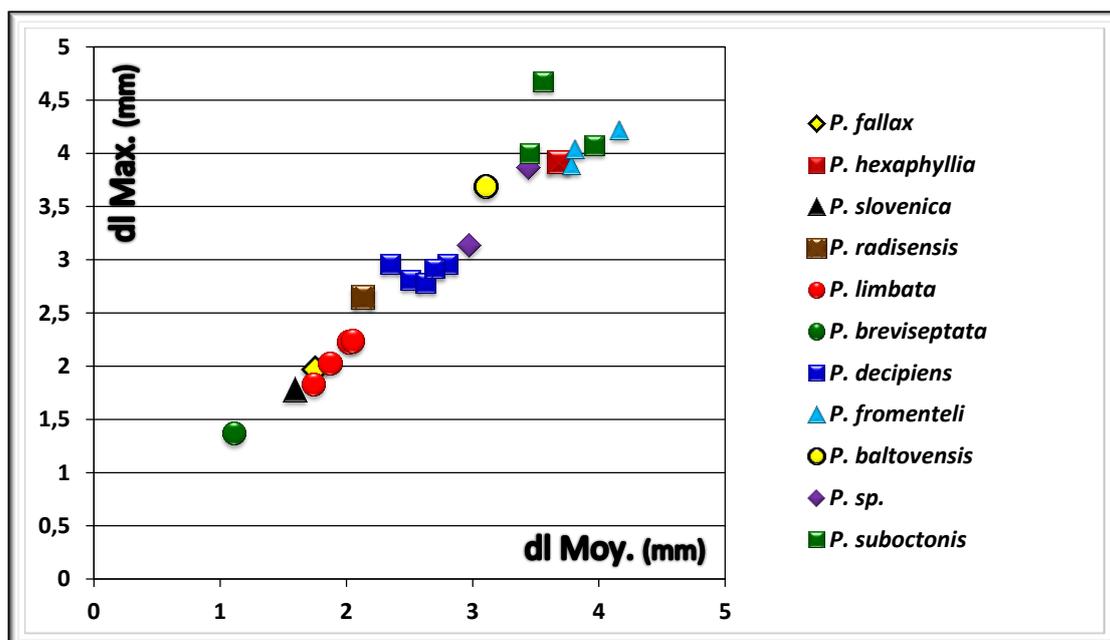
**Discussion sur l'ontogénie** – Notre connaissance sur l'ontogénie des Scleractinia est très peu développée. Depuis toujours, les Scleractinia sont connus par leur développement des septes qui suivent le modèle d'insertion septale qui commence par les six premiers septes suivis des autres introduits entre eux par 6, 12 ou 24... (Wells, 1956). L'étude de l'ontogénie chez *Pseudocoenia* par les sections sériées sur l'échantillon de Dompcevrin, nous démontre que peut-être nos conceptions sur l'ontogénie des Scleractinia doivent être modifiées. Parce que chez *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin qui possède un calice adulte à 16 septes et une symétrie octamérale, le développement des septes ne commence ni par six et ni par huit mais par quatre septes. Cette observation me conduit soit à changer la définition des Scleractinia, soit à sortir *Pseudocoenia* de cet ordre.



**Figure 72** - Comparaison des variabilités des valeurs minimums et maximums des diamètres des calices (lumen) (dl Min. /Max/ Moy. en millimètre) de l'ensemble des spécimens de *Pseudocoenia* étudiés.

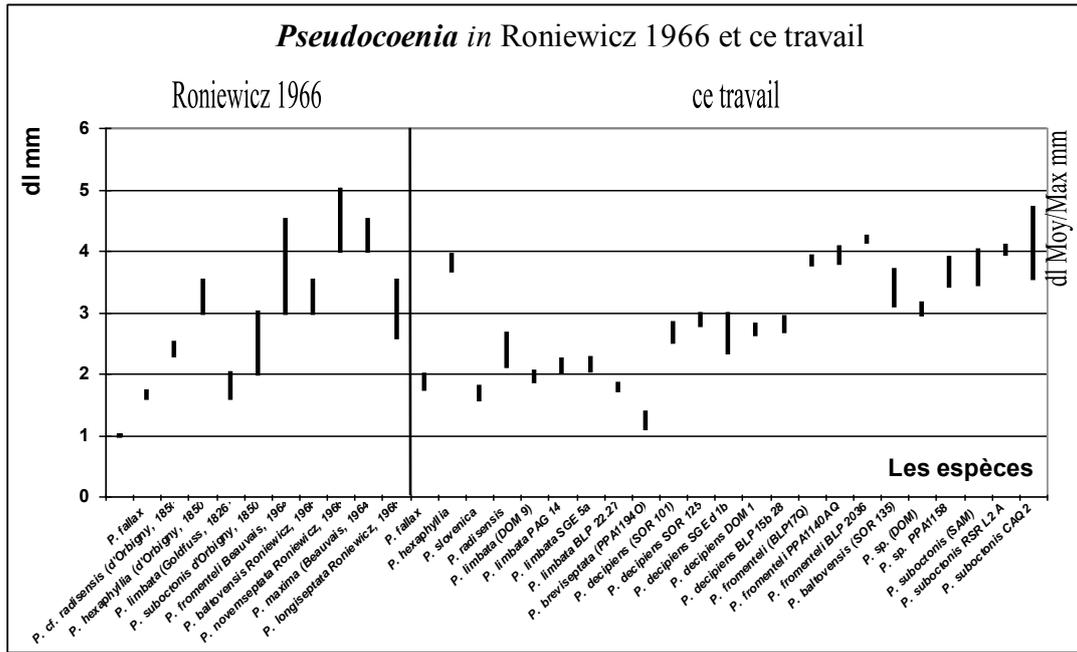


**Figure 73** - Comparaison des variabilités des valeurs moyennes et maximums de diamètre des calices (lumen) (dl Moy. /Max. en millimètre) de l'ensemble des espèces de *Pseudocoenia* étudiées.

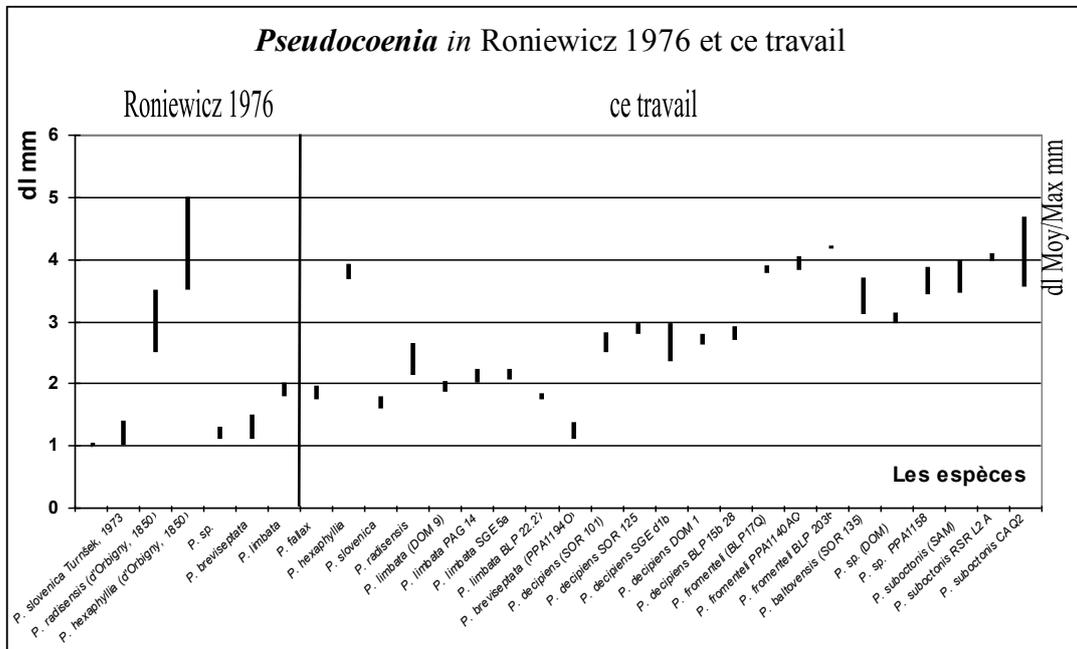


**Figure 74** - Comparaison des dl Moy/Max des espèces *Pseudocoenia* étudiées ici.





**Figure 77** - Comparaison de la variabilité des diamètres calicinaux des espèces étudiées de *Pseudocoenia* à 12 septes (symétrie hexamérale) et des espèces de *Pseudocoenia* à 12 septes (symétrie hexamérale) étudiées par Roniewicz (1966).



**Figure 78** - Comparaison de la variabilité des diamètres calicinaux des espèces étudiées de *Pseudocoenia* à 32 septes (symétrie hexamérale) et des espèces de *Pseudocoenia* à 32 septes (symétrie hexamérale) étudiées par Roniewicz (1966).

### Genre *Adelocoenia* d'Orbigny 1849

Le genre *Adelocoenia* a été établi par d'Orbigny en 1849 (p. 7) avec cette simple diagnose : “ce sont des *Stylina* sans columelle styliforme” et la désignation de l'espèce-type par monotypie *Astrea castellum* Michelin 1843 (p. 118, pl. XXVII, - fig., 4) de Bay-Bel (Ardennes) et de Goussaincourt, Sampigny (Meuse). Les syntypes de Michelin sont actuellement perdus et Alloiteau (1948b pp. 701-702) a pris un spécimen de la collection d'Orbigny portant le numéro 4452 de Sampigny (MNHN – Paris) comme un topotype de *Adelocoenia* d'Orbigny sur lequel il fonde son interprétation taxinomique. Alloiteau (1948b) considère la muraille parathécale comme la seule différence entre *Adelocoenia* et le genre *Pseudocoenia* auquel il reconnaît une muraille septothécale. Roniewicz (1966 p. 180) présente le spécimen numéro 4452 de la collection d'Orbigny comme le néotype d'*Adelocoenia* mais elle remarque que cette seule différence entre *Adelocoenia* et *Pseudocoenia* ne peut pas être pertinente car la muraille de *Pseudocoenia* peut avoir une structure mixte ou paraseptothécale ou par endroit parathécale. Elle considère les deux genres comme synonymes. Löser 1994 puis 1998 considère que le topotype d'Alloiteau élevé au rang de néotype par Roniewicz n'est pas valable et le genre *Adelocoenia* porte actuellement un statut incertain et si on veut le clarifier, il faut fixer un nouveau néotype selon les règles de l'ICZN.

Nous confirmons que les syntypes d'*Astrea castellum* Michelin 1843 sont perdus. Nous attirons l'attention sur le fait que si *Adelocoenia* et *Pseudocoenia* sont synonymes, c'est *Adelocoenia* qui a la priorité. Aussi, la solution nomenclaturale que nous proposons et qui nécessite publication pour prendre effet est la suivante :

1. Confirmer le néotype désigné par Roniewicz 1966
2. Présenter une demande à la commission pour favoriser l'usage de *Pseudocoenia* aux dépens de la priorité d'*Adelocoenia* pour les motifs suivants :
  - a. l'espèce-type *Adelocoenia castellum* n'a jamais été utilisée en combinaison avec le genre *Adelocoenia* depuis d'Orbigny 1850.
  - b. *Adelocoenia* a été utilisée dans de nombreuses situations d'identifications erronées pour diverses espèces de *Stylina*, *Solenocoenia* et *Etallonasteria*.
  - c. *Pseudocoenia* est bien décrite et connue en morphologie et structure
  - d. Une proposition a déjà été faite auprès de la commission pour préserver l'usage de *Pseudocoenia* (Löser 2007, case 3386).

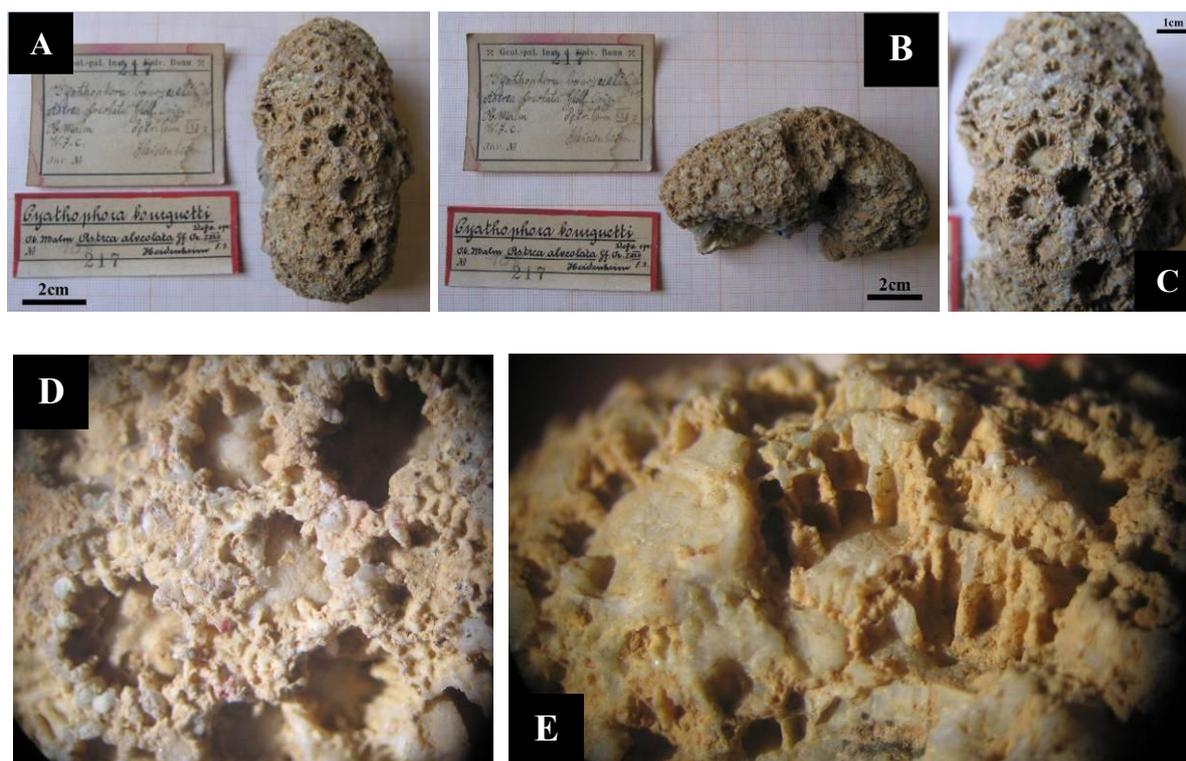
Sur ces bases, je suis l'interprétation de Roniewicz 1966 et considère qu'*Adelocoenia* d'Orbigny peut être le synonyme de *Pseudocoenia* d'Orbigny.

### Genre *Cryptocoenia* d'Orbigny 1849

Le genre a été établi par d'Orbigny 1849 sur l'espèce *Astrea alveolata* Goldfuss 1826. L'utilisation de *Cryptocoenia* par les auteurs (Milne Edwards & Haime 1857 ; Koby 1881 & 1905) conduit à désigner ainsi les spécimens à symétrie radiale, avec six septes bien développés, sans columelle, avec endothèque tabulaire ou subtabulaire et périthèque tabulaire bien développée, à surface costulée par des côtes subconfluentes, confluentes ou non confluentes. Pour la première fois Alloiteau (1948b) a proposé la mise en synonymie de *Cryptocoenia* avec *Cyathophora*, mais cette proposition renouvelée en 1948 n'a pas été considérée par les auteurs suivants. Löser 1994 et 1998, en étudiant les spécimens-type de *Cyathophora* considère que le statut de *Cyathophora* est incertain à cause de spécimens-types qui ne sont pas des *Cyathophora* ou sont mal préservés, Il considère *Cyathophora* comme

synonyme de *Cryptocoenia* qui a une espèce-type (*Astrea alveolata*) dont le matériel est disponible.

Grâce à B. Lathuilière qui a pris les photos du spécimen-type de *Cryptocoenia* (*Astrea alveolata*) à Bonn (Figure 79), nous confirmons Alloiteau 1948b. Le spécimen-type de *Cryptocoenia* est un *Cyathophora* avec tous les caractères génériques de *Cyathophora*. En conséquence, nous sommes obligés de considérer *Cryptocoenia* d'Orbigny 1849, comme synonyme de *Cyathophora* malgré l'utilisation envahissante qui en a été faite par les auteurs.



**Figure 79** – A-E : Syntype de *Cryptocoenia* d'Orbigny 1849 (*Astrea alveolata* Goldfuss 1826) du Goldfuss Museum de Bonn. A-C : vues générales de la colonie. D : Vue de la surface supérieure de la colonie. E : Vue oblique d'une partie de la colonie.

### Genre *Orbignycoenia* Alloiteau 1948

Alloiteau (1948b) a mis en synonymie le genre *Cryptocoenia* avec *Cyathophora* et il a créé le genre *Orbignycoenia* sur l'espèce-type de *Cryptocoenia carantoniana* d'Orbigny 1850, du Cénomaniens de l'île d'Aix, remarquant que le genre *Cryptocoenia* n'est plus valable. Löser (1998) mentionne que le matériel-type d'*Orbignycoenia* n'est pas disponible au MNHN (Paris). Moi non plus, je n'ai pas trouvé le matériel type d'*Orbignycoenia* au MNHN. Il a pourtant été retrouvé récemment sous la forme de trois syntypes que je n'ai pu observer (MNHN - FA26590, FA26589, FA26588). Le statut de ce genre ne reste donc connu que par la description d'Alloiteau 1948b. Je ne peux donner aucune remarque complémentaire sur ce genre du Crétacé.

## Genre *Bilaterocoenia* Morycowa 1974

Espèce-type : *Bilaterocoenia hexaseptata* Morycowa 1974

*Bilaterocoenia* est un genre plocœide du Crétacé établi par Morycowa sur deux spécimens pas très bien conservés. Les caractères du genre ont été bien décrits par Morycowa (1974). Les caractères essentiels de ce genre sont :

Plocœide. Sans columelle. Septes continus et non étalés sur les planchers de l'endothèque. Eléments radiaires à disposition radiale doublée d'une symétrie bilatérale marquée par « un plus grand nombre et par une disposition différente des éléments radiaires ». Endothèque composée par des planchers complets et longs. Périthèque constituée par des planchers subhorizontaux montrant des traces des côtes à leur surface.

**Remarques** – Ce genre diffère de *Cyathophora* par sa symétrie bilatérale des secteurs, le développement des septes, et les septes continus non étalés sur les planchers. La muraille est une paraseptothèque chez *Bilaterocoenia* mais une tabulothèque ou septotabulothèque chez *Cyathophora*. La périthèque de *Bilaterocoenia* est plus large que celle de *Cyathophora* et quasi sans vésicules. L'autre genre plus proche de *Bilaterocoenia* est *Pseudocoenia* qui se distingue par la symétrie radiale des septes et la périthèque composée par des planchers et des vésicules.

Âge – Crétacé.

## Famille *Cyathophoridae* Alloiteau 1948

### Genre *Cyathophora* Michelin 1843

Espèce type : *Cyathophora richardi* Michelin, 1843

Le genre *Cyathophora* a été établi par Michelin en 1843, avec une brève diagnose latine mettant l'accent sur des « diaphragmes » transverses (les planchers complets) et des « lamelles subnulles » (septes très courts). Edwards (1857) met en synonymie *Cyathophora richardi* Michelin 1843 avec *Cyathophora bourgueti* Defrance 1826. Alloiteau (1948b) décrit les caractères du genre *Cyathophora* en se fondant sur un spécimen de *Cyathophora richardi* Michelin de la collection d'Orbigny №. 4567 de Tonnerre, (MNHN- Paris). Il met en synonymie le genre *Cryptocoenia* avec *Cyathophora* ce qu'il confirmera ultérieurement (Alloiteau 1958). Roniewicz (1966) suit la diagnose d'Alloiteau et ajoute des caractères supplémentaires à la diagnose de ce genre. En 1976, elle place *Cyathophora* dans la famille des Stylinidae. Löser (1994, 1998) remarque que parmi quatre syntypes de Michelin au MNHN (Paris) deux spécimens sont des *Stylina* et les deux autres sont mal conservés et considère *Cyathophora* comme *nomen dubium*. Il remarque que le spécimen M00067 du MNHN (Paris) est le plus proche de *Cyathophora richardi* Michelin. Löser 2009, insiste sur cette opinion.

Après étude des syntypes de *Cyathophora richardi* au MNHN (Paris), je confirme que deux spécimens numérotés M00071 appartiennent à *Stylina* et les deux autres sont mal préservés et ne peuvent être étudiés précisément ou décrits mais j'ai trouvé aussi le spécimen figuré par Michelin 1843 à la typotheque au MNHN (Paris) sous le numéro A32288 (Figure 80). Ce

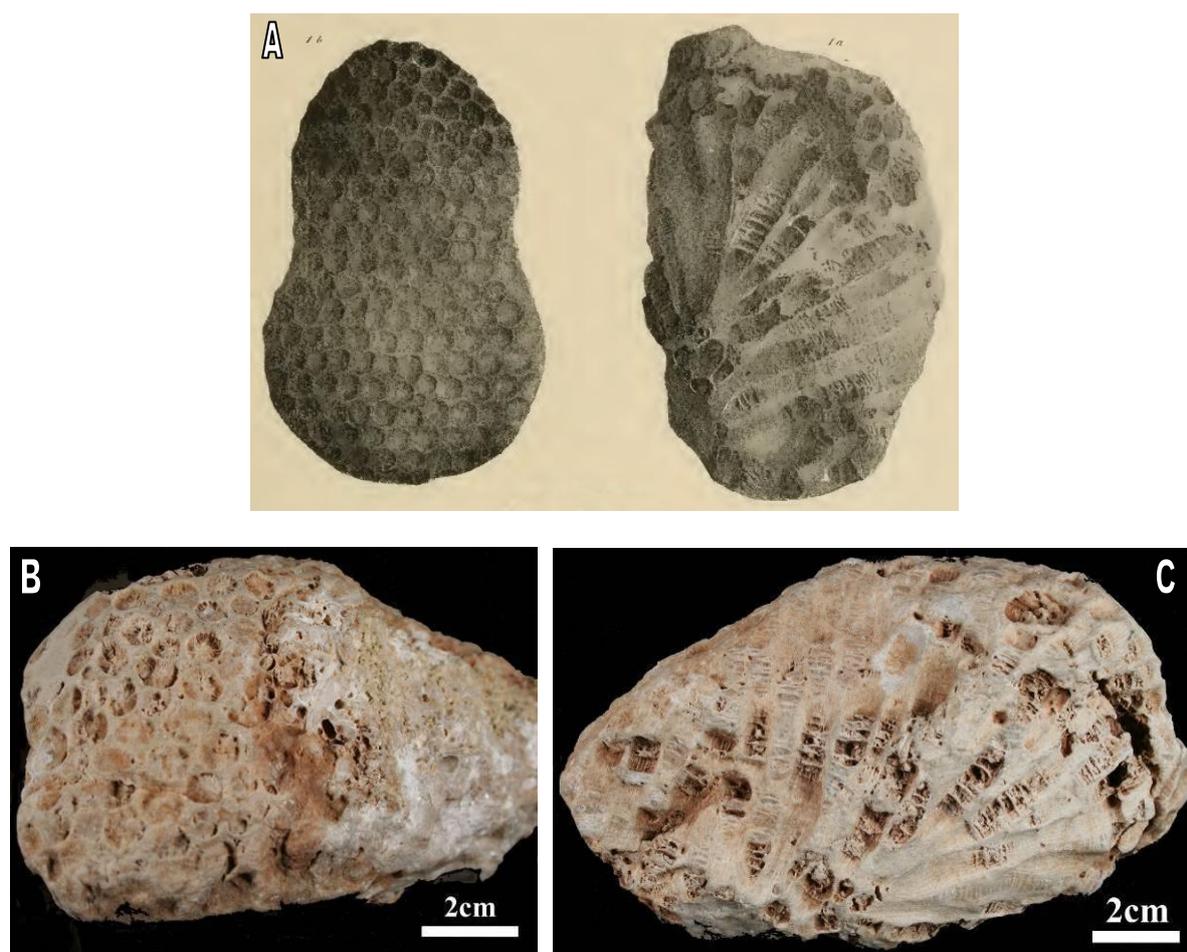
spécimen devrait être proposé en publication comme un lectotype et permettra de fixer le statut de *Cyathophora* Michelin 1843.

La diagnose ci-dessous repose sur ce syntype № A32288 de *Cyathophora richardi* Michelin.

**Diagnose du genre** – Polypier colonial massif de différentes formes (en dôme, globuleuse ou irrégulière) et de différentes tailles. Plocoïde mais avec périthèque bien réduite. Périthèque à surface costulée par des côtes fortes mais courtes, non confluentes ou subconfluentes et à planchers nombreux irrégulièrement espacés et dissépiments présents ou non. Calices peu élevés ou sans aucun relief sur la surface de la colonie, de forme polygonale, subpolygonale, subcirculaire ou circulaire ; calices bien profonds jusqu'au premier plancher. Septes faiblement développés, disposés en mode hexaméral avec symétrie radiale en deux, trois ou quatre cycles. S1 étendus sur le plancher jusqu'au centre du plancher qui est un peu renflé vers le haut. Septes des cycles subordonnés plus faibles, moins visibles (filets muraux). Septes verticalement discontinus, en continuité avec les planchers (Roniewicz 1966, Pandey & Lathuilière 2002). Septes ornés au bord interne sans auricules ou ornées par auricules très faiblement développées. Endothèque constituée par des planchers complets, nombreux et espacés irrégulièrement ou par endroit régulièrement, un peu renflés au centre. Muraille tabulothécale ou septotabulothécale. Columelle absente. Bourgeonnement extracalical. En section longitudinale et bien verticale, calices paraissant souvent coniques. Microstructure des septes constituée par des centres de calcification paraissant gros, éloignés les uns des autres selon Alloiteau (1948b).

**Remarques** – la colonie de *Cyathophora* a été considérée par certains auteurs (Alloiteau 1948b, Roniewicz 1966 ; Eliášová 1981, Pandey & Lathuilière 2002, Löser 1994, 1998 & 2009) plocoïde ainsi que cérioïde, subcérioïde massive ou rameuse. Il faut mentionner que la colonie de *Cyathophora* est plocoïde mais sa périthèque est bien réduite ou mince. Le nom de *Bathycoenia* est destiné aux formes strictement cérioïdes. Michelin (1843) a établi le genre *Cyathophora* pour son endothèque tabulaire (avec les planchers complets). Roniewicz 1966 mentionne aussi une endothèque subtabulaire (avec des planchers incomplets). Les différents aspects possibles de la périthèque selon les endroits mentionnés par Roniewicz 1966 (cellulaire, vésiculaire ou tabulaire) n'ont pas été observés ni dans les lames minces étudiées de *Cyathophora* ni chez les autres *Cyathophora* présentés dans la littérature. Roniewicz 1966 a mis le genre *Cyathophora* dans Famille Cyathophoridae Vaughan & Wells, 1943, (emend. Alloiteau, 1952) et en 1976 elle classait le genre *Cyathophora* dans la famille des Stylinidae, sous-famille Pseudocoeniinae, revenant finalement sur sa position initiale en 2008. Sur la base de caractères comme les calices sans columelle, l'endothèque tabulaire et la périthèque étroite mais bien tabulaire accompagnée de dissépiments (comme *Pseudocoenia*) je mets le genre *Cyathophora* dans la famille Cyathophoridae Vaughan & Wells 1943. A mon avis, le développement faible des septes contre les septes développés de *Pseudocoenia* ; les septes verticalement discontinus et étalés sur les planchers contre les septes continus de *Pseudocoenia*, la muraille tabulothécale ou septotabulothécale contre la muraille parathécale ou paraseptothécale de *Pseudocoenia* sont des caractères qui nous permettront de séparer ces deux genres.

Pour l'instant je considère *Cyathophora* comme un genre hexaméral. Gerth (1928) a bien décrit un *Cyathophora decamera* mais la figuration n'est pas complètement probante et ce matériel mériterait d'être revu. Je ne connais pas de formes octamérales.



**Figure 80** - A : Syntype figuré de *Cyathophora richardi* Michelin, 1843 in Michelin (1843). B & C : *Cyathophora richardi* Michelin, 1843 (Coll. Michelin ; MNHN – A32288).

**Synonymie des genres** – Je place les genres *Cryptocoenia* d'Orbigny, 1849 en synonymie avec le genre *Cyathophora* Michelin, 1843. Il est néanmoins nécessaire de mentionner que la plupart des espèces attribuées aux *Cryptocoenia* doivent être classées parmi les *Pseudocoenia* hexamérales.

### ***Dendrocoenia* d'Orbigny 1849**

D'Orbigny a créé *Dendrocoenia* (1849, p.7) comme un *Cryptocoenia* « dendroïde » *sensu* d'Orbigny c'est-à-dire rameux. Le matériel type de *Astrea limbata* Leymerie non Goldfuss = *Dendrocoenia corallina* d'Orbigny 1850 n'a pas été retrouvé. Le genre *Cryptocoenia* est déjà synonyme de *Cyathophora*. Ce genre conceptuel pourrait être considéré comme le synonyme de *Cyathophora*. Néanmoins il a été placé avec doute parmi les stylines par Edwards et Haime (1851). N'ayant pas été utilisé depuis 1850 ce genre doit être oublié.

§ G. **Dendrocoenia**, d'Orb., 1849. Ce sont des *Cryptocœnia* dendroïdes, rameux. Des deux espèces connues, l'une est de l'étage bajo-cien, et l'autre de l'étage corallien. Ex. : *Madrepora limbata*, Leymeric.

**Figure 81** – Le texte original de d'Orbigny (1849) sur *Dendrocoenia*.

## Âge du genre *Cyathophora* – Jurassique - Crétacé

### Description d'espèce :

#### *Cyathophora bourgueti* Defrance 1826 (Planche 43, Figure 82)

#### Synonymie :

- Cit. 1826 *Astrea bourgueti* (Defrance) p.380  
Cit. 1826 *Astrea spherica* (Defrance) p.382  
pars 1826 *Astrea alveolata* (Goldfuss) p.65 pl.22 fig.3  
Cit. 1843 *Cyathophora richardi* (Michelin) p.104 pl.26 fig.1  
pars 1848 *Stylina bourgueti* (Defrance) in Edwards et Haime p.290  
Cit. 1850 *Stylina bourgueti* (Defrance) in d'Orbigny t.2 p.34  
Cit. 1851 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Edwards et Haime p.62  
Cit. 1852 *Astrea cavernosa* (Schlotheim) in Quenstedt p.647  
Cit. 1857 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Edwards p.271  
pars 1858 *Astrea cavernosa* in Quenstedt p.702 pl.85 fig.5-7  
Cit. 1859 *Cyathophora claudiensis* Étallon p.479/79  
non 1864 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Th. Et Étallon p.373 pl.52 fig.8  
Cit. 1864 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Fromentel p.27  
Cit. 1871 *Cyathophora solida* (Phillips) p. 239 pl.11 fig.1  
Cit. 1875 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Becker p.149 pl.37 fig.5  
pars 1881 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Koby p.99 pl.26 fig.1-3  
Cit. 1881 *Astrea cavernosa densicella* Quenstedt p.770 pl.37 fig.5  
Cit. 1881 *Astrea alveolata Sparsicella* Quenstedt p.770 pl.173 fig.13-14  
Cit. 1881 *Astrea lifoliana* Michelin in Quenstedt p.777 pl.173 fig.26-27  
Cit. 1883 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Tomes p.194 pl.7 fig.3-4  
Cit. 1885 *Astrea cavernosa* Quenstedt p.1000 pl.80 fig.42-43  
Cit. 1897 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Ogilvie p.176  
non 1904 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Koby p.45 pl.9 fig.6  
Cit. 1913 *Cyathophora cylindrata* Speyer p.212 pl.21 fig.13  
Cit. 1913 *Cyathophora gresslyi* Koby in Speyer p.214 pl.21 fig.16  
Cit. 1913 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Speyer p.212 pl.21 fig.12  
Cit. 1926 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Speyer p.242  
Cit. 1929 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Kühn p.15

- Cit. 1932 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Frentzen & Karlsruhe p.47  
 Cit. 1954 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Geyer p.136 pl.9 fig.11  
 Cit. 1955a *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Geyer p.342  
 Cit. 1955b *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Geyer p.186  
 Cit. 1956 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Frajova p.57  
 Cit. 1957 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Frajova p.53  
 Cit. 1957 *Cyathophora bourgueti sparcicella* (Quenstedt) in Frajova p.53  
 Cit. 1960 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Bendukidze p.21 pl.2 fig.3-4  
 Cit. 1963 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Babaev p.36  
 Cit. 1964 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Krasnov p.88  
 Cit. 1964 *Cyathophora bourgueti* (Th. et Et. non Def.) in Beauvais p.115  
 non 1964 *Cyathophora bourgueti* (Étallon) in Beauvais p.115  
 Cit. 1965 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Geyer p.230  
 Cit. 1967 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Babaev p.140  
 Cit. 1967 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Krasnov p.18  
 Cit. 1969 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Caratini et Beauvais p.21 pl.1 fig.5  
 Cit. 1973 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Beauvais in Hallam p.324  
 Cit. 1973 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Babaev p.66 pl.1 fig.1  
 Cit. 1977 *Cyathophora aff.bourgueti* (Defrance) in Papoyan p.33 pl.1 fig.4  
 Cit. 1980 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Ljuljeva et Permjakov p.125 pl.47 fig.1,  
 4; pl.48 fig.1  
 Cit. 1981 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Eliášová p.119 pl.1 fig.1, pl.7 fig.4, text  
 fig.1  
 Cit. 1982 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Bendukidze p.8 pl.1 fig.2a-b  
 Cit. 1983 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Krasnov p.73 pl.7 fig.6  
 Cit. 1985 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Rosendahl p.33  
 Cit. 1988 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Reiff p.359 pl.15 fig.1  
 Cit. 1990 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Eliášová p.117  
 Cit. 1990 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Errenst p.166 pl.2 fig.3a-c  
 Cit. 1991 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Lauxmann p.113  
 Cit. 1993 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Bertling p.84 pl.1 fig.3  
 Cit. 1994 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Eliášová p.66 pl. fig.1  
 Cit. 1995 *Cyathophora cf. bourgueti* (Defrance) in Nose p.109  
 Cit. 2002 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Pandey *et al*, p. 350 fig. 3-8  
 Cit. 2003 *Cyathophora bourgueti* (Defrance) in Pandey & Fürsich, p. 30 pl.3 fig. 1

**Matériel** : 2 échantillons de Caquerelle (Jura Suisse – CAQ J et CAQ B) dont quatre lames minces (deux longitudinales et deux transversales).

**Dimensions:**

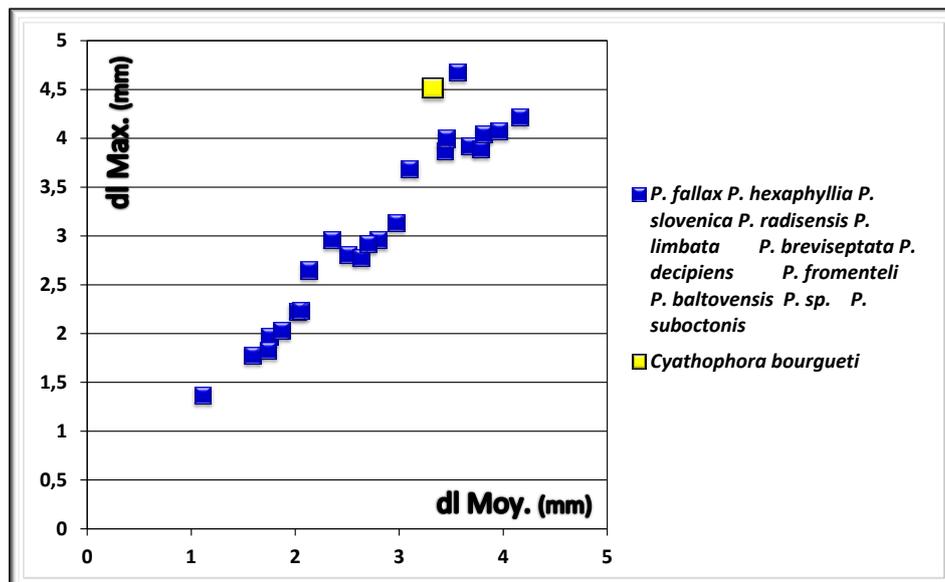
Échantillon	dl mm		
	Moy.	Min.	Max.
CAQ C	3,32	2,12	4,52
	dl mm		
CAQ J	4,42		
dl : diamètre de lumen			

**CAQ J & CAQ C** – Les polypiers sont massifs, coloniaux, en forme d’un petit globule ou d’un dôme irrégulier. L’arrangement des calices est plocœide et la périthèque étroite. Les calices sont polygonaux, sub-polygonaux ou subcirculaires, pas élevés sur la surface de la colonie. Les calices sont bien ouverts et profonds jusqu’au dernier plancher. La périthèque est bien réduite et mince, ornée de côtes nombreuses, serrées et fortes mais courtes, non confluentes ou subconfluentes. Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes faiblement développés disposés selon le mode hexaméral en trois ou quatre cycles avec symétrie radiale. Les septes de premier cycle sont les plus développés et ceux des autres cycles restent près de la muraille comme des filets muraux. Les septes du premier cycle arrivent sur les planchers et s’étalent sur les planchers endothécaux jusqu’au centre des planchers. L’endothèque est bien tabulaire avec des planchers complets, régulièrement espacés et convexes vers le haut au centre. Les planchers en continuité avec les septes construisent la muraille tabuloseptothécale. La périthèque est aussi composée par des planchers courts et de petits dissépiments peu développés se trouvent partout dans la périthèque.

**Remarques** – Le diamètre de calice de ces spécimens par rapport à *Cyathophora bourgueti* Defrance (1826) est un peu plus petit. La comparaison du diamètre des calices de cette espèce avec toutes les espèces de *Pseudocoenia* étudiées montre une distinction possible entre cette espèce et les *Pseudocoenia* à partir de ce caractère (Figure 82).

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Caquerelle (Jura Suisse).

**Âge de l’espèce** – Bajocien-Tithonien (Jurassique moyen- Jurassique supérieur).



**Figure 82** – Comparaison du diamètre des calices (dl Moy/Max) de *Cyathophora bourgueti* étudié avec toutes les espèces de *Pseudocoenia* étudiées

## Famille *Solenocoeniidae* Roniewicz 2008

Cette famille se caractérise par la présence d'une apomorphie particulière : les canaux qui relient les polypiérites entre eux.

### Genre *Solenocoenia* Roniewicz et Gill 1976

**Espèce type** : *Convexastrea semiradiata*, Étallon 1864

Le genre *Solenocoenia* a été établi par Roniewicz et Gill 1976 (*in* Roniewicz 1976) sur l'espèce-type *Convexastrea semiradiata* Étallon 1864 (Coll. Thurmann à l'école cantonale de Porrentruy, illustré par Beauvais (1964 ; pl. 5, fig. 2)). Beauvais (1964) figure un soi-disant « holotype » issu de Bressaucourt (collection Thurmann) mais la visite des collections de Porrentruy montre qu'il n'existe pas dans la collection Thurmann de spécimens provenant des localités-types (zone astartienne de Vieille Route et Essert-Tainie) (communication orale B. Lathuilière). Le genre très particulier est caractérisé par la présence de canaux entre les calices, visible sur la surface de la périthèque comme des gouttières. Roniewicz et Gill (1976) remarquent que la plupart des espèces jurassiques de *Convexastrea* tombent en synonymie avec *Solenocoenia*, *Etallonasteria* Roniewicz, *Elasmophora* Alloiteau ou *Pseudocoenia* d'Orbigny (Roniewicz 1976).

Le genre *Solenocoenia* est valable et bien défini. Si un problème particulier de reconnaissance devait se poser il serait néanmoins utile de désigner un néotype, les syntypes ayant disparu.

Le genre *Solenocoenia* initialement considéré comme *incertae sedis* est désormais placé dans la famille *Solenocoeniidae* Roniewicz 2008.

**Diagnose du genre** – La diagnose de genre par Roniewicz (1966) est assez complète et j'ajoute simplement un caractère à la description de l'endothèque qui peut être aussi tabulaire, subtabulaire ou rare chez *Solenocoenia*.

**Remarques** – Les canaux qui peuvent être observés sur la surface de la colonie ainsi que dans la périthèque n'apparaissent pas évidemment aux mêmes niveaux partout et on peut observer dans les sections transversales aussi bien que dans la section longitudinale des calices qui ne sont pas connectés.

Des ornements sont présentes au bord interne des septes comme des auricules faiblement développées ce qui pourrait nous convaincre de placer ce genre et sa famille parmi les *Stylinina*.

**Âge** – Jurassique supérieur.

### Description des espèces :

#### *Solenocoenia sexradiata* (Goldfuss) 1826

(Planche 44, Figure 83)

#### Synonymie:

Cit. 1829 *Astrea sexradiata* Goldfuss p.71 pl.24 fig.5

Cit. 1836 *Astrea sexradiata* Goldfuss *in* Roemer p.23

Cit. 1836 *Astrea sexradiata* Goldfuss *in* Edwards *in* Lamarck p.410

Cit. 1848 *Sideropora sexradiata* (Goldfuss) *in* Bronn p.1132

- Cit. 1848 *Stylina sexradiata* (Goldfuss) in Edwards & Haime p.292  
 Cit. 1850 *Stylina sexradiata* Goldfuss in d'Orbigny t.1 p.386  
 Cit. 1851 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Edwards & H p.63  
 Cit. 1852 *Astraea sexradiata* Goldfuss in Quenstedt p.648  
 Cit. 1857 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Edwards p.278  
 Cit. 1858 *Astrea sexradiata* Goldfuss in Quenstedt p.701 pl.85 fig.3  
 Cit. 1859 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Étallon p.480  
 Cit. 1861 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Fromentel p.195  
 Cit. 1864 *Convexastrea portlandica* Fromentel p.33 pl.3 fig.7  
 Cit. 1864 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Fromentel p.22  
 Cit. 1867 *Astrea sexradiata* Goldfuss in Quenstedt p.778  
 ? 1874 *Stylina sexradiata* (Goldfuss) in Brauns p 24  
 Cit. 1876 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Becker & Milasch. p.150 pl.37 fig.7  
 Cit. 1881 *Cryptocoenia thiessingi* Koby p.86 p.29 fig.2  
 Cit. 1881 *Convexastrea bernensis* Étallon in Koby p.105 pl.24 fig.1-3  
 Cit. 1880 *Astrea sexradiata* (Goldfuss) in Quenstedt p.757 pl.172 fig.42-43  
 Cit. 1881 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Koby p.103 pl.25 fig.1-2-3  
 Cit. 1881 *Convexastrea bachmanni* Koby p.103 pl.23 fig.5  
 Cit. 1881 *Astrea cf sexradiata* Goldfuss in Quenstedt p.761 pl.172 fig.53  
 Cit. 1881 *Convexastrea meriani* Koby p 102 pl 23 fig 1-4  
 Cit. 1881 *Convexastrea semiradiata* Koby p 106 pl 24 fig 4-5  
 Cit. 1885 *Astraea sexradiata* Goldfuss in Quenstedt p.1001 p.81 fig.4  
 non 1897 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Ogilvie p.179 pl.18 fig.11  
 Cit. 1903 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Felix p.179  
 Cit. 1904 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Koby p.41 pl.8 fig.8  
 ? 1905 *Convexastrea digitiformis* Koby p.42 pl.7 fig.1-4  
 Cit. 1913 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Speyer p.209  
 Cit. 1922 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Hoppe p.67  
 non 1926 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Speyer p.242  
 Cit. 1929 *Convexastrea cf sexradiata* (Goldfuss) in Kühn p.14  
 Cit. 1932 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Frensch p 47  
 Cit. 1953 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Geyer p.63  
 Cit. 1954 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Geyer p.135  
 (pars?) 1955 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Danisch tab 1  
 Cit. 1955a *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Geyer p.324  
 Cit. 1955b *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Geyer p.185  
 Cit. 1956 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Frajova p.58  
 Cit. 1961 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Beauvais p.2265  
 Cit. 1963 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Babaev p 36  
 Cit. 1964 *Adelocoenia bernensis* (Koby) in Beauvais p.118  
 non 1964 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Beauvais p.124 pl.6 fig.3 pl.7 fig.4  
 ? 1964 *Stylina thiessingi* (Koby) in Beauvais p.132 pl.9 fig.4 pl.10 fig.3  
 Cit. 1964 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Krasnov p.87  
 ? pars 1965 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Geyer p.231  
 Cit. 1966 *Convexastraea sexradiata* (Goldfuss) in Roniewicz p.210  
 Cit. 1967 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Babaev p 140  
 Cit. 1969 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Beauvais p.24 pl.1 fig.2  
 Cit. 1972 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Beauvais p.95  
 Cit. 1973 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Beauvais in Hallam p.324 pl.2 fig.2  
 Cit. 1973 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Babaev p.81 pl.4 fig.3

- Cit. 1974 *Isastrea (Astrea) sexradiata* "Qu" in Klopfer p 74  
 Cit. 1976 *Solenocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Roniewicz p.113 pl.14 fig.5 pl.15 fig.3ab  
 Cit. 1979 *Solenocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Sicharulidze p 40 pl 26 fig 1  
 Cit. 1979 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Kaever *et al.* p.95 pl.12 fig.5  
 Cit. 1980 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Ljuljeva & Permjakov p 134 pl 62 fig 1,2  
 Cit. 1982 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Papoyan p 65  
 Cit. 1982 *Stylina sexradiata* (Goldfuss) in Bendukidze p.21 pl.5 fig.5,6  
 Cit. 1983 *Cryptocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Krasnov p 78 pl 8 fig 1,2  
 Cit. 1985 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Rosendahl p.36  
 Cit. 1988 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Reiff p.359  
 Cit. 1988 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Fezer p 87  
 Cit. 1990 *Solenocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Errenst p 174 pl 5 fig 2a,b  
 Cit. 1991 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Lauxmann p 116 pl 1 fig 7  
 Cit. 1991 *Solenocoenia sexradiata* (Goldfuss) in El Asa'ad p 285 pl 6 fig 1a-d  
 Cit. 1993 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Bertling p 84 pl 1 fig 4  
 Cit. 1995 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Nose p.109  
 Cit. 2000 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Werner *et al* p.6  
 ? 2001 *Cyathophora sexradiata* (Goldfuss) in Laternser p.161  
 Cit. 2001 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Reuter *et al* p. 37  
 Cit. 2003 *Convexastrea sexradiata* (Goldfuss) in Helm, Reuter & Schülke, p. 83  
 Cit. 2003 *Solenocoenia sexradiata* (Goldfuss) in Pandey & Fürsich, p. 28, pl. 3 fig. 6

**Matériel** – 1 échantillon de Bure (Meuse, France – PPA1154E) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
PPA1154E	3,01	2,36	3,76	2,16	1,86	2,82	6+6+s3

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

**PPA1154E** – La colonie est massive et plocœide. En section transversale les calices sont subcirculaires ou elliptiques et se connectent par des canaux. Les septes disposés selon un modèle hexaméral régulier ou irrégulier, en deux ou trois cycles avec symétrie radiale. Les septes sont forts, légèrement ornés aux faces latérales par de fins granules. Les septes S1 arrivent à  $\frac{1}{2}$  -  $\frac{2}{3}$  du rayon des calices et les S2 arrivent à la moitié des S1. Les côtes sont fortes et longues, droites ou courbes subconfluentes, non confluentes ou rarement confluentes. L'endothèque est rare en section transversale et apparaît tabulaire en section longitudinale, connectée par les canaux à la périthèque. La périthèque est composée par des planchers horizontaux ou un peu convexes.

**Remarque** – Le spécimen n'a pas pu être comparé au matériel-type. *Solenocoenia sexradiata* de Bure (France) a presque le même diamètre des calices que les *S. sexradiata* de Roumanie (Roniewicz, 1976) et d'Iran (Pandey & Fürsich, 2003). Le diamètre minimum des calices du spécimen décrit ici est un peu moindre et le diamètre maximum un peu supérieur aux diamètres des calices de cette espèce dans les deux pays mentionnés mais le diamètre moyen reste dans l'intervalle de variation. De plus, les septes du premier cycle sont un peu plus courts par rapport aux septes des spécimens de la même espèce de Pologne et d'Iran. Les

bords internes des septes des spécimens ici décrits ne portent aucune auricule ou ils ont des auricules faiblement développées ou pas bien déterminables.

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Bure (Meuse, France).

**Âge de l'espèce** - Oxfordien moyen – intervalle Tithonien-Berriasien.

***Solenocoenia gracilis* Roniewicz 1976**

(Planche 44, Figure 83)

**Synonymie:**

? 1973 *Convexastraeta intricata* (Fromentel) in Turnsek p.23, 85, p.7 fig.4-5

Cit. 1976 *Solenocoenia gracilis* Roniewicz p.114 pl.14 fig.4; pl.15 fig.1ab-2

Cit. 1997 *Solenocoenia gracilis* Roniewicz in Turnsek p.187

**Matériel** – 1 échantillon de Zwingen (Suisse Jura, Suisse – ZWI) dont une lame mince transversale.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
ZWI	2,92	2,74	3,38	1,77	1,67	1,85	6+6

c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre de septes

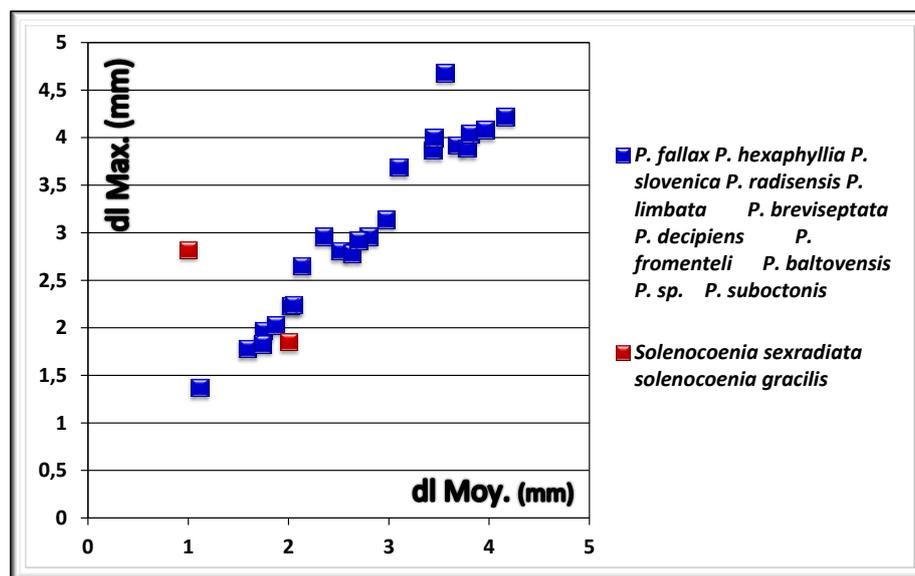
**ZWI** – La colonie est massive et de forme irrégulière, plocœide. La surface de la colonie n'est pas bien préservée et les canaux ne sont pas visibles sur la surface mais par endroit on peut trouver des traces de canaux sur la périthèque assez développée entre les calices. Autour des calices élevés sur la surface de la colonie les côtes descendent sur les côtés des polypierites. Les calices sont circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bicunéiformes, forts et épais. Les septes sont disposés en mode hexaméral à deux cycles avec symétrie radiale. Les septes du premier cycle sont assez forts et développés et arrivent jusqu'aux 2/3 du rayon du calice ; avec des faces latérales lisses et un bord interne denté par des auricules hastiformes, ou à section rhopaloïde. Les septes de deuxième cycle sont plus courts et arrivent jusqu'au 1/3 des S1. Les côtes sont bien développées, fortes et plus épaisses que les septes, non confluentes ou subconfluentes. La muraille est parathécale. L'endothèque se connecte à la périthèque et aux autres polypierites par des canaux allongés.

**Remarques** – Par rapport à l'holotype roumain de cette espèce présenté par Roniewicz (1976), ce spécimen a les calices un peu plus grands et la périthèque plus développée. La mauvaise préservation de la surface empêche de voir les canaux sur la surface mais en section transversale les canaux sont bien visibles entre les calices. Les côtes sont plus épaisses que les côtes du type roumain.

La présence des auricules bien développées chez cette espèce rapproche ce genre et sa famille des *Stylinina*

**Âge de l'échantillon étudié** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Zwingen (Suisse Jura, Suisse).

**Âge de l'espèce** – Oxfordien moyen-Kimméridgien inférieur (Jurassique supérieur).



**Figure 83** – Comparaison de dl Moy/Max des espèces de *Solenocoenia* étudiées avec tous les *Pseudocoenia* étudiés.

### Famille Rhipidogyridae Koby 1905

#### Genre *Ironella* Starostina et Krasnov in Krasnov et Starostina 1970

**Espèce-type** : *Ironella giseldonensis* Starostina et Krasnov in Krasnov et Starostina 1970

Le genre *Ironella* a été créé par Starostina et Krasnov 1970 sur un échantillon d'Ossétie du Nord avec les principaux caractères suivants : septes épais, en symétrie radiale hexamérale, sans columelle et à périthèque bien développée. Ils ont placé *Ironella* dans la famille Stylinidae. Roniewicz 1976 en ajoutant des caractères complémentaires, a bien décrit la microstructure de la famille des Rhipidogyridae en y plaçant le genre *Ironella*. Elle établit la synonymie avec quelques espèces classées par certains auteurs dans les genres *Baryhelia* Felix, 1903, ou *Heterocoenia* Edwards & Haime, 1848.

En étudiant les échantillons de *Ironella* de différentes régions de France, Madagascar et Émirats Arabes Unis quelques nouveaux caractères structuraux (structure de la muraille étallonothécale, les côtes et leurs relations avec la périthèque), microarchitecturaux (auricules flabelliformes) et microstructuraux (les axes trabéculaires secondaires plumeux/en frange de tapis) ont été découverts.

**Diagnose du genre** – Polypier en colonies plocoides massives, de différentes formes et tailles. Périthèque bien développée. Septes et côtes forts. Surface de la périthèque à fine granulation. Septes fort et épais, portant des épines ou granules sur ses faces latérales et des auricules flabelliformes au bord interne des septes de premier cycle. Septes des deuxième et

troisième cycles à auricules à section lancéolée ou flabelloïde au bord interne. Symétrie radiale variable, hexamérale, octamérale ou décamérale et en trois ou quatre cycles. Columelle pariétale ou styliforme connectée aux septes de premier cycle ou libre. Endothèque subtabulaire à planchers fins, incomplets et fins dissépiments entre les septes. Muraille étallonothécale ou paraseptothécale à structure indistincte enveloppant les côtes. Trabécules secondaires issues des côtes, continus (plumeaux ou frange de tapis) ou discontinus (« côtes intercalaires » des auteurs) dans la muraille entre les côtes et le bord de la muraille. Côtes, deux ou trois fois plus épaisses que les septes. Microstructure des éléments radiaires à trabécules néorhipidacanthes composés par des axes centraux (les axes primaires) et des axes secondaires ramifiés (à structure en plume ou en frange de tapis) se limitant aux côtes ou sortant des côtes. Périthèque composée par des couches à microstructure trabéculaire et à surface épineuse et des dissépiments de différentes tailles. Bourgeonnement abondant et extracalical.

**Structure des côtes et périthèque** – Depuis longtemps, les côtes intercalaires chez *Heliocoenia* sont une structure problématique dont les relations avec les côtes sont incertaines. Les auteurs (Alloiteau 1948b ; Roniewicz 1966 & 1976 ; Beauvais 1994) les considérant parfois comme des côtes supplémentaires posées entre les côtes, correspondant ou pas à des septes et faisant comme un anneau autour du calice (Alloiteau, 1948b) et parfois comme des anneaux construisant une deuxième muraille parathécale (Beauvais 1994). La microstructure bien préservée chez les *Ironella* collectés des Émirats Arabes Unis en 1957 par Iraq Petrl. Co. et conservés au British Museum (Londres, n° R. 41935b, R41847a et R41781a), permet d'éclairer la relation entre septes et « côtes intercalaires ».

Les côtes des *Ironella* des Émirats Arabes Unis montrent deux formes différentes de microstructures se limitant ou sortant des côtes : en plume ou en frange de tapis.

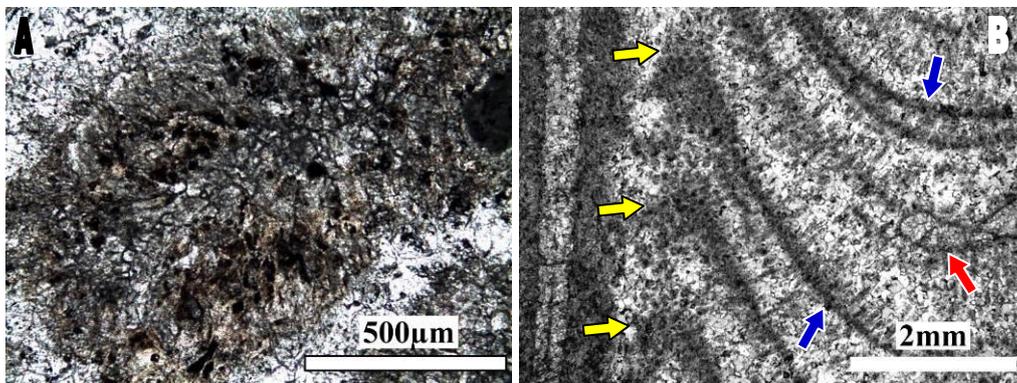
La microstructure des éléments radiaires et notamment des côtes (Chapitre 3, Figure 20) est néorhipidacante avec un plan central contenant des trabécules primaires (*tp*) continus dans toute la longueur des septes et des côtes, des axes ramifiés (*ts* : trabécules secondaires) pouvant être à angle droit des trabécules primaires dans le plan horizontal ou bien à trajet courbe dans la partie septale (Figure 84A). Dans la partie costale, les axes ramifiés prennent la forme en plume (Figure 85A) ou en frange de tapis (Figure 85B & C). Ces axes sont limités aux côtes ou sortent des côtes et se continuent jusqu'au bord de la muraille (*tsc* : trabécules secondaires continus). Ils peuvent aussi se présenter sous forme discontinue entre les côtes, dans la muraille. En plus, les *Ironella* montrent une croissance périodique dans le développement des trabécules secondaires. C'est-à-dire, que l'on observe des phases de croissance verticale des trabécules secondaires (*ts*) apparaissant alors en section transversale comme des points noirs et des phases de croissance horizontale faisant apparaître des trajets courbes des trabécules en section longitudinale perpendiculaire au plan septal (Figure 84B). Les trabécules néorhipidacanthes sont aussi plus forts ou possèdent une épaisseur plus grande que les axes trabéculaires des Stylinidae.

Au passage vers la périthèque, et à chaque stade de la croissance, les côtes se transforment latéralement et créent des couches périthécales qui connectent les calices de la colonie. Les côtes s'atténuent en transition avec les couches mais ces dernières gardent leur microstructure trabéculaire accompagnée d'épines à leur surface supérieure (Figure 84B). Ces épines entre les calices sur la surface de la colonie créent une surface granuleuse et paraissent aussi comme des granules sombres en section transversale (Figure 85C). Entre deux couches périthécales, la colonie construit des vésicules qui remplissent tout l'espace entre les couches (Figure 84B).

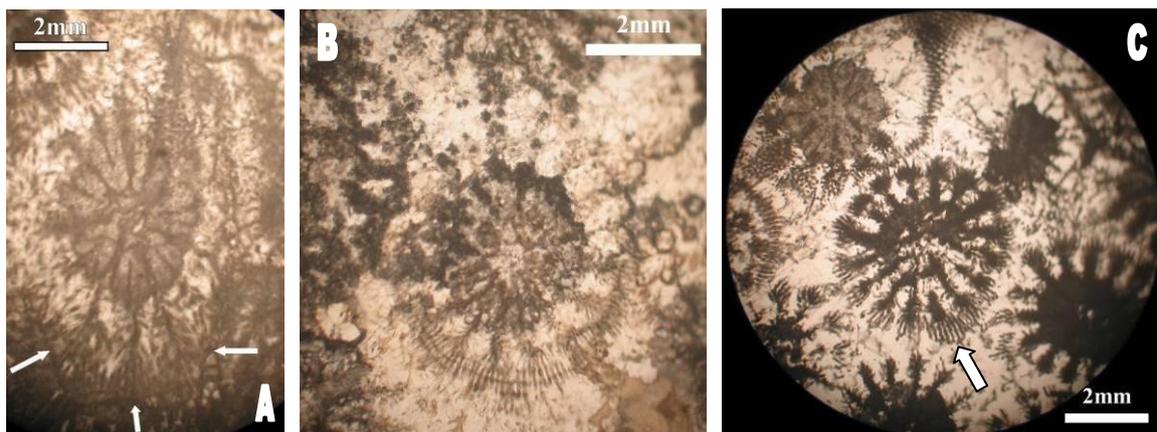
**Position Systématique** – Starostina et Krasnov 1970 en étudiant *Ironella*, ont classé ce genre dans la famille des Stylinidae. Roniewicz 1976, a présenté la microstructure de ce genre et l’a placé parmi les Rhipidogyridae.

Ce genre présente des caractères de Stylinidae comme les septes forts et les côtes plus fortes et plus développées que les septes, les auricules aux bords internes et les granules aux faces latérales des septes, la muraille étallonothécale ou paraseptothécale, la microstructure des éléments radiaires à axes trabéculaires (néorhipidacanthés) et trabécules secondaires continues (structure en plume /frange de tapis) ou discontinues (« côtes intercalaires »), la périthèque à surface granulée (couches trabéculaires épineuses entre les calices). La structure de la périthèque montre aussi beaucoup plus de proximité avec *Heliocoenia*. Mais en plus des caractères précités, *Ironella* présente aussi des caractères particuliers qui le rapprochent des Rhipidogyridae comme les auricules flabelliformes, des septes beaucoup plus forts et des trabécules beaucoup plus grosses.

En conséquence, je garde ce genre dans la famille des Rhipidogyridae plutôt que celle des Stylinidae, les deux familles étant placées dans le sous-ordre des Stylinina.



**Figure 84** - A : Microstructure des côtes d’*Ironella* sp. (Dompecevrin, Meuse, France – DOM 49) en section transversale avec trabécules néorhipidacanthés ramifiés à partir d’un axe central trabéculaire. B : section longitudinale des côtes avec leur microstructure (flèches jaunes), couches à microstructure trabéculaire et leurs épines (flèches bleues) et vésicules entre les couches (flèche rouge).



**Figure 85** - A: *Ironella* sp.1 des Émirats Arabes Unis? (lame mince: Jurassique Divesian, R.H. 619 QUAD 4A, R41935b, Russ al Jibal, Oman, Arabia; Iraq Petrl. Co. Dec., 1957). Les flèches montrent les structures en plumes. B: *Ironella* sp. 1 des Émirats Arabes Unis (lame mince: Jurassique Div., Wadi Hagab area, Arabia, 12 meters above locality no. Dm. 3534, Presd. Directors Iraq Petroleum, Dec. 1957, R41781a). C: *Ironella* sp. 1 des Émirats Arabes Unis? (Jurassique Divesian, RGS 345/2, R41847a, Russ al Jibal, Oman, Arabia ; Iraq Petrl. Co. Dec., 1957). La flèche montre la structure en frange de tapis.

**Description des espèces :*****Ironella rutimeyeri* (Koby) 1889**

(Planche 47-51 ; Tableau 44)

**Synonymie :**

- Cit. 1861 *Heterocoenia crassa* Fromentel p.182  
 ? 1881 *Tiaradendron cf germinans rotundum* Quenstedt p 742 pl 172 fig 10  
 Cit. 1889 *Heterocoenia rutimeyeri* Koby p.460 pl.126 fig.6 et 128 fig.2 pl.129 fig.7  
 Cit. 1903 *Baryhelia hexacnema* Felix p.182 pl.17 fig.6  
 Cit. 1904 *Baryhelia rutimeyeri* (Koby) in Koby p.9 pl.4 fig.2  
 Cit. 1955a *Heliocoenia rutimeyeri* (Koby) in Geyer p.341  
 Cit. 1976 *Ironella rutimeyeri* (Koby) in Roniewicz p.83 pl.21 fig.1-3  
 Cit. 1991 *Ironella rutimeyeri* (Koby) in Lauxmann p 137  
 Cit. 2001 *Ironella rutimeyeri* (Koby) in Stolarski & Roniewicz p.1103

**Matériel** – 2 échantillons de Dompcevrin (Meuse, France – DOM 49) dont sept lames minces (trois transversales et quatre longitudinales) ; 2 échantillons coupés de Mailly-le-Château (Bourgogne, France – MLC3) dont 4 lames minces (deux transversales et deux longitudinales).

**Dimensions :**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
DOM 49 – 1				3,24	2,93	3,54	6+6+12+S4
DOM 49 – 2				3,23	2,64	4,07	6+6+12+S4
DOM 49 – 5	4,63	3,08	5,92	2,97	1,93	3,83	6+6+12+S4
MLC3	5,32	4,42	6,43	2,95	2,43	3,51	6+6+12+S4

c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombre des septes

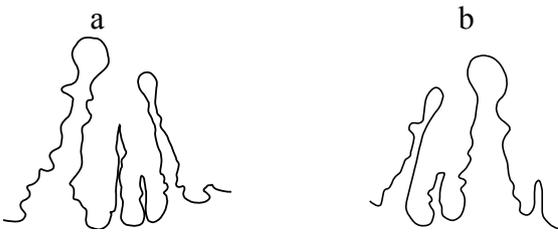
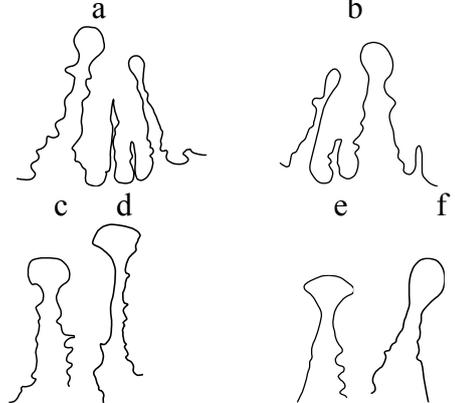
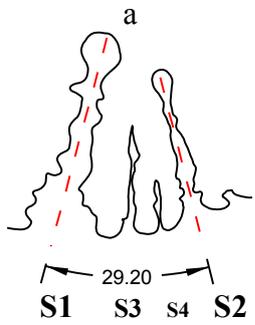
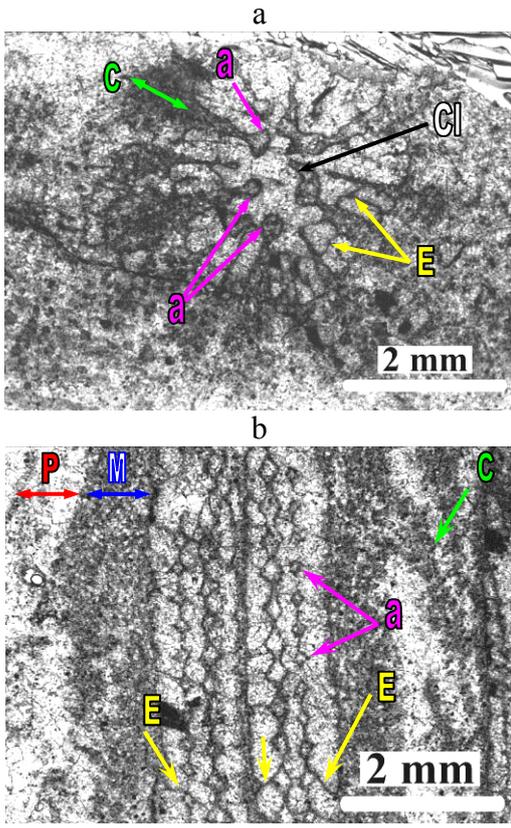
**DOM49 & MLC3** – le polypier colonial est massif. L'arrangement des calices est plocoidé. La surface de la périthèque entre les polypières est très finement granulée ou presque lisse. Les polypières adultes sont bien élevés sur la surface des colonies par leurs côtes très fortes et épaisses mais les jeunes restent plats entre les adultes. Leurs côtes restent toujours fortes (par rapport à leur taille) sur la surface de la colonie. Les calices sont circulaires ou subcirculaires et ont un grand diamètre. Les éléments radiaux sont des costoseptes bicunéiformes, forts et épais disposés en symétrie hexamérale en trois ou quatre cycles. Les septes de premier cycle sont les plus forts, bien épais et s'avancent jusqu'au 4/5 du rayon du calice ou se soudent à la columelle pariétale ou styliforme. Les faces latérales des septes fortement, régulièrement ou irrégulièrement ornées par les épines et les bords internes par les auricules épaisses à section transversale flabelloïde ou rhopaloïde. Les septes de deuxième cycle sont moins épais mais forts et ornés par des épines ou des granules sur les faces latérales et ornés par des auricules typiquement flabelloïdes ou lancéolés en section transversale; leur longueur arrive au 2/3 de la longueur des S1. Les septes de troisième cycle sont beaucoup plus fins et leur longueur arrive jusqu'à la moitié des S2, ils sont épineux et auriculés. Le quatrième cycle n'est pas toujours présent, c'est le moins développé et ses septes sont fins. En

section longitudinale les auricules sont en forme losangique et équidistants. Les chambres interseptales sont longues et rondes ou irrégulièrement rondes. L'endothèque est subtabulaire avec de très fins planchers. La muraille est une étallonothèque. Les côtes sont bien développées, épaisses et fortes. La microstructure des éléments radiaires est constituée par une partie trabéculaire centrale et des trabécules ramifiés. En section longitudinale et dans la partie costale les éléments ramifiés et coupés apparaissent comme des petits grains sombres. Les côtes se continuent dans la périthèque comme les couches qui gardent leur nature trabéculaire avec des épines à leur surface supérieure. Les épines sur les couches donnent à la surface de la périthèque l'aspect granuleux et apparaissent en section transversale comme des grains sombres entre les calices. La périthèque est aussi composée par des vésicules disséminées entre les couches.

**Remarque** – Le diamètre des calices de cette espèce est très variable. Par rapport au diamètre des calices d'*Ironella giseldonensis* Starostina et Krasnov (1973), la plupart des calices possèdent un diamètre moins grand. Aussi, *Ironella giseldonensis* Starostina et Krasnov (1973) porte simplement trois cycles des septes tandis que nos *Ironella* portent quatre cycles comme *Ironella rutimeyeri* (Koby, 1889) de Pologne.

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Dompcevrin (Meuse, France), Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur) de Mailly-le-Château (Bourgogne, France).

**Âge de l'espèce** – Jurassique supérieur.

<i>Ironella rutimeyeri</i> de Mailly-le-Château (MLC3)	
A - Chambres interseptales	B - Variabilité intercoloniale des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde et ronde	
Taille : longue	
	
C – Un demi-secteur	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle, auricules et côtes
	

**Tableau 44 - A-D :** Variabilité des éléments structuraux d'*Ironella rutimeyeri* de Mailly-le-Château (Bourgogne, France).

**A :** Chambres interseptales ; a & b : des formes longues et rondes. **B :** Variabilité des auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde et lancéolé ; b : rhopaloïde ; c-e : flabelloïde ; d : rhopaloïde **C :** a, Un demi-secteur. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (Cl), auricules (a), et côtes (C).

***Ironella sp.1***

(Planche 52 ; Planche 59)

**Matériel** – photos des 29 lames minces de Wadi Hagil ou S. de Wadi al Bih ? (Ruus al Jibal ?) (Émirats Arabe Unis ? – R 41900 a ; R 41901 a ; R 41902 a ; R 41913 a ; R 41927 a ; R 41948 a ; R 41948 b ; R 41948 c ; R 41948 d ; R 41950 a ; R 41961 a ; R 41874 a ; R 41978 a ; R 41978 b ; R 41978 c ; R 41983 a ; R 41984 a ; R 41987 a ; R 41988 a ; R 41989 a ; R 41993 a ; R 41993 b ; R 41993 e) ; Wadi Hagil (l'ouest-sud de Musandam péninsule, Jibal Haghab ; Émirats Arabe Unis - R41871 a ; R41871 b ; R 41865) et S. de Wadi al Bih (l'ouest-sud de Musandam péninsule, Jibal Haghab ; Émirats Arabe Unis – R41953a ; R41953b ; R41953c). 1 échantillon de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar – BET24A) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions :**

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
Photo de R41874a	4,10	3,48	4,83	2,35	2,22	2,54	8+8+16
Photo de R 41913 a	3.52	2,18	4,29	2,34	1,91	2,75	8+8+16
Échantillon	c-c (mm)		dl (mm)			Ns	
			Moy.	Min.	Max.		
BET 24A	3,73		2,42	2,13	2,81	8+8+16	
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes							

**Description** – Les colonies sont massives et l'arrangement des calices est plococœde. Le polypier de l'échantillon BET24A est de forme discoïde et allongé avec une périthèque développée entre les polypierites. Les calices sont de formes variables : elliptiques, subcirculaires ou circulaires. La muraille est irrégulièrement polygonale et épaisse (chez les sections des Émirats Arabes Unis). Les éléments radiaires sont des costoseptes bicunéiformes, forts et épais (chez les sections des Émirats Arabes Unis). Les septes se disposent dans un modèle octaméral et en trois cycles avec symétrie radiale. Les septes sont régulièrement ou irrégulièrement et fortement ornés par des épines ou granules sur leurs faces latérales ; le bord interne est orné par les auricules flabelliformes. La longueur des S1 arrive jusqu'au 4/5 du rayon du calice ou à la région centrale du calice et ils se connectent alors à la columelle pariétale. Les septes de deuxième cycle sont moins épais, leur longueur arrive jusqu'au 2/3 de la longueur des S1, ils sont aussi granulés à leurs faces latérales et sont ornés au bord interne par de faibles auricules à section flabelloïde ou lancéolée (sur les sections des Émirats Arabes Unis). Les septes du troisième cycle sont beaucoup plus minces que ceux des autres cycles et leur longueur arrive jusqu'à la moitié des S2, avec des faces latérales finement granulées. L'endothèque est subtabulaire avec de très fins planchers. La microstructure des éléments radiaires est constituée par des axes trabéculaires centraux et des axes ramifiés (néorhipidacanthés), limités aux éléments radiaires ou sortant des côtes et continuant en plumeaux ou en formes des franges de tapis (bien préservé chez les sections des Émirats Arabes Unis) avec des trabécules minces et droites dirigés vers le bord extérieur de la muraille. Ils peuvent être aussi courts et discontinus (« côtes intercalaires ») (sur les sections des Émirats Arabes Unis) au bord de la muraille ou entre les côtes. La muraille est une étallonothèque à structure indéterminable, épaisse, avec des marges irrégulièrement polygonales qui enveloppent les côtes très fortes, épaisses et développées, et leurs éléments

trabéculaires. Chez les calices jeunes ou certains adultes, la microstructure des côtes est composée par des axes trabéculaires verticaux (points sombres en section transversale) (sur les sections des Émirats Arabes Unis). En section transversale, les coupes des épines périthécales apparaissent entre les calices (chez les sections des Émirats Arabes Unis).

**Discussion** – Sur les sections des Émirats Arabes Unis, la microstructure des côtes chez certains calices jeunes ou adultes apparaît granuleuse plutôt que faite d’axes ramifiés horizontaux. Cet aspect montre que la microstructure de cette espèce composée par des axes trabéculaires qui se développent verticalement pendant l’ontogenèse et devient constituée de trabécules horizontaux et ramifiés (plumeaux ou en franges des tapis). Chez les adultes les deux types de microstructures mentionnés peuvent être observés parmi les calices d’une même colonie.

**Remarques** – Les échantillons et lames minces des Émirats Arabes Unis étudiés dans ce travail ont été collectés en 1957 par “Iraq petroleum Co.”. Jusqu’à présent ces lames minces de coraux des Émirats Arabes Unis n’ont pas fait l’objet de publication. Elles sont étiquetées *Stylina* de « Ruus al Jibal, Oman Arabia » dans les collections du British Museum et ont pu être étudiées grâce à leur photographie réalisée par B. Lathuilière. En comparant les échantillons sans localité précise, leurs numéros et leurs dates d’échantillonnages (Décembre 1957) et grâce à des informations envoyées par Michaela Bernecker (German University of Technology in Oman (GUtech)) ; j’ai décidé d’attribuer tous ces échantillons à Wadi Haghil ? ou Wadi al Bih ? des Émirats Arabes Unis au lieu de l’Oman. Peut-être qu’à l’époque, toutes ces régions près de Russ al Jibal appartenaient à l’Oman.

Par sa disposition octamérale des éléments radiaires, ses axes trabéculaires verticaux qui deviennent horizontaux et ramifiés, en barbes de plume ou en franges de tapis cette espèce se distingue d’autres espèces de ce genre aussi par son diamètre de calice.

**Âge des échantillons étudiés** – Jurassique des Émirats Arabes Unis. Dogger (Jurassique moyen) de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar).

***Ironella sp. 2***  
(Planche 53)

**Matériel** : un échantillon de Anjambalo (Betioky, Madagascar – BET51) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions** :

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BET51	3,85	3,85	3,85	2,97	2,61	3,39	(8) (9) 10+10 (9) (8) +(16)(18) 20
c-c : distance entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes							

**BET51** – Le polypier est massif et colonial. La colonie est massive et l’arrangement des calices est plococœde avec une périthèque peu développée entre les polypières. Les polypières sont peu élevés sur la surface de la colonie. Les calices sont subcirculaires ou

circulaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes bien forts. Les septes se disposent selon les modèles octaméral, enneaméral ou décaméral en trois ou quatre cycles avec symétrie radiale. Les faces latérales des septes sont régulièrement ou irrégulièrement granulées et les bords internes ornés par des auricules bien renflées et épaisses de différentes formes en section : flabelloïde, en forme de cuillères, rhopaloïde/claviforme, losangique ou podoïde. En section longitudinale les auricules apparaissent losangiques et en vue latérale s'installent obliquement au bord interne des septes. Les septes du premier cycle se développent jusqu'au centre du calice et se soudent à la columelle pariétale ou styloïde. Les côtes sont courtes et peu développées dans la muraille. La muraille est une étallonothèque épaisse et composée par des grains sombres en continuité avec les côtes ou entre elles. L'endothèque est subtabulaire avec des planchers incomplets. La périthèque peu développée est composée par des couches et des vésicules peu développées dans la périthèque.

**Remarques** – Par rapport à *Ironella giseldonensis* Starostina et Krasnov, 1972 cette espèce possède un diamètre calicinal moins grand, mais par rapport à *I. rutimeyeri* (Koby, 1889), elle possède le même diamètre calicinal mais une disposition des septes variable selon les modèles octaméral, enneaméral ou décaméral. Les huit, neuf ou 10 septes de premier cycle moins épais qui portent des auricules bien épais et en section de forme flabelloïde ou en de cuiller, différencient cette espèce de *Ironella rutimeyeri*. Aussi, la muraille épaisse, les polypierites serrés et en conséquence la périthèque peu développée sont d'autres caractères spécifiques de cette espèce.

**Âge de l'échantillon étudié** – Dogger (Jurassique moyen) de Anjambalo (près de Betioky, Madagascar). Dogger (Jurassique moyen) d'Ankotoboka (Madagascar)

***Ironella sp. 3***

(Planche 54-57 ; Tableau 45, Tableau 46, Tableau 47)

**Matériel** : 1 échantillon de Montfaucon2 (Suisse Jura, Suisse – MON2) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale). 1 échantillon de Montfaucon (Suisse Jura, Suisse – MON3). 1 échantillon de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE F) dont 2 lames minces (une transversale et une longitudinale).

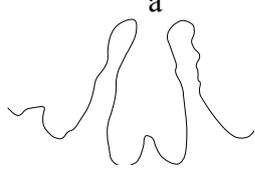
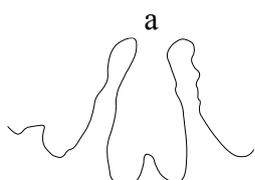
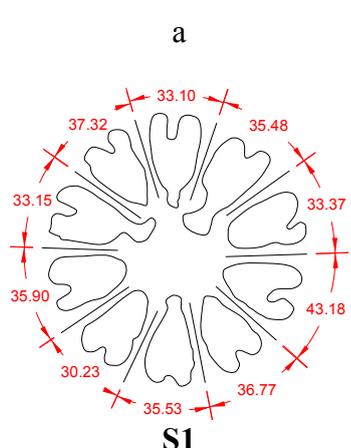
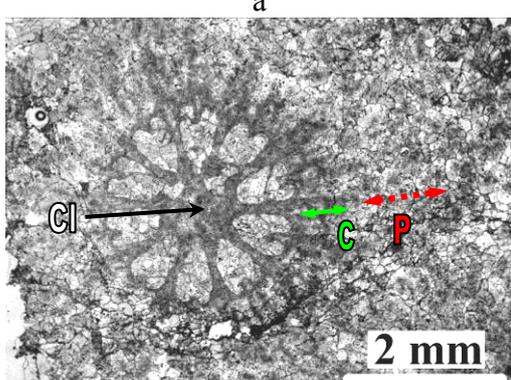
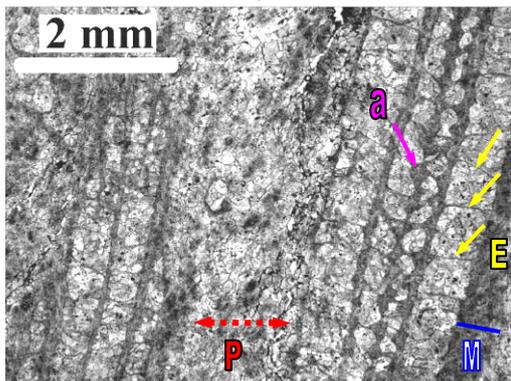
**Dimensions** :

Échantillon	c-c (mm)			dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
MON2	5,30	3,88	6,81	2,57	2,34	2,80	10+10
MON3	5,23	3,14	6,38	2,49	1,68	2,86	10+10
SGE F	4,56	3,54	5,74	2,39	2,22	2,63	10+10

c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes

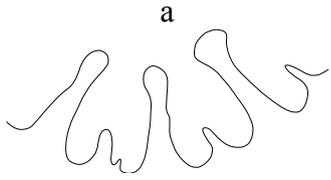
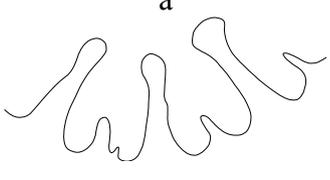
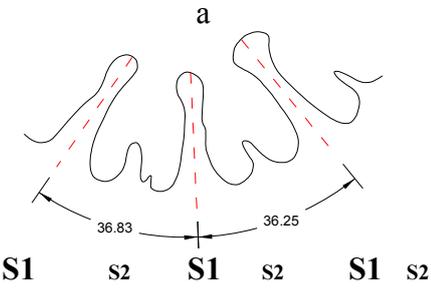
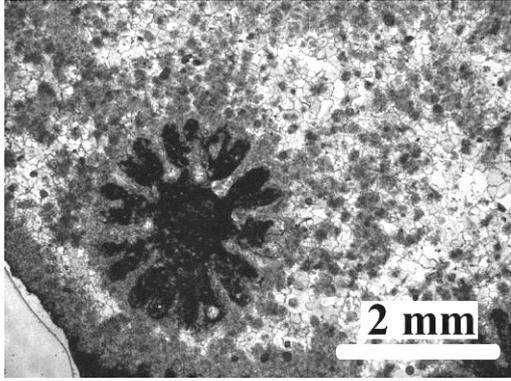
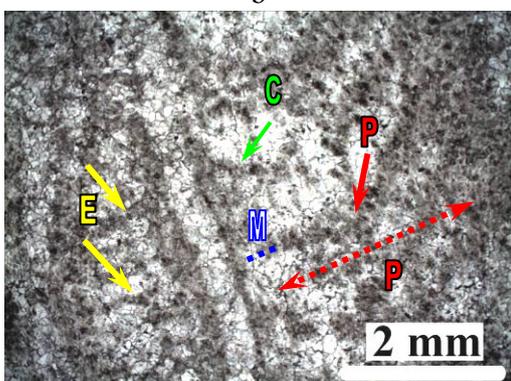
**MON 3, MON 2 et SGE F** – Les polypiers sont coloniaux massifs, en dôme ou irrégulier. L'arrangement des polypierites est plocloïde, la périthèque est développée entre les polypierites ou par endroit moins développée. Les polypierites sont peu serrés, saillants en forme des cônes tronqués. Les côtes descendent sur les bords des polypierites et rendent la périthèque costulée entre les polypierites. Les calices sont un peu profonds au centre. Les calices sont circulaires ou subcirculaires. Les éléments radiaires sont des costo-septes

bicunéiformes, débordants, forts et épais. Les septes sont en disposition décamérale, en deux cycles et avec symétrie radiale.

<b><i>Ironella sp. 3 de Montfaucon (MON 3)</i></b>	
A - Chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
 <p style="text-align: center;">a</p>	 <p style="text-align: center;">a</p>
C - Variabilité des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle, auricules et côtes
 <p style="text-align: center;">S1</p>	 <p style="text-align: center;">a</p>  <p style="text-align: center;">b</p>

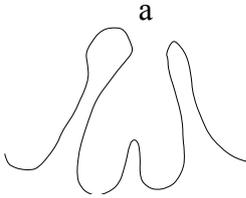
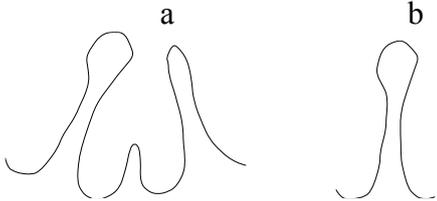
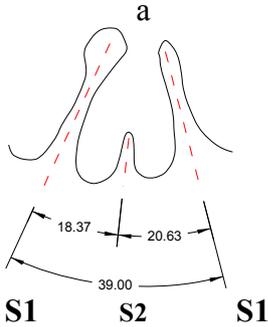
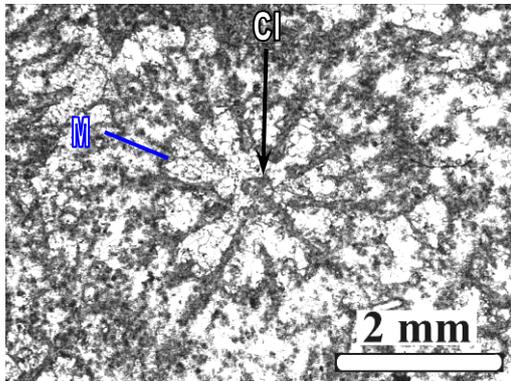
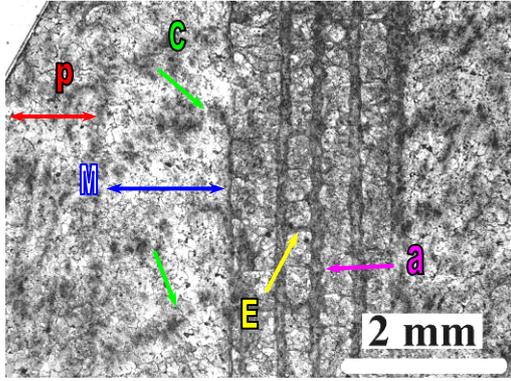
**Tableau 45 - A-D :** variabilité des éléments structuraux de *Ironella sp3.* de Montfaucon (Jura Suisse, Suisse).

**A :** Chambres interseptales ; a : Formes longues et rondes. **B :** Auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde. **C :** Variabilité des secteurs. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P), columelle (CI), muraille (M), auricules (a), et côtes (C).

<i>Ironella</i> sp. 3 de Montfaucon (MON 2)	
A - Chambres interseptales	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
 <p style="text-align: center;">a</p>	 <p style="text-align: center;">a</p>
C - Des secteurs	D - Endothèque, périthèque, muraille et côtes
 <p style="text-align: center;">a</p> <p style="text-align: center;">S1 s2 S1 s2 S1 s2</p>	 <p style="text-align: center;">a</p> <p style="text-align: right; font-weight: bold;">2 mm</p>  <p style="text-align: center;">b</p> <p style="text-align: right; font-weight: bold;">2 mm</p>

**Tableau 46 - A-D :** variabilité des éléments structuraux de *Ironella* sp. 3 de Montfaucon (Jura suisse).

**A :** Chambres interseptales ; a: Formes longues et rondes. **B :** Auricules et ornementation des septes. a : rhopaloïde et sans auricules. **C :** Des secteurs. **D :** a & b, Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M) et côtes (C).

<i>Ironella</i> sp. 3 de Saint-Germain-sur-Meuse (SGE F)	
A - Chambre interseptale	B - Des auricules/ Ornementation des septes
Profil : ronde	
Taille : longue	
	
C - Un secteur	D - Endothèque, périthèque, muraille, columelle, auricules et côtes
	 

**Tableau 47** - A-D : Des éléments structuraux de *Heliocoenia* sp. de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France).

A : Chambre interseptale, a : forme ronde et longue ; B : Auricules et ornementation des septes, a : rhopaloïde/claviforme et sans auricule, b : rhopaloïde, claviforme C : a, Un secteur. D : (a & b) Endothèque (E), périthèque (P), muraille (M), columelle (CI), auricules (a), et côtes (C).

Les septes du premier cycle sont les plus épais, longs et forts et granulés sur les faces latérales. Ils sont auriculés au bord interne par des auricules fortes et épaisses, en section transversale rhopaloides, flabelloïdes, podoïdes, en T et parfois pas bien déterminables. En section longitudinale les auricules paraissent comme des losanges. La longueur des S1 arrivent aux  $\frac{2}{3}$  du rayon du calice. Ils se soudent à la columelle par des tigelles ou des connections qui ne sont pas bien distinctes. Les septes du deuxième cycle sont beaucoup plus courts mais ils sont forts et épais et se développent jusqu'à  $\frac{1}{3}$  des S1. Les chambres interseptales sont longues et rondes. La columelle est pariétale, styloïde ou aplatie. L'endothèque est subtabulaire avec des planchers incomplets, minces, horizontaux ou peu convexes. La muraille est une étallonothèque épaissie, composée par les côtes fortes et granuleuses, des grains sombres et des structures trabéculaires discontinues existent entre les côtes et dans l'étallonothèque. La périthèque est constituée par des couches trabéculaires, des épines et des vésicules.

**Remarques** – La surface costulée de la périthèque, la disposition décamérale des septes avec symétrie radiale, les septes forts et épais, les côtes granuleuses, les éléments trabéculaires discontinus dans l'étallonothèque et l'extrémité de la muraille en forme de zigzag sont des caractères qui séparent cette espèce des autres.

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Montfaucon (Jura Suisse, Suisse). Oxfordien moyen (Jurassique supérieur), Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France).

***Ironella sp. 4***

(Planche 58, Planche 41-42)

**Matériel** : deux spécimens dont un échantillon de Ampasindava (Betioky, Madagascar – BET45) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale) et un échantillon de Betioky (Madagascar – BET5-2) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions :**

Échantillon	dl (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	
BET 45	3,95	3,84	4,06	12+12+24
c-c : distances entre les centres des calices ; dl : diamètre du lumen ; Ns : nombres de septes				

**BET 45 & BET 5-2** - Le polypier est colonial, massif de forme irrégulière. L'arrangement des calices est plococœde, la périthèque bien développée entre eux. Les calices sont subcirculaires, circulaires ou elliptiques. Les septes sont forts, épais et granulés aux faces latérales et ornés par des auricules flabelloïdes en section transversale au bord interne des S1 et des auricules à section losangique au bord interne des S2. En section longitudinale, les auricules paraissent losangiques et équidistants. Les 12 S1, 12 S2 et 24 S3 sont disposés selon le modèle dodécaméral avec symétrie bilatérale. Les septes S1 sont les plus développés et arrivent au centre et se soudent à la columelle pariétale. Les septes de deuxième cycle arrivent

à moitié ou au maximum aux  $\frac{2}{3}$  de la longueur des S1. Les septes de troisième cycle sont les moins développés, sans auricules. L'endothèque rare et subtabulaire. La périthèque bien développée entre les calices est composée par des couches trabéculaires et des vésicules disséminées.

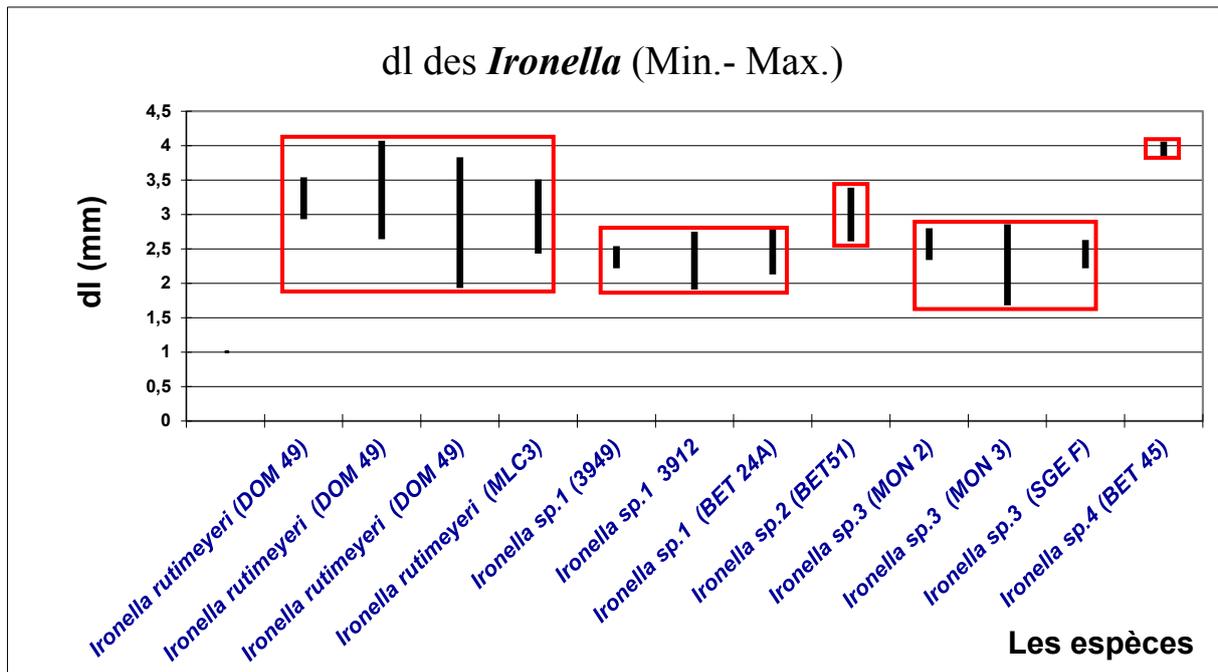
**Remarques** – *Ironella* sp.4 se sépare d'*I. sp. 2* par son diamètre calicinal plus grand, sa périthèque bien développée, les 12 septes de premier cycle forts et épais. Aussi il se distingue des autres *Ironella* (*I. rutimeyeri*, *Ironella* sp. 3) par son appareil septal dodécaméral.

**Âge de l'échantillon étudié** - Dogger (Jurassique moyen) de Betioky (Madagascar).

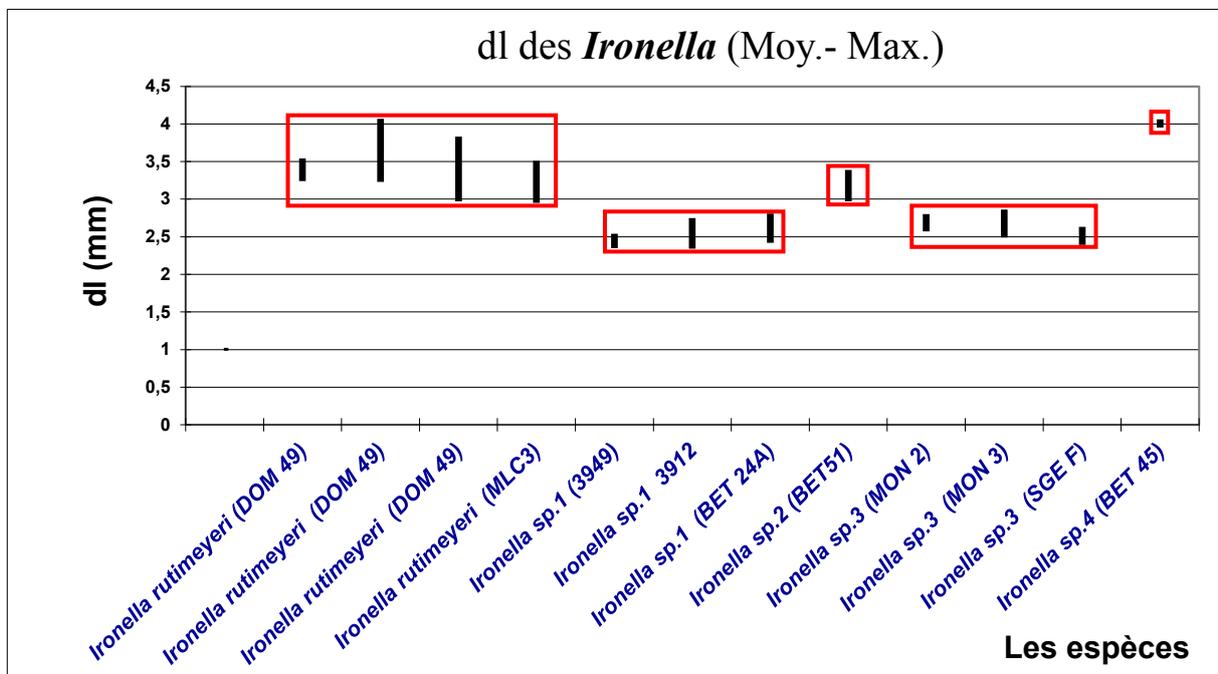
**Conclusion** – *Ironella* est le genre le plus proche de *Heliocoenia* par l'épaisseur de ses septes ornés de granules, sa muraille étallonothécale, ses trabécules secondaires continues ou discontinues issues des côtes, sa périthèque constituée par des disséminés et des couches trabéculaires épineuses qui donnent un aspect granuleux à la surface de la périthèque. Le genre *Ironella* se différencie de *Heliocoenia* par la symétrie radiale de son appareil septal, les auricules flabelliformes bien développées aux bords internes des septes, sa columelle pariétale et par sa microstructure, constituée de plus fortes trabécules néorhipidacanthées.

Les espèces d'*Ironella* se séparent essentiellement par la symétrie de leur appareil septal, le nombre des septes et le diamètre des calices. Les valeurs dl Minimum (Min.), dl Maximum (Max.) et dl Moyen (Moy.) ont été mesurées et peuvent être comparées dans des graphes (Figure 86, Figure 87, Figure 88). Comme nous l'avons vu précédemment chez les autres espèces étudiées de *Heliocoenia*, *Stylina* et *Pseudocoenia* ; la comparaison des dl Moy/Max qui représentent l'ensemble des diamètres mesurés dans une colonie, nous aidera à mieux séparer les espèces (Figure 87, Figure 88). Les espèces qui ont des intervalles de variabilité comparables sont distinguées par leur symétrie septale et leur nombre de septes.

Les dl Moy/Max des espèces d'*Ironella* étudiées, ont été comparés avec les dl Moy/Max des *Heliocoenia* (Figure 89) et *Stylina* (Figure 90) étudiés dans ce travail. La comparaison des espèces *Ironella* et *Heliocoenia* montre une séparation entre ces deux genres (Figure 89). Les différentes espèces de *Heliocoenia* possèdent des valeurs dl plus basses tandis que l'ensemble des espèces d'*Ironella* possède les valeurs dl les plus élevées (Figure 89). La comparaison de l'ensemble des valeurs dl des *Ironella*, *Heliocoenia* et *Stylina* ne montrent pas de séparations particulières entre *Ironella* et *Stylina* (Figure 90).



**Figure 86** – Comparaison des valeurs minimums et maximums de diamètre des calices (lumen) (dl Min. /Max. en millimètre) de l'ensemble des espèces d'*Ironella* étudiées.



**Figure 87** – Comparaison des valeurs moyennes et maximums de diamètre des calices (lumen) (dl Moy. /Max. en millimètre) de l'ensemble des espèces d'*Ironella* étudiées.

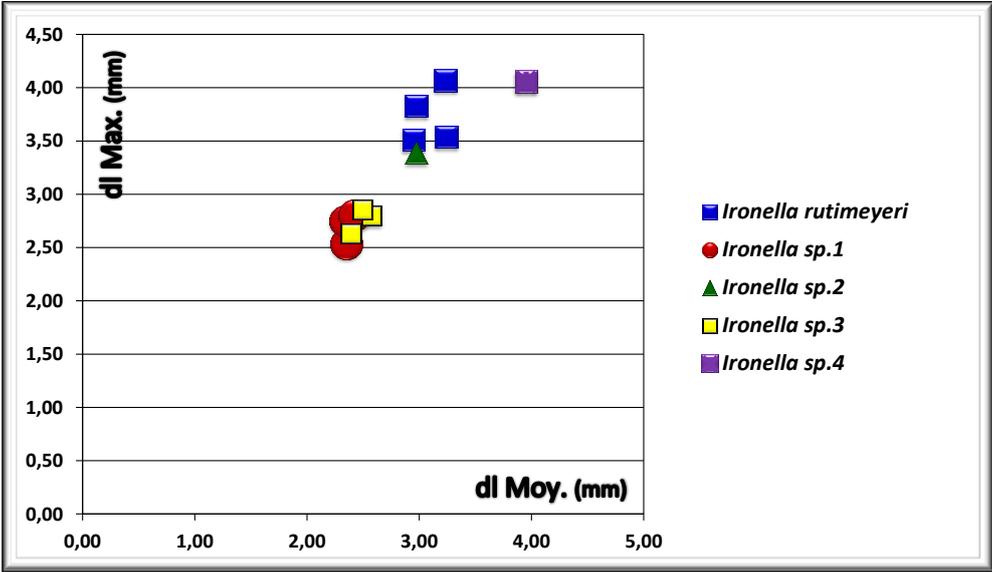


Figure 88 – Comparaison des dl Moy/Max des espèces étudiées d’*Ironella*.

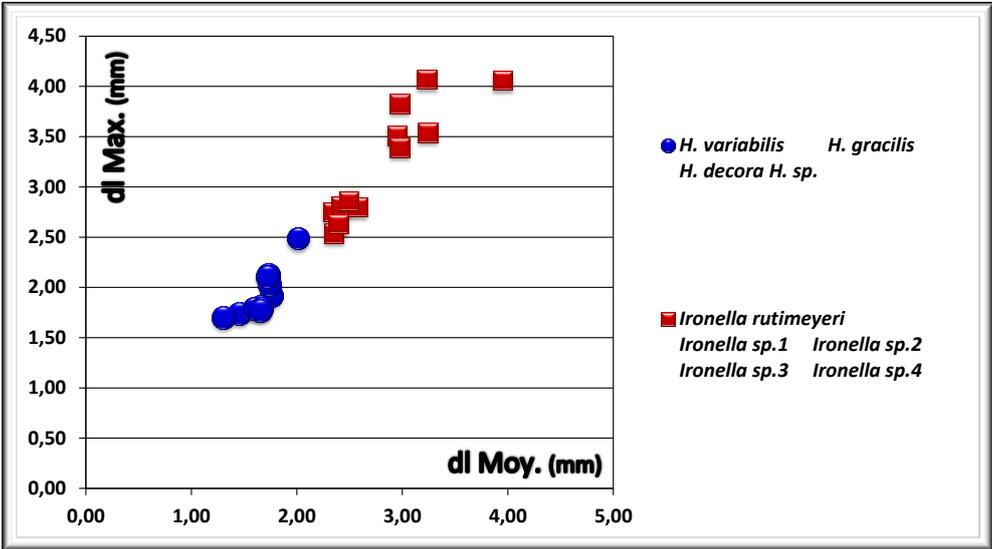


Figure 89 - Comparaison des dl Moy/Max des espèces étudiées d’*Ironella* et *Heliocoenia*.

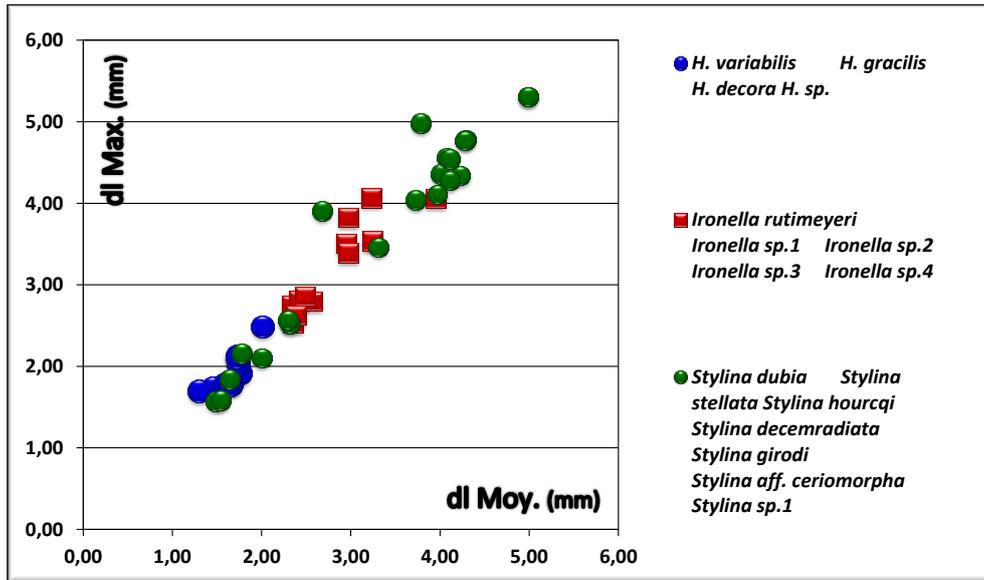


Figure 90 - Comparaison des dl Moy/Max des espèces étudiées de *Ironella*, *Heliocoenia* et *Stylina*.

### Genre *Diplocoenia* de Fromental 1857

**Espèce-type :** *Diplocoenia mirabilis* de Fromental 1857

Le genre *Diplocoenia* est un genre cérioïde et à ce titre il peut être considéré comme hors sujet de ce travail, mais il a souvent été considéré comme plocioïde et présente beaucoup de caractères en commun avec les Stylines. Pour ces raisons, je voudrais le mettre en discussion ici.

La description originale du genre a été donnée par de Fromental 1857 sur la base d'un spécimen de l'Hauterivien inférieur de St. Dizier (Haute-Marne, France) mais ce spécimen est perdu (Morycowa, 1997) et le gisement de la localité-type n'a pu être retrouvé pour examiner des topotypes (Löser, 2009). Le genre a été décrit par les auteurs depuis longtemps (Alloiteau 1958 ; Beauvais 1964 ; Morycowa 1964 & 1998 et beaucoup d'autres). 35 espèces nominales sont connues du Jurassique (Lathuilière 1989) et 18 espèces du Crétacé (dont 5 confirmés, 4 synonymes et 9 qui n'appartiennent pas à ce genre) (Löser 2000), ont été présentées pour ce genre.

Löser (2009) en examinant des spécimens de *Diplocoenia* de Gy-l'Evêque, (Yonne, France) qui ont les mêmes âges que l'holotype présenté par de Fromental (1857) ; et en complétant par l'étude de divers spécimens de plusieurs régions du monde, a révisé le genre *Diplocoenia* sur la base des caractères pris en compte dans la diagnose suivante

**Diagnose du genre** – Arrangement cérioïde à calices polygonaux. Septes compacts à symétrie radiale régulière de types 6, 8 ou 10. Septes libres ou anastomosés, subconfluent ou non confluent, ornés à leur bord interne et à leurs faces latérales par des granules. Les septes se réunissent au centre à la columelle. Endothèque faite d'un anneau dissépiemental ayant l'aspect d'une deuxième muraille interne et de dissépiements entre les septes. Muraille septothécale.

Columelle peu développée styloforme, lamellaire ou pariétale. La columelle peut apparaître plus épaisse à cause de la proximité des bords internes des septes.

**Remarques** – Eliášová (1990) a placé ce genre dans la famille des Placophyllidae (sous ordre Rhipidogyrina) sur la base de sa microstructure rhipidogyride alors que Morycowa & Masse (1998) l'ont placé dans la famille des Montlivaltiidae. De son côté, Löser l'assigne à la famille des Faviidae à cause de ses septes compacts et de l'ornementation des faces latérales et du bord distal. Lathuilière (2011 *sous presse*) aussi place ce genre avec doute dans la famille des Faviidae.

A mon avis, le genre *Diplocoenia* avec ses caractères comme les septes compacts et forts, ornés de granules aux faces latérales, l'ornementation du bord interne par les auricules qui ne sont pas bien connus encore, la columelle styloforme, lamellaire ou pariétale peut se placer dans la famille des Stylinidae. Löser ne décrit aucune microstructure pour ce genre. Mais il mentionne que la microstructure de *Diplocoenia* ne ressemble ni à famille des Rhipidogyridae ni à celle des Montlivaltiidae. Les lames minces étudiées de *Diplocoenia* dans ce travail montrent la microstructure très semblable à famille des Stylinidae remarquablement similaire à celles d'*Heliocoenia* et *Stylina*.

**Âge** – Toarcien ? Jurassique inférieur - Aptien (? Albien inférieur).

### Description des espèces :

***Diplocoenia varia*** Alloiteau 1958  
(Planche 45)

**Synonymie :**

Cit. 1958 *Diplocoenia varia* Alloiteau p.56 pl.2 fig.3, pl.3 fig.5, pl.13 fig.9, pl.14 fig.10

**Matériel** – 1 échantillon de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar – BET24) dont deux lames minces (une transversale et une longitudinale).

**Dimensions:**

Échantillon	d (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	
BET 24	2,09	2,02	2,17	Variable 24-32
c-c : distance entre les centres des calices ; d : diamètre de l'anneau dissépiemental ou faux calice ; Ns : nombre de septes				

**BET 24** – Le polypier est colonial massif et l'arrangement des calices est céroïde-plocoïde. Les calices sont polygonaux ou subcirculaires. Les septes sont bicunéiformes/cunéiformes et se disposent en mode décaméral et avec symétrie radiale. Les septes du premier cycle sont les plus forts et développés, ils arrivent aux 2/3-4/5 du rayon des calices ou arrivent à la columelle styloforme ou pariétale. L'endothèque est composée par un anneau interne, régulier ou irrégulier de dissépiments (faux calice) et de planchers incomplets entre les septes irrégulièrement rangés. Les septes du deuxième cycle peuvent atteindre et passer l'anneau

dissépimental. La muraille est une septhothèque. La microstructure des septes est composée par des points noirs correspondant à la coupe des trabécules subverticales.

**Âge de l'échantillon étudié** – Dogger (Jurassique moyen) de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar).

**Âge de l'espèce** – Bathonien.

***Diplocoenia sp.1***  
(Planche 45)

**Matériel** : 2 échantillons de Saint-Ursanne (Jura suisse – SURA3) dont deux lames minces transversales.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			d (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
SURA3	3,79	2,76	4,92	1,94	1,77	2,11	12+12
c-c : distance entre les centres des calices ; d : diamètre de l'anneau dissépimental ou faux calice ; Ns : nombre de septes							

**SURA3** – Le polypier colonial est en forme d'un globule allongé. L'arrangement des calices est céroïde. Les calices sont polygonaux. Entre les calices soudés, un relief comme une ligne de soudure entre les polypierites est visible. Les calices sont profonds au milieu et la columelle forte est visible aussi au milieu des calices. Les septes bicunéiformes sont forts et subconfluents ou non confluents sur la surface de la colonie. Les septes du premier cycle sont longs et forts, arrivent à la columelle et créent un grand amas polygonal dans la cavité centrale qui empêche de voir les probables connections entre les septes et la columelle et aussi de déterminer la forme de la columelle. Les S1 sont finement et irrégulièrement granulés aux faces latérales. Les septes de deuxième cycle arrivent au plus à la moitié de la longueur des S1 et passent l'anneau dissépimental. Les 24 septes se disposent selon un modèle dodécaméral avec une symétrie radiale. L'endothèque est constituée par un anneau circulaire de dissépiments à l'aspect d'une muraille délimitant un faux calice et par des planchers incomplets et des dissépiments entre les septes. La muraille est une septhothèque.

**Âge des échantillons étudiés** – Oxfordien moyen (Jurassique supérieur) de Saint-Ursanne (Jura suisse).

***Diplocoenia sp.2***  
(Planche 46)

**Matériel** – 1 échantillon de Ankotoboka (Betioky, Madagascar – BET6-36) dont une lame mince transversale.

**Dimensions:**

Échantillon	c-c (mm)			d (mm)			Ns
	Moy.	Min.	Max.	Moy.	Min.	Max.	
BET 6-36	2,03	1,67	2,55	1,34	1,21	1,47	12+12

c-c : distance entre les centres des calices ; d : diamètre de l'anneau dissépiemental ou faux calice ;  
Ns : nombre de septes

**BET 6-36** – La colonie est massive et l'arrangement des calices est cérioïde. Les calices sont subpolygonaux. Les éléments radiaires sont forts et longs. Les septes se disposent en mode dodécaméral avec symétrie radiale et en deux ou trois cycles. Les septes arrivent à la columelle et créent un grand périmètre autour de la columelle dans la cavité centrale qui empêche de voir les probables connections entre les septes et la columelle et aussi la forme de la columelle. Les septes S1 sont relativement forts. Les septes S2 sont plus courts mais passent l'anneau dissépiemental de l'endothèque.

**Âge de l'échantillon étudié** – Dogger (Jurassique moyen) de Ankotoboka (Betioky, Madagascar).

**Conclusions****Systématique et nomenclature**

Dans le sous-ordre Stylinina, 4 familles Stylinidae, Cyathophoridae, Solenocoeniidae et Rhipidogyridae ; et huit genres *Heliocoenia*, *Stylina*, *Ironella*, *Pseudocoeniopsis*, *Pseudocoenia*, *Cyathophora*, *Solenocoenia* et *Diplocoenia* et avec 37 espèces (34 espèces plocoides et 3 espèces cérioïdes) ont été étudiés.

*Stylina* Lamarck 1816; genre-type d'une famille et même d'un sous-ordre, riche de très nombreuses espèces nominales porte un statut incertain. Après avoir examiné plusieurs solutions, je propose de demander à la commission zoologique internationale un changement de la désignation de l'espèce-type de *Stylina*. Par cette dernière proposition, on peut choisir l'une des espèces de *Stylina* et son spécimen-type pour garder le nom de *Stylina* Lamarck, garder le nom de *Heliocoenia* et garder aussi la famille des Stylinidae et le sous ordre des Stylinina. En gardant *Stylina*, les genres *Gemmastrea* Blainville 1837, *Plesiostylina* Alloiteau 1958 et *Tremocoenia* d'Orbigny 1850 doivent être considérés comme des synonymes de *Stylina* Lamarck 1816.

Parmi les quatre syntypes du genre *Cyathophora* Michelin, 1843 (l'espèce-type : *Cyathophora richardi* Michelin, 1843) sous le n° M00071 ; au MNHN (Paris), deux sont des *Stylina* et les deux autres sont mal préservés. Löser (1994, 1998) considère *Cyathophora* comme *nomen dubium* mais il remarque que le spécimen M00067 du MNHN (Paris) est le plus proche de *Cyathophora richardi* Michelin. Dans la typotheque au MNHN (Paris), j'ai trouvé le spécimen figuré par Michelin (1843) sous le numéro A32288. Ce spécimen devrait être proposé en publication comme un lectotype et permettra de fixer le statut de *Cyathophora* Michelin 1843. Les genres *Cryptocoenia* d'Orbigny (1849) et *Dendrocoenia* d'Orbigny (1849) doivent être considérés comme synonymes de *Cyathophora* Michelin, 1843.

Depuis 1849, *Cryptocoenia* d'Orbigny (espèce-type : *Astrea alveolata* Goldfuss 1826) est un nom largement cité dans la littérature. L'observation du spécimen-type de ce genre préservé au Goldfuss Museum de Bonn montre tous les caractères génériques de *Cyathophora*. *Cryptocoenia* qui a été présenté à tort comme un nouveau genre par d'Orbigny, 1849 et utilisé après par les auteurs suivants (Edwards 1857, Koby 1881 et 1905), doit être considéré comme un synonyme de *Cyathophora* Michelin, 1843. En conséquence, la plupart des espèces de *Cryptocoenia* qui possèdent six septes développés disposés en symétrie radiale peuvent être placées parmi les *Pseudocoenia*. Les autres espèces qui présentent les caractères du spécimen-type de *Cryptocoenia*, seront classées avec *Cyathophora*.

Dans la littérature, la muraille parathécale a été considérée comme l'unique caractère distinctif entre *Adelocoenia* d'Orbigny (1849) (espèce-type : *Astrea castellum* Michelin 1843) et *Pseudocoenia* d'Orbigny (1850). Ce caractère ne peut pas être considéré comme distinctif entre ces deux genres, parce que *Pseudocoenia* peut aussi avoir une muraille mixte, parathécale ou paraseptothécale. En conséquence et en considérant les deux genres comme synonymes, *Adelocoenia* a la priorité mais les syntypes d'*Astrea castellum* sont perdus et je souhaite maintenir l'usage de *Pseudocoenia* aux dépens de la priorité d'*Adelocoenia* pour les motifs suivants :

- l'espèce-type *Adelocoenia castellum* n'a jamais été utilisée en combinaison avec le genre *Adelocoenia* depuis d'Orbigny 1850.
- *Adelocoenia* a été utilisée dans de nombreuses situations d'identifications erronées pour diverses espèces de *Stylinia*, *Solenocoenia* et *Etallonasteria*.
- *Pseudocoenia* est bien décrite et connue en morphologie et structure
- Une proposition a déjà été faite auprès de la commission pour préserver l'usage de *Pseudocoenia* (Löser 2007, case 3386).

*Pseudocoenia* d'Orbigny (1850) par son lectotype fixé par Löser (2007) (*Pseudocoenia bernardina* d'Orbigny 1850 - Coll. d'Orbigny № 4472b MNHN), est l'un de genres les plus connus parmi les coraux plocoïdes du Jurassique. Le genre *Adelocoenia* d'Orbigny (1849), et quelques espèces attribuées à tort à *Convexastrea* d'Orbigny (1849), *Cryptocoenia* d'Orbigny (1849), *Branchastraia* Blainville 1837 et *Elasmophora* Alloiteau, 1958 doivent trouver leur place dans la synonymie de *Pseudocoenia*.

Le genre *Heliocoenia* Étallon (1859) a été créé sur l'espèce-type *Heliocoenia variabilis* Étallon (1859) sans aucune image. L'espèce-type de ce genre a été considéré perdu. Récemment, deux spécimens d'*Heliocoenia variabilis* ont été observés dans le Musée jurassien des sciences naturelles de Porrentruy (Suisse), Le spécimen n°027 de la collection Thurmann provient d'Oyonnax et spécimen n°S1399 provient du Kimméridgien de Valfin. Les deux spécimens montrent tous les caractères de *Heliocoenia variabilis* Étallon (1859). Ce dernier est peut-être un syntype de *Heliocoenia*. Dans le doute, il pourrait être publié comme un néotype. Dans la synonymie avec *Heliocoenia* Étallon (1859), je place *Conocoenia* d'Orbigny, 1849, *Alloiteaucoenia* Beauvais 1964, *Alloiteaucoenia* (*Kobycoenia*) Beauvais 1964, *Stylohelia* de Fromentel 1861, *Psammohelia* de Fromentel 1861 et *Heliostylinia* Lafuste 1957.

Le genre *Ironella* Starostina et Krasnov, 1970 (espèce-type : *Ironella giseldonensis* Starostina et Krasnov, 1970). Starostina et Krasnov 1970 ont placé *Ironella* dans la famille Stylinidae. Roniewicz 1976, en ajoutant des caractères complémentaires a placé ce genre dans la famille

des Rhipidogyridae Koby, 1905 mais dans le nouveau sous-ordre des Rhipidogyrina Roniewicz, 1976. Elle établit la synonymie avec quelques espèces classées par certains auteurs dans les genres *Baryhelia* Felix, 1903, ou *Heterocoenia* Edwards & Haime, 1848. Le genre *Ironella* a beaucoup de caractères en commun avec *Heliocoenia*. Mais l'un des caractères essentiels chez *Ironella* est la taille plus forte de ses trabécules néorhipidacanthés. Ceci justifie sa place dans la famille des Rhipidogyridae. L'ensemble des caractères décrits dans ce chapitre cause à la fois distinction et rapprochement entre *Ironella* et *Heliocoenia*, ce qui m'a convaincu de garder *Ironella* dans la famille des Rhipidogyridae et de placer cette famille dans le sous-ordre des Stylinina.

Selon les caractères comme la présence de la columelle, l'endothèque subtabulaire et la muraille parathécale ou paraseptothécale, le genre *Pseudocoeniopsis* Roniewicz, 1976 (Espèce-type : *Pseudocoeniopsis maior* Roniewicz, 1976) peut être placé dans la famille Stylinidae.

*Solenocoenia* Roniewicz et Gill, 1976 (l'espèce-type : *Convexastrea semiradiata*, Étallon 1864) par son caractère unique - la présence de canaux entre les calices, visibles sur la surface de la périthèque - se distingue des autres genres plocoides. Roniewicz et Gill (1976) remarquent que la plupart des espèces jurassiques de *Convexastrea* tombent en synonymie avec *Solenocoenia*, *Etallonasteria* Roniewicz, *Elasmophora* Alloiteau ou *Pseudocoenia* d'Orbigny (Roniewicz 1976). Le genre *Solenocoenia* est valable et bien défini. Si un problème particulier de reconnaissance devait se poser il serait néanmoins utile de désigner un néotype, les syntypes ayant disparu. Le genre *Solenocoenia* initialement considéré comme *Incertae sedis* est désormais placé dans la famille Solenocoeniidae Roniewicz 2008.

## Disparité

Les différences entre les coraux plocoides peuvent se discuter aux niveaux des familles, des genres et des espèces.

### Disparité entre familles

Chez les différentes familles étudiées dans le sous-ordre des Stylinina, les Stylinidae et les Rhipidogyridae se distinguent essentiellement par rapport à leur microstructure. La microstructure chez les Rhipidogyridae et particulièrement chez *Ironella* est constituée d'une forme spéciale de trabécules néorhipidacanthés (Roniewicz, 1976) qui est différente en taille des trabécules des Stylinidae (Moore, 1956). Cependant, Roniewicz (1976) mentionne que les trabécules néorhipidacanthés sont minces mais en comparant avec les trabécules étudiées et observées chez les Stylinidae, la taille des trabécules est plus épaisse et plus longue chez les Rhipidogyridae que dans la famille des Stylinidae qui possèdent des trabécules moins épaisses et plus courtes. Entre les Stylinidae et les Rhipidogyridae, la microstructure est texturalement différente par rapport à la taille des trabécules mais il semble que son organisation dans les éléments radiaires est moins variable. Les trabécules chez ces deux familles se disposent verticalement des deux côtés d'un plan central et deviennent ramifiées horizontalement depuis ce plan central vers les faces latérales des éléments radiaires selon des trajets directs ou courbes. Cette disposition verticale des trabécules semble être périodique parce que les trabécules ramifiées et les points noirs peuvent être observés en même temps dans une section transversale.

Il est nécessaire de dire que la plupart de nos connaissances sur la microstructure de Stylinidae sont le résultat de nos études sur *Stylina* et *Heliocoenia*. La microstructure des *Pseudocoenia*, *Pseudocoeniopsis* et *Diplocoenia* n'est pas encore bien connue mais il y a des indices comme les points noirs observés dans microstructure de *Diplocoenia* ou des faibles traces de trabécules chez *Pseudocoenia* ou *Pseudocoeniopsis*. La microstructure de ces trois genres est plus proche de ce qui existe chez *Stylina* et *Heliocoenia* que chez *Ironella* de la famille des Rhipidogyridae. Cependant, *Pseudocoenia* aussi montre une forme particulière de microstructure inconnue qui pourrait augmenter la disparité de microstructure dans la famille des Stylinidae.

#### Disparité entre genres

Au sein des familles Rhipidogyridae et Stylinidae, on peut trouver des structures variables. La variabilité structurale chez ces deux familles se manifeste dans la symétrie du calice, les auricules, la columelle, l'endothèque, la périthèque et la muraille. La symétrie chez les Stylinidae est bilatérale (*Heliocoenia*), radiale (*Stylina*, *Pseudocoenia*, *Pseudocoeniopsis* et *Diplocoenia*) ou montre une symétrie bilatérale particulière entre les secteurs (*Bilaterocoenia*). Chez les différentes espèces d'*Ironella* étudiées de la famille des Rhipidogyridae les auricules sont flabelliformes et variables en sections sous des formes lancéolées ou rhopaloïdes. Les auricules koutaliformes, hastiformes et en section fourchue, rhopaloïde, en forme de T ou lancéolée peuvent être observées chez la plupart des genres et espèces de Stylinidae. Chez *Ironella* de la famille des Rhipidogyridae, la columelle est pariétale (variable en section, styloforme, substyloforme ou lentiforme) tandis que chez les Stylinidae on peut trouver des formes de columelle styloforme, substyloforme, pariétale, aplatie, lamellaire et lentiforme en volume ou en sections ; ou des genres sans columelle (*Pseudocoenia* et *Bilaterocoenia*). Chez *Ironella* la muraille est plutôt étallonothéciale mais chez les Stylinidae des murailles de type parathèque, paraseptothèque, septothèque et étallonothèque peuvent être observées. L'endothèque chez *Ironella* est plutôt subtabulaire tandis que chez les Stylinidae elle peut être subtabulaire, tabulaire, vésiculeuse, abondante ou rare. *Ironella* possède une périthèque composée par des couches trabéculaires épineuses et des dissépiments tandis que les Stylinidae possèdent une périthèque variable composée par des couches trabéculaires avec ou sans épines, des dissépiments ou tabulae avec ou sans traces des côtes. Chez les familles Rhipidogyridae, Cyathophoridae et Solenocoeniidae, on voit moins de disparité tandis que la symétrie chez ces familles est radiale.

La famille Cyathophoridae se distingue des autres familles dans le sous-ordre des Stylinina par sa muraille tabulothéciale ou septotabulothéciale et les septes moins développés qui ne passent pas les planchers (tabulae) endothécales.

La famille Solenocoeniidae possède une structure unique qui sépare cette famille des autres : les canaux dans la périthèque entre les polypierites.

#### Disparité entre espèces

En passant du niveau de la famille à celui des genres, la variabilité structurale et microstructurale baisse et devient plus stable mais la variabilité d'autres caractères augmente chez les espèces d'un genre. Les caractères comme la disposition des éléments radiaires (hexamérale, octamérale, décamérale ou ...), le nombre des septes, la longueur et l'épaisseur des septes, les côtes et leurs relations entre elles et avec les éléments radiaires des autres polypierites, la forme des chambres interseptales, les angles des secteurs, la forme et l'épaisseur de la muraille, les distances entre les centres des calices, le diamètre des calices et

le développement de l'endothèque et de la périthèque. La diversité d'état de ces caractères justifie de séparer les espèces.

En paléontologie systématique, les niveaux de classement sont fondés sur des principes différents.

Dans les niveaux systématiques élevés, la diversité des structures ou microstructures (disparité) est grande mais à l'intérieur d'un taxon de catégorie inférieure la diversité des caractères et des structures vont diminuer. Une structure ou microstructure unique ou quelques structures ou microstructures particulières avec une gamme de changement très faible, nous permettent de définir une famille. Une famille est composée de genres qui présentent beaucoup de similitudes structurales ou microstructurales entre eux mais qui possèdent une diversité d'espèces fondée sur des caractères variables.

### **Ontogénie**

L'analyse des sections sériées transversales chez deux genres *Heliocoenia* et *Pseusocoenia* de la famille des Stylinidae, nous révèle un développement différent par rapport à notre connaissance sur l'ontogénèse des Scleractinia.

Chez les *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France) (Planche IV, sections 1,630-1,605 cm de l'échantillon PPA1073I-F), les résultats des sections sériées transversales montrent que la disposition des septes commence son développement par quatre septes S1 à la place de six septes habituellement rapportés pour les Scleractinia. Ces quatre septes sont quasiment disposés à angles droits et ils se soudent à la columelle en créant de grands secteurs où se développent les deux autres septes S1 et les S2.

L'étude des sections sériées transversales de l'un des *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Meuse, France) (Planche XXIV, sections 2,930 et 2,950 cm ; l'échantillon de DOM) nous montre que chez cette espèce comme *Heliocoenia*, le développement des septes commence aussi par les quatre septes primaires à angles droits à la place des six. Les quatre autres septes S1 se développent entre ces quatre primaires et ils se développent avec les huit septes S2 jusqu'au stade adulte du polypiérite.

Le développement des calices chez les coraux plocoides commençant par quatre septes primaires est rapporté pour la première fois dans ce travail. Ce développement initial semble être une règle commune aux deux genres *Heliocoenia* et *Pseudocoenia*. Cette observation change notre connaissance sur l'ontogénèse des Scleractinia mais nécessite encore beaucoup d'investigations dans les différentes familles et genres des Scleractinia.



## **CHAPITRE 5 : Paléontologie quantitative**

---

### **Introduction**

Depuis longtemps, les études systématiques et la classification des espèces, genres, familles et des autres niveaux plus élevés, reposent traditionnellement sur la description et la comparaison de caractères qualitatifs et quantitatifs. Ces caractères quantitatifs ont d'abord été des mesures linéaires (par exemple diamètre de calices) ou des dénombrements (par exemple nombre de septes). Depuis quelques années l'analyse globale d'un contour est possible grâce à des méthodes et des logiciels qui peuvent analyser des formes compliquées. L'analyse Fourier elliptique pratiquée grâce au logiciel SHAPE et l'analyse des dimensions fractales par le logiciel Xfracdim nous aideront à décrire le contour des calices en sections. Comme toute approche morphologique, ces méthodes peuvent permettre d'approcher la variabilité des organismes à différents niveaux : variabilité ontogénétique, intracoloniaire, intercoloniaire, intraspécifique, intragénérique....

### **Analyse de Fourier elliptique**

#### **Introduction**

En paléontologie systématique, les différentes espèces d'un genre se caractérisent par des caractères quantitatifs et des caractères qualitatifs variables. Une méthode descriptive qualitative permettant de décrire des espèces selon leurs caractères morphologiques reste un préalable indispensable. L'analyse de Fourier elliptique nous permet de quantifier la variabilité structurale des calices, des colonies et des espèces. Aussi, elle nous permet de confirmer notre approche qualitative sur les structures et en conséquence de séparer les espèces plus rigoureusement.

En considérant que les différentes espèces - de coraux plocoides par exemple - se séparent selon leur taille variable (le diamètre de calice), une analyse quantitative de contour de plusieurs calices nous montre les degrés des ressemblances ou dissemblances des contours analysés. Ces analyses des contours fournissent une évaluation quantifiée globale de la forme et de la taille des septes et des calices.

Depuis quelques années l'analyse Fourier elliptique (par décomposition en harmoniques) a été utilisée par des paléontologues pour quantifier des formes variables et simplifier des contours d'espèces fossiles (Kaesler et Waters, 1972 ; Anstey et Delmet, 1973 ; Christopher et Waters, 1974 ; Verrecchia et al. 1996 ; Dommergues et al. 2003 ; Bachnou et Boughdiri, 2005 ; Courville et al. 2007).

Les différentes espèces de coraux plocoides étudiées dans ce travail ont été systématiquement distinguées par une description des caractères structuraux et morphométriques au chapitre 4.

Parmi ces coraux et ceux étudiés par les auteurs dans la littérature, cinq formes différentes de coraux étudiés (21 sections sériées transversales de ce travail) , neuf contours des individus de quatre espèces différentes de Roniewicz (1976) et 46 modèles théoriques ont été choisis et analysés et décomposés en séries de Fourier par le logiciel SHAPE.

Le logiciel SHAPE (<http://life.bio.sunysb.edu/morph>) est un logiciel simple et pratique qui nous permet d'analyser des contours de formes relativement compliquées à partir d'images Bitmap. Les résultats sortant de cette analyse peuvent être récupérés par un tableur comme Excel pour être présentés par un simple graphe en nuage de points.

Pour analyser le contour des calices en section, j'ai transformé des contours sélectionnés de sections sériées transversales et de la littérature en images Bitmap noir et blanc. Aussi, à cause de quelques limites de la méthode à analyser des formes unitaires (le logiciel SHAPE considère les formes avec columelle libre et non-connectée aux septes comme deux objets et fait les analyses séparément), j'ai fait des modèles structuraux théoriques des calices sans columelle. Ces modèles simples incluent des différences de tailles, d'appareil septaux (symétrie 6, 8...) de présence : absence de columelle. Ils ont aussi été transformés en images Bitmap noir et blanc pour comprendre comment les différentes formes se groupent ou se séparent et aussi pour comparer avec les formes issues de la littérature.

## Matériel et méthodes

### Matériel

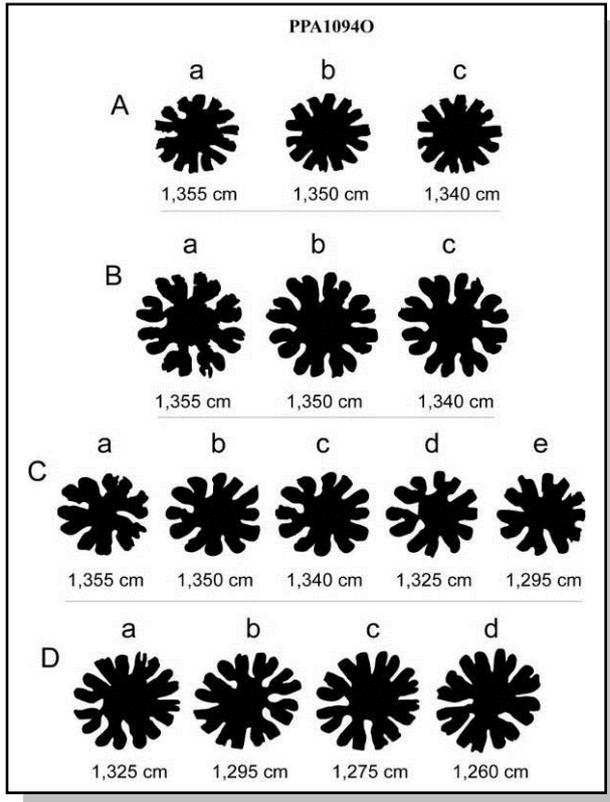
Le matériel employé et analysé pour cette étude provient de trois origines différentes. Une part provient de sections sériées transversales de calices de deux espèces sélectionnées parmi les coraux plocoides sans columelle de ce travail. Une deuxième part provient des illustrations de la littérature en particulier des formes figurées par Roniewicz (1976). Une troisième part du matériel est constituée par des contours théoriques purement conceptuels.

Contours sélectionnés résultant de sections sériées transversales:

- 1- *Pseudocoenia brevisseptata* : PPA1094O de Bure (Meuse, France), Figure 91
- 2- *Pseudocoenia fromenteli* : PPA1140AQ de Bure (Meuse, France), Figure 92.

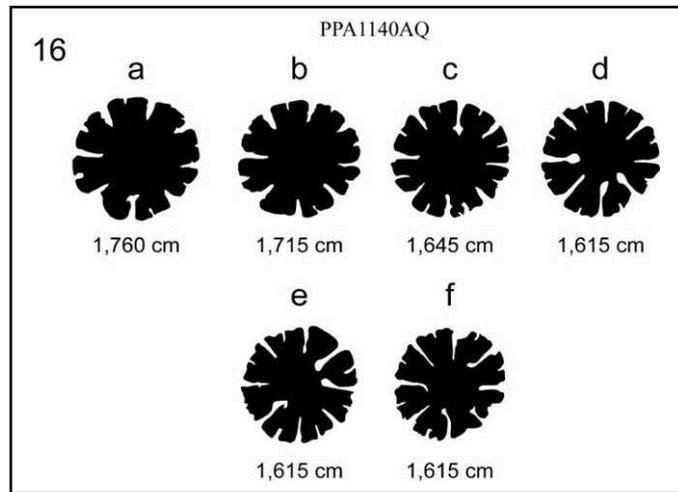
Contours sélectionnés de Roniewicz 1976 (Figure 93; Figure 94) :

- 1- R-1-1: Planche IV - Fig. 1. *Cyathophora claudiensis* Étallon.
- 2- R-2-1: Planche IV - Fig. 3. *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny).
- 3- R-2-2: Planche IV - Fig. 3. *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny).
- 4- R-2-3: Planche IV - Fig. 3. *Pseudocoenia hexaphyllia* (d'Orbigny).
- 5- R-3-1: Planche IV - Fig. 4. *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny).
- 6- R-3-2: Planche IV - Fig. 4. *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny).
- 7- R-3-3: Planche IV - Fig. 4. *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny).
- 8- R-3-4: Planche IV - Fig. 4. *Pseudocoenia radisensis* (d'Orbigny).
- 9- R-4-A, C, D, E, H et O: Planche IX - Fig. 2b. *Heliocoenia orbigny* Roniewicz.



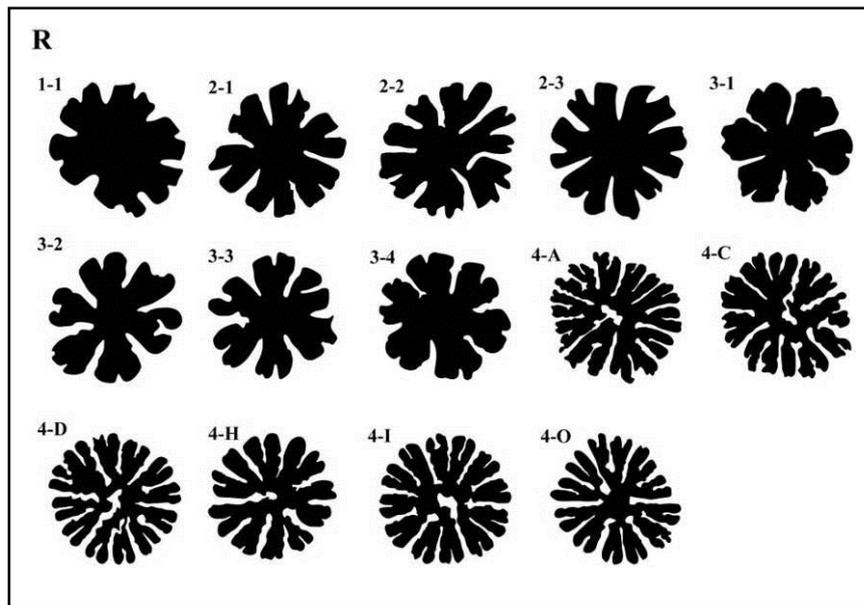
**Figure 91** - Contours de calices sélectionnés parmi des sections sériees transversales de l'échantillon PPA1094O de Bure (Meuse, Lorraine, France). Les contours sont tracés avec le logiciel CANVAS9® et enregistrés en image noir et blanc de format Bitmap. **A** a-c : calices heptaméraux. **B** a-c : calices octaméraux. **C** a-e : calices hexaméraux. **D** a-d : calices octaméraux.

**Figure 92** - Contours de calices sélectionnés parmi les sections sériees transversales de l'échantillon PPA1140AQ de Bure (Meuse, Lorraine, France). Les contours sont tracés avec le logiciel CANVAS9® et enregistrés en image noir et blanc de format Bitmap. **16** a-f : calices octaméraux.

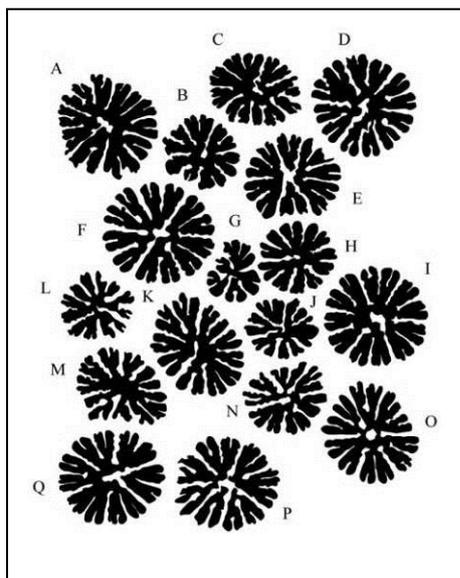


### Contours théoriques

Les contours théoriques ont été obtenus en faisant varier principalement les paramètres suivants : type de symétrie (e.g. 6, 8, 10), nombre de cycles, épaisseur des septes, forme des septes, taille des calices, longueur des septes, forme des chambres interseptales. Dans le détail, les 46 contours produits se caractérisent donc ainsi :



**Figure 93** - les 14 contours des espèces sélectionnées de Roniewicz, 1976 en noir et blanc.



**Figure 94** - *Heliocoenia orbigny* Roniewicz in Roniewicz (1976 Pl. IX, Fig. 2b), Kimméridgien inférieur Topalu IV transformé en contours noir et blanc. Les calices sont situés dans leurs propres places relatives.

Les modèles hexaméraux (Figure 95) :

- 1- 6 septes (un cycle), septes minces avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 2- 12 septes (deux cycles), septes minces avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 3- 24 septes (trois cycles), septes minces avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 4- 6 septes (un cycle), septes deux fois épais (par rapport de « № 1 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.

- 5- 12 septes (deux cycles), septes deux fois épais (par rapport de « N° 2 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 6- 24 septes (deux cycles), septes deux fois épais (par rapport de « N° 3 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 7- 6 septes, (un cycle), septes minces et courts ( $\frac{1}{2}$  longueur du septe « N° 1 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 8- 12 septes (deux cycles), longueur des septes minces de deuxième cycle  $\frac{1}{3}$  longueur du septes deuxième cycle du « N° 2 », avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 9- 24 septes (trois cycles), longueur des septes minces de troisième cycle  $\frac{1}{3}$  longueur du septes du « N° 3 », avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 10- 6 septes (un cycle), septes minces avec bords parallèles symétrie radiale, les angles entre les septes sont :  $57^\circ, 66^\circ, 57^\circ, 66^\circ$  et  $57^\circ$ , petite taille.
- 11- 6 septes (un cycle), septes minces avec bords parallèles, symétrie radiale, calice tournés  $10^\circ$  par rapport à l'orientation de « N° 1 », petite taille.
- 12- 6 septes (un cycle), septes S1 minces et courbes, symétrie radiale, petite taille.
- 13- 6 septes (un cycle), septes quatre fois épais (par rapport de « N° 1 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 14- 12 septes (deux cycles), septes quatre fois épais (par rapport de « N° 2 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 15- 6 septes (un cycle), septes quatre fois épais (par rapport de « N° 1 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice deux fois grand (par rapport de « N° 1 »).
- 16- 12 septes (deux cycles), septes quatre fois épais (par rapport de « N° 2 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice deux fois grand (par rapport de « N° 2 »).
- 17- 6 septes (un cycle), septes quatre fois épais (par rapport de « N° 1 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice quatre fois grand (par rapport de « N° 1 »).
- 18- 12 septes (deux cycles), septes quatre fois épais (par rapport de « N° 2 »), avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice quatre fois grand (par rapport de « N° 2 »).
- 19- 6 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales en boîte, petite taille.
- 20- 12 septes (deux cycles), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales en boîte, petite taille.
- 21- 24 septes (trois cycles), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales en boîte, petite taille.
- 22- 6 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.
- 23- 12 septes (deux cycles), les septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales ronde, petite taille.
- 24- 24 septes (trois cycles), les septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.
- 25- 24 septes (trois cycles), les septes minces de deuxième et troisième cycles atténués rapidement vers cavité centrale, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.

Les modèles heptaméraux (Figure 97) :

- 1- 7 septes (un cycle), septes minces et avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 2- 14 septes (deux cycles), septes minces et avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.

- 3- 28 septes (deux cycles), septes minces et avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 4- 7 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.
- 5- 14 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.
- 6- 28 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.

Les modèles octaméraux (Figure 96) :

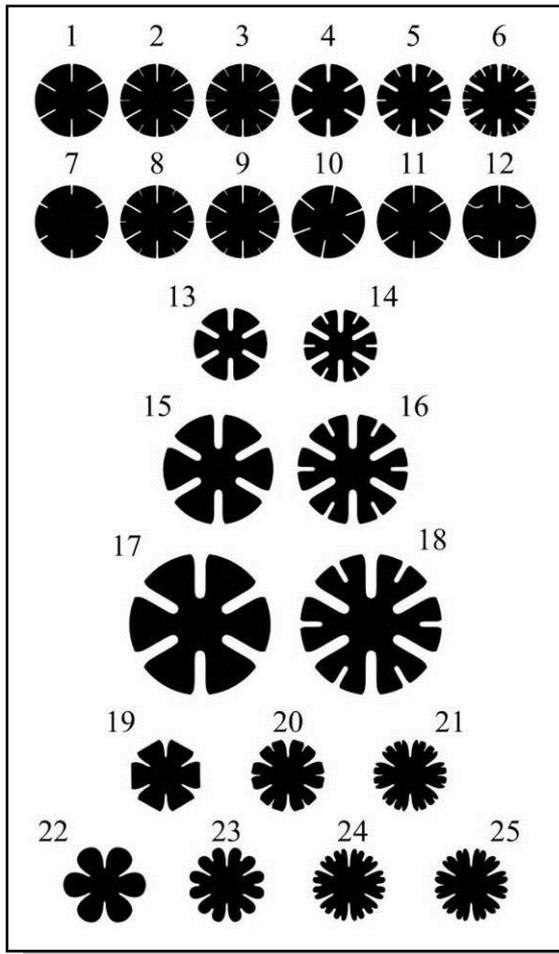
- 1- 8 septes (un cycle), les septes minces et avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 2- 16 septes (deux cycles), septes minces et avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 3- 32 septes (trois cycles), septes minces et avec bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.
- 4- 8 septes (un cycle), septes quatre fois épais (par rapport de « N<sup>o</sup> 1 »), et avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice deux fois grand (par rapport de « N<sup>o</sup> 1 »).
- 5- 16 septes (deux cycles), septes quatre fois épais (par rapport de « N<sup>o</sup> 2 »), et avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice deux fois grand (par rapport de « N<sup>o</sup> 2 »).
- 6- 8 septes (un cycle), septes quatre fois épais (par rapport de « N<sup>o</sup> 1 »), et avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice quatre fois grand (par rapport de « N<sup>o</sup> 1 »).
- 7- 16 septes (deux cycles), septes quatre fois épais (par rapport de « N<sup>o</sup> 2 »), et avec bords parallèles, symétrie radiale, diamètre de calice quatre fois grand (par rapport de « N<sup>o</sup> 2 »).
- 8- 8 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales en boîte, petite taille.
- 9- 16 septes (deux cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales en boîte, petite taille.
- 10- 32 septes (trois cycles), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales en boîte, petite taille.
- 11- 8 septes (un cycle), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.
- 12- 16 septes (deux cycles), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.
- 13- 32 septes (trois cycles), septes minces atténués, symétrie radiale, chambres interseptales rondes, petite taille.

Les modèles enneaméraux (Figure 98-1) :

- 1- 9 septes (un cycle), septes minces à bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.

Les modèles décaméraux (Figure 98-2) :

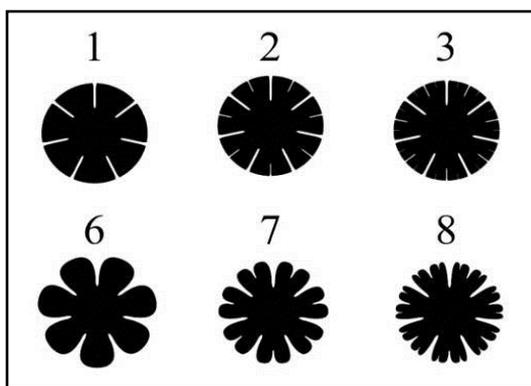
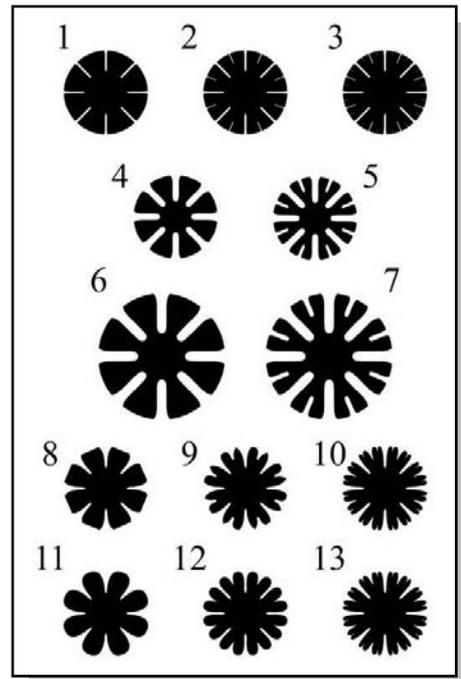
- 1- 10 septes (un cycle), septes minces à bords parallèles, symétrie radiale, petite taille.



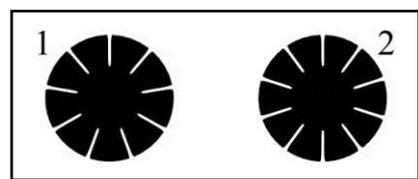
**Figure 95 - 1-25** : modèles schématiques hexaméraux.



**Figure 96 - 1-13** : modèles schématiques octaméraux.



**Figure 97 - 1-8** : modèles schématiques heptaméraux.

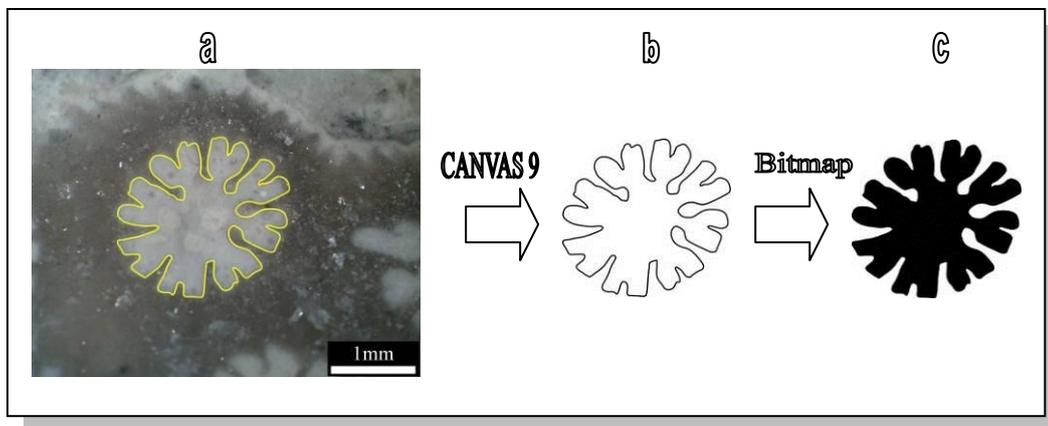


**Figure 98 - modèles (1)** : enneamérale et (2) : décaméral en noir et blanc.

## Méthode d'analyse

### Préparation des images

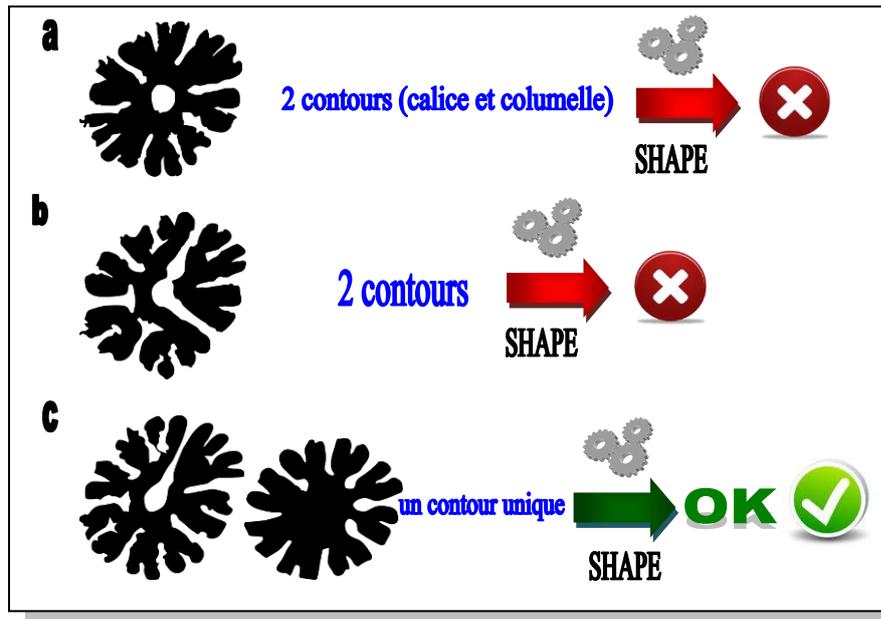
Les calices de sections sériées transversales ont été photographiés via une loupe binoculaire équipée de caméra numérique et les photos ont été enregistrées en mode JPEG. Sur les photos, j'ai choisi de tracer les contours manuellement à l'aide du logiciel CANVAS 9® plutôt que de pratiquer un seuillage automatique de façon à limiter le plus possible les effets de la diagenèse sur la définition des contours. La surface délimitée par cette ligne est remplie en noir. Ensuite, chaque contour a été enregistré en format Bitmap (avec l'extension de fichier : \*.bmp) (Figure 99).



**Figure 99 - Obtention des contours** a : tracer du contour sur l'image d'une section transversale de calice à l'aide du logiciel CANVAS 9®. b : contour du calice. c : la surface délimitée par le contour est noircie par le même logiciel.

Pour obtenir des résultats satisfaisants il faut faire attention à quelques points.

- Pour mesurer la taille des contours on peut ajouter une échelle en bas d'image.
- Il est préférable d'orienter dès le départ un S1 sur la verticale.
- On ne peut analyser qu'un contour à la fois. Lorsque deux septes s'anastomosent ou lorsqu'il y a une columelle sans connexion aux septes, un calice ne correspond plus à un seul contour mais à deux et le calice ne peut plus faire l'objet d'une analyse (Figure 100)



**Figure 100** - les formes analysables ou non-analysables dans le logiciel SHAPE. Les calices composés par deux ou plusieurs contours (a et b) ne pourront pas être analysés

Les contours issus de Roniewicz (1976) ont été choisis parmi les genres sans columelle (*Cyathophora* et *Pseudocoenia*) (liste au-dessus ; Figure 93, 1-3) et certains calices avec columelle (*Heliocoenia orbigny*) (liste au-dessus ; Figure 93, 4 A-O). Les figures de cet article ont été scannées et enregistrées en mode JPEG. Le reste de la procédure est identique à celle utilisée pour les sections sériées. Pour éviter de problèmes de contours multiples, la columelle des *Heliocoenia* a été connectée artificiellement à un septe (Figure 93, 4A, 4C, 4D, 4H et 4I).

### Traitement informatique des contours

Les images binaires obtenues ont été traitées à l'aide du logiciel SHAPE qui permet d'obtenir la décomposition en série de Fourier des contours. Je rappellerai ici la procédure bien décrite dans le manuel associé au programme et aussi par (Richard 2005). En précisant les options prises. Le logiciel SHAPE est composé par quatre sous-programmes nommés : ChainCoder, Chc2Nef, PrinComp et PrinPrint.

La première étape est le chargement de l'image au format BMP par ChainCoder qui identifie et étiquette les contours (plusieurs contours ou objets peuvent être traités en même temps, cf Figure 101A) et les transforme en données numériques pour les restituer dans un fichier de type .chc. (Figure 101A). Le logiciel présente une partie binarisation des images en niveau de gris qui n'a pas été utilisée.

La deuxième étape consiste à prendre le fichier « \*.chc » pour calculer les séries de Fourier avec le programme Ch2Nef (Figure 101B). Les résultats numériques seront enregistrés dans un fichier « \*.nef » qui est lisible par Bloc-note ou Excel. Dans cette étape, après avoir choisi le fichier et sa destination d'enregistrement, il faut choisir le nombre des harmoniques pour décrire valablement les contours (Figure 101B). Normalement, pour une forme pas très compliquée, 15 harmoniques suffisent (Richard 2005), mais j'ai choisi 20 harmoniques pour les modèles conceptuels et un maximum de 60 harmoniques pour les sections de calices réelles.

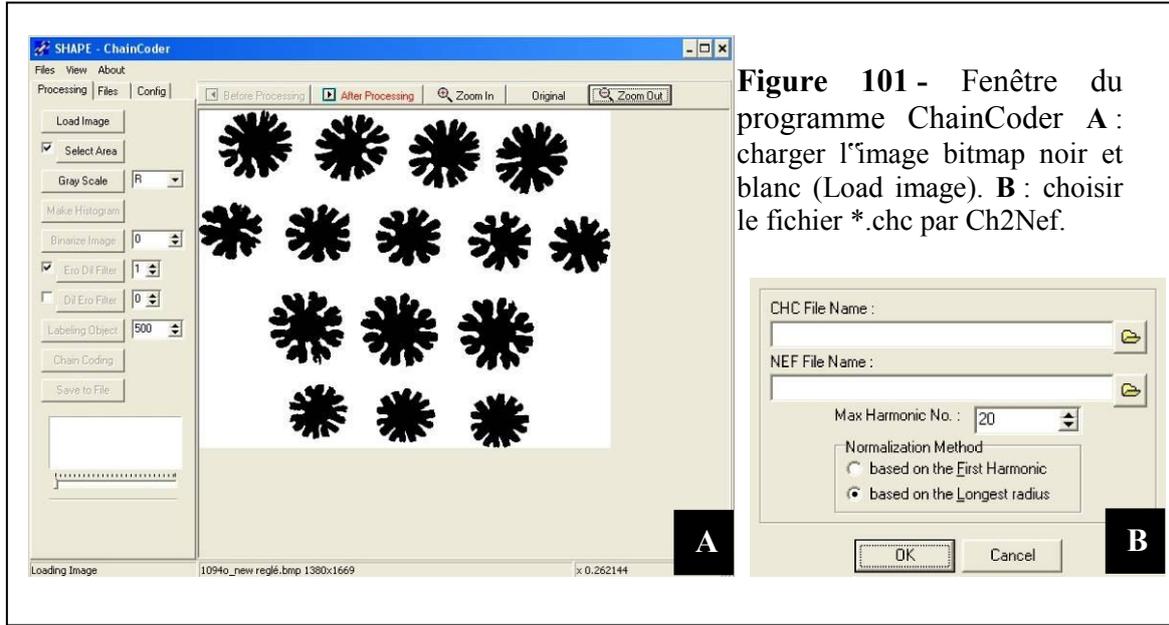


Figure 101 - Fenêtre du programme ChainCoder A : charger l'image bitmap noir et blanc (Load image). B : choisir le fichier \*.chc par Ch2Nef.

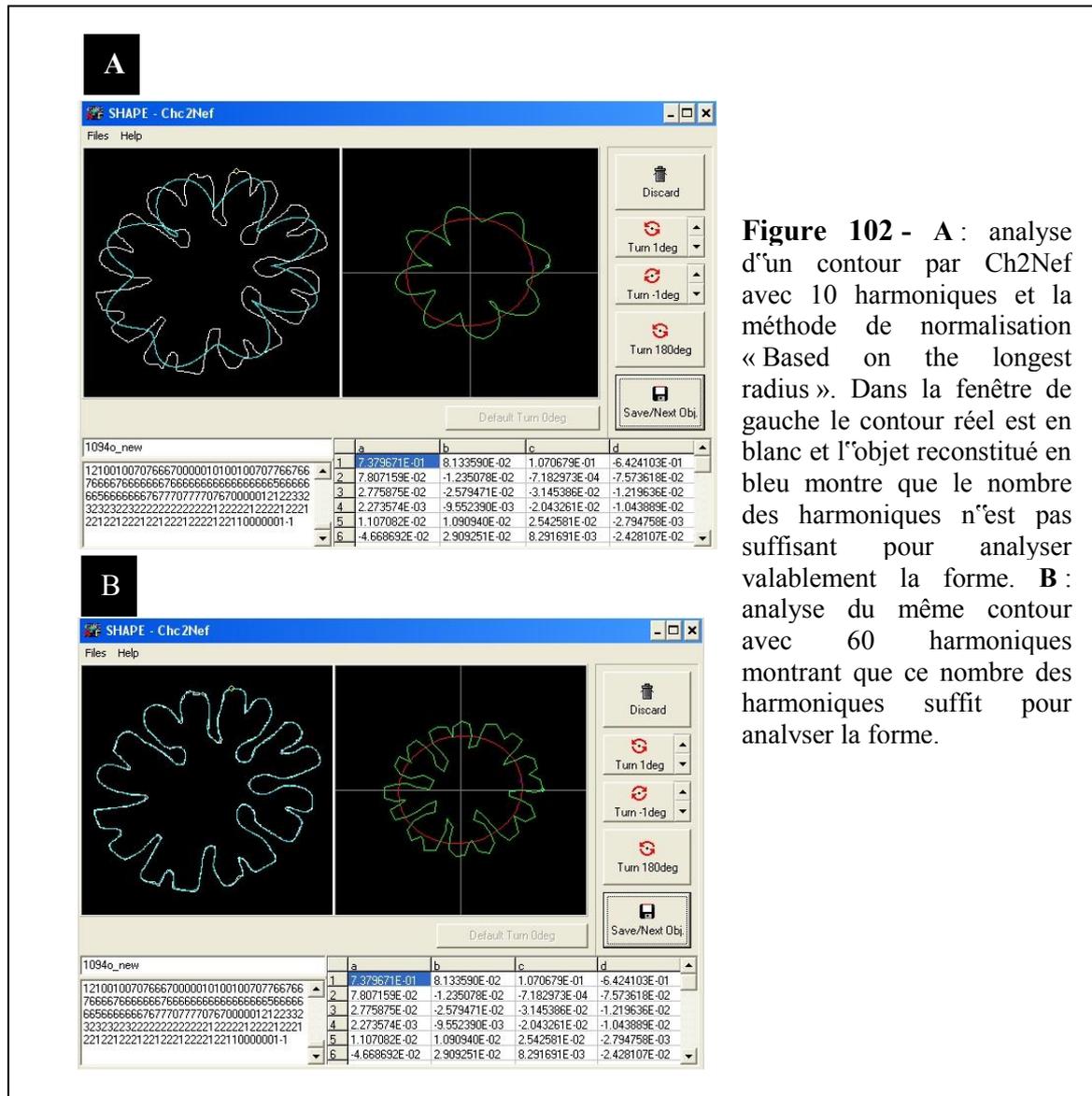


Figure 102 - A : analyse d'un contour par Ch2Nef avec 10 harmoniques et la méthode de normalisation « Based on the longest radius ». Dans la fenêtre de gauche le contour réel est en blanc et l'objet reconstitué en bleu montre que le nombre des harmoniques n'est pas suffisant pour analyser valablement la forme. B : analyse du même contour avec 60 harmoniques montrant que ce nombre des harmoniques suffit pour analyser la forme.

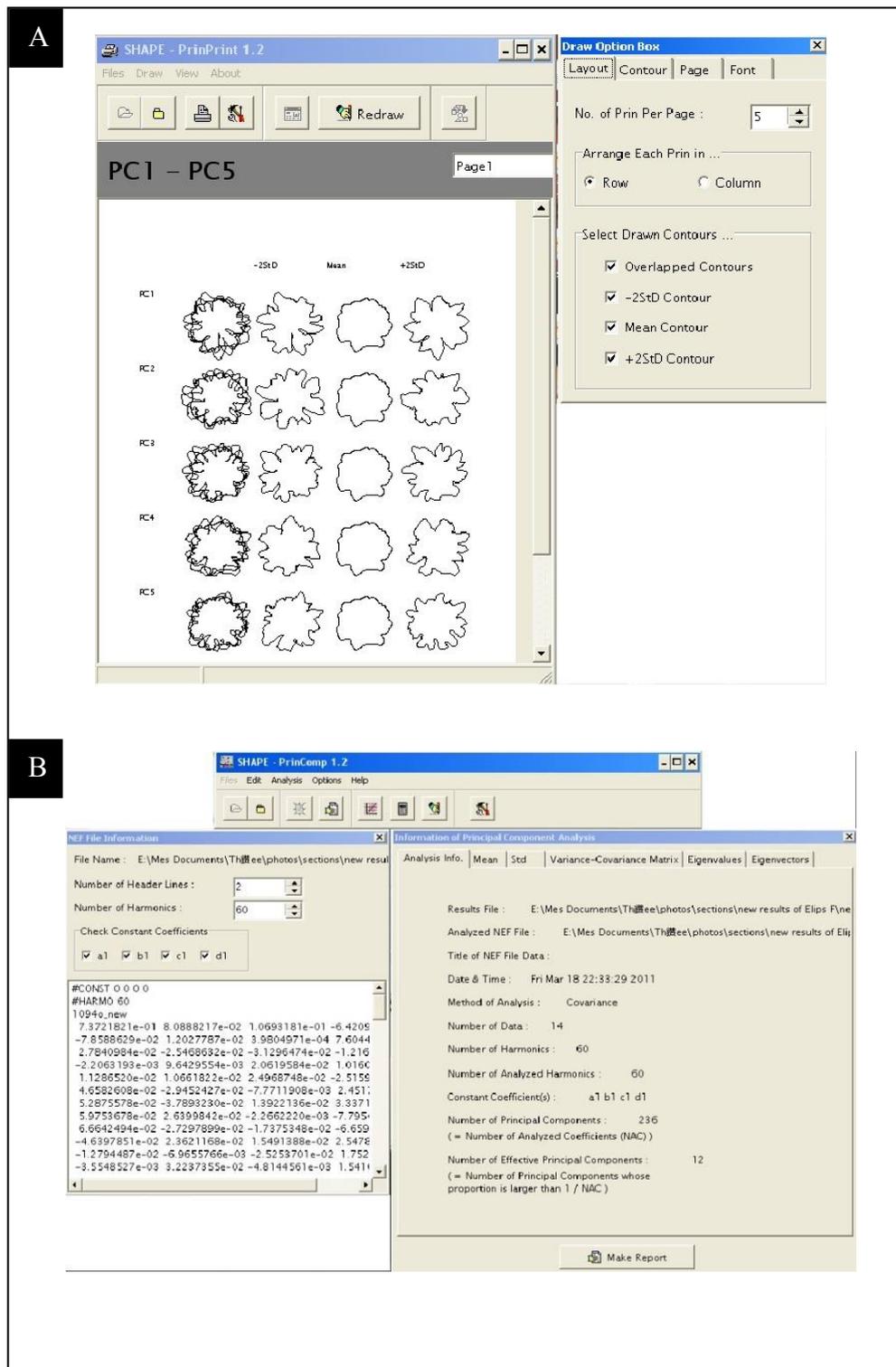


Figure 103 - A : l'analyse PrinComp. B : L'analyse PrinPrint.

Aussi, j'ai choisi l'option « based on the longest radius » parce que j'ai trouvé expérimentalement que par cette option les résultats sont plus satisfaisants qu'avec d'autres options. Dès qu'on enregistre le fichier, Chc2Nef ouvre une double fenêtre où apparaissent le contour original et la forme mathématique obtenue en fonction du nombre d'harmoniques retenues (Figure 102). C'est dans cette étape que l'on détermine le nombre des harmoniques suffisant (Figure 102B) ou pas (Figure 102A). Un nombre trop faible d'harmoniques va causer une forme mathématique qui ne correspond pas bien à la forme originale observée (Figure 102A). A l'inverse, un nombre trop fort d'harmoniques rend les données statistiquement difficilement exploitables à l'étape suivante. En appuyant sur le bouton « Save/Next », le programme sauve les données du contour en cours et procède à l'analyse du contour suivant.

La troisième étape consiste à analyser les données du fichier obtenu avec le programme PrinComp qui est un programme d'analyse factorielle (Figure 103). En démarrant PrinComp, il faut choisir le fichier enregistré « \*.nef » et faire l'analyse en composantes principales en choisissant dans le menu « Analyse » « principal composant analyse - PCA » ou en cliquant directement son icône sous la barre de menu pour enregistrer les résultats dans un fichier « \*.pcr » (Figure 103A). Pour récupérer les coordonnées des différents individus, il faut cliquer « Analyse » puis « calculate Print Score » ou cliquer directement l'icône correspondante (Figure 103A). Les résultats seront enregistrés dans un fichier « \*.pcs » qui sont lisibles par Excel pour faire un graphe en nuage de points.

L'analyse en composantes principales faite par SHAPE est fondée sur la matrice de variance-covariance et non la matrice de corrélation. Le programme PrinPrint, permet enfin de voir les contours analysés selon les plans factoriels définis dans PrinComp (Figure 103B).

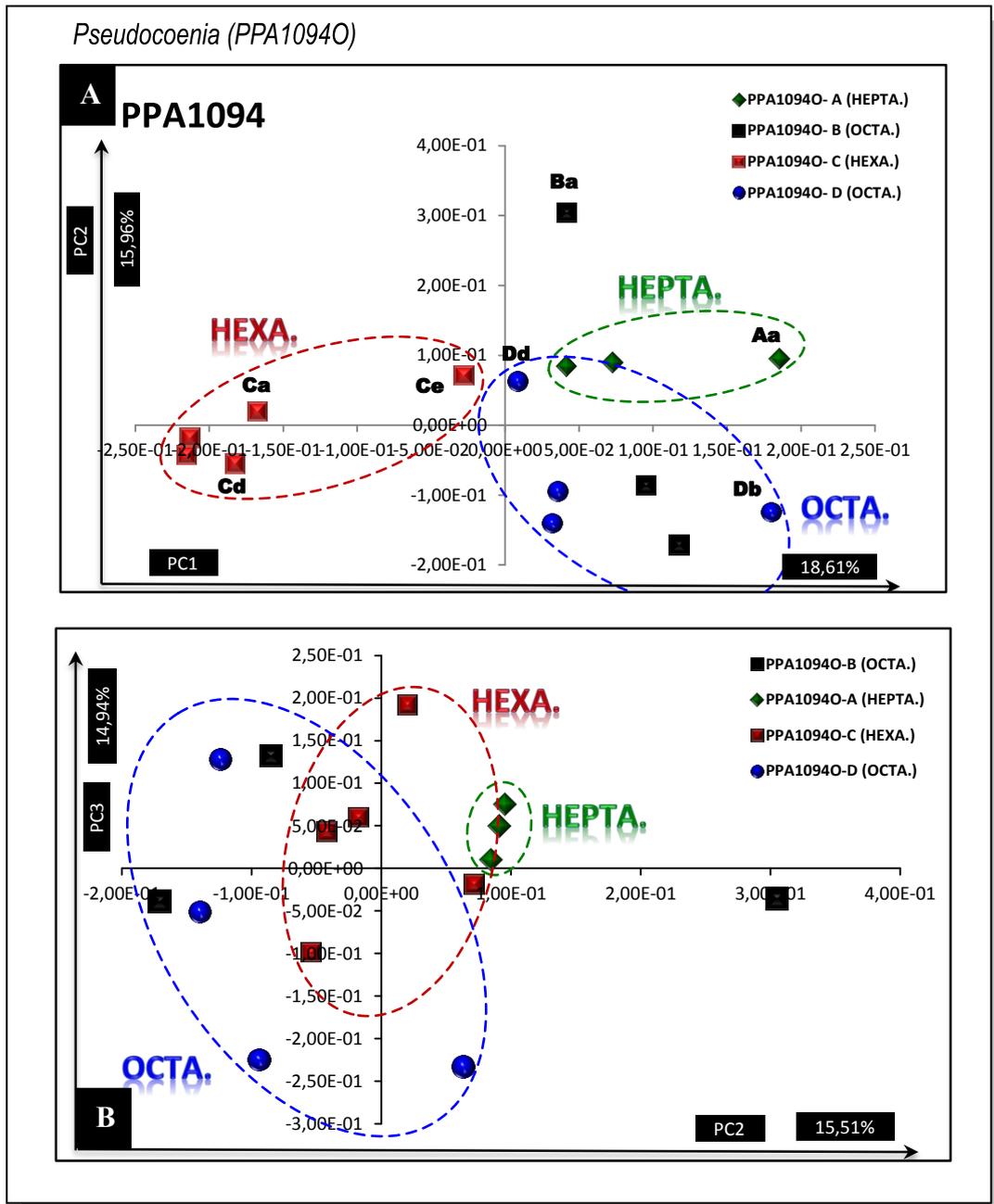
## Résultats

### **Analyse de *Pseudocoenia brevisseptata* PPA1094O:**

L'échantillon PPA1094O de Bure présente trois formes différentes de symétrie radiale des septes : hexamérale, heptamérale et octamérale. L'analyse de Fourier elliptique des sections sériées transversales des individus de cette espèce classe les formes hexamérales, heptamérales et octamérales dans trois régions assez bien séparées. L'analyse en composantes principales repose sur une variance cumulée de 34,12% pour le plan factoriel PC1PC2 (18,61% sur l'axe PC1 et 15,51% sur l'axe PC2) (Figure 104A). La prise en considération de l'axe factoriel 3 (14,94%) permet une distinction encore plus nette des formes heptamérales par rapport aux formes octamérales (Figure 104B). Les valeurs de variance cumulées, même avec le 3<sup>ème</sup> facteur pris en compte suffisent normalement à discréditer toute poursuite de l'analyse. Cependant je note que les formes hexamérales heptamérales et octamérales sont localisées dans des régions séparées (Figure 104A&B).

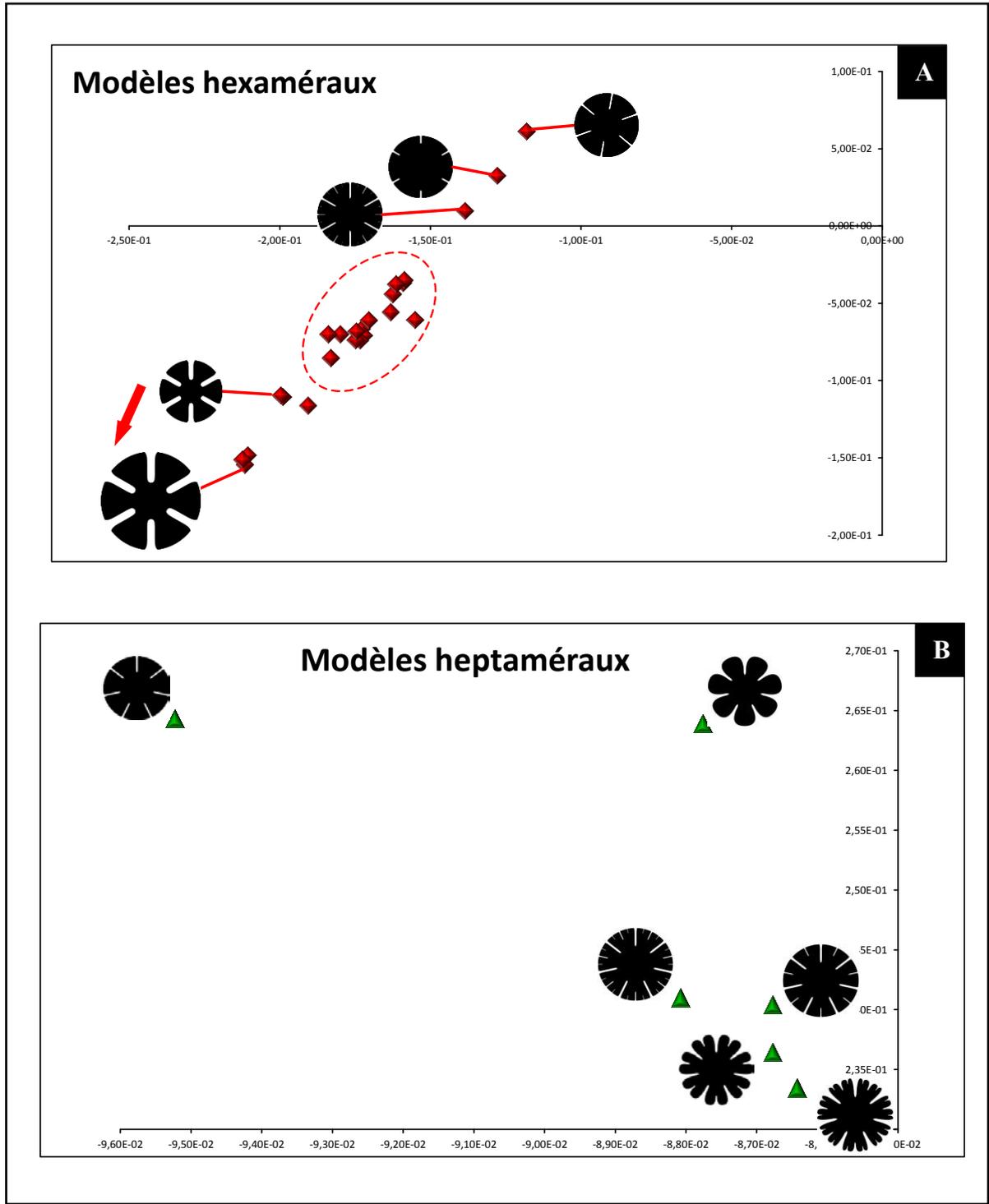
### **Analyse de *Pseudocoenia fromenteli* : PPA1140AQ (forme octomérale) et *Pseudocoenia brevisseptata* : PPA1194O (forme variable) :**

Pour comparer les différentes espèces octamérales et sans columelle (précisément *Pseudocoenia*), j'ai analysé ensemble les deux échantillons PPA1140AQ et PPA1194O. Le premier plan factoriel ne représente encore malheureusement qu'une variance cumulée de seulement 31,37% de données (17,01 sur l'axe PC1 et 14,36% sur l'axe PC2 (Figure 105B). L'analyse classe pourtant les formes hexamérales, heptamérales et octamérales dans quatre régions bien séparées.



**Figure 104** - Graphes d'analyse de Fourier elliptique. **A&B** : Analyse de Fourier elliptique sur un échantillon avec symétrie septale variable : *Pseudocoenia brevisseptata*. Échantillon PPA1094O de Bure (Meuse, France) colonie plocéide avec des individus de formes hexamérales, heptamérales et octamérales.





**Figure 107** - l'analyse en détail des modèles. **A** : modèles hexaméraux. **B** : les modèles heptaméraux.

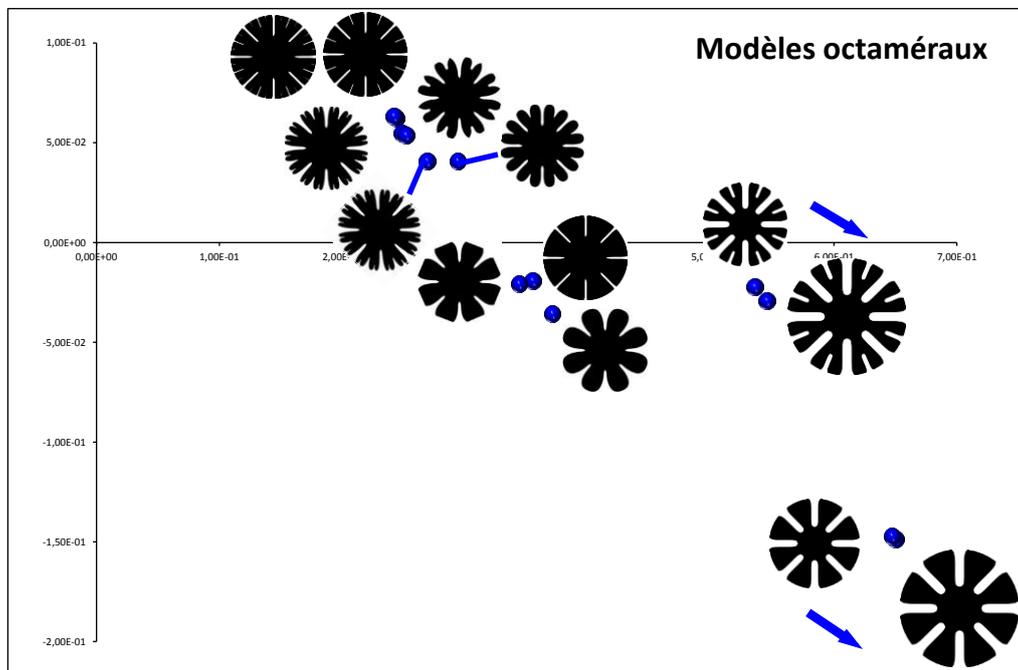
L'analyse de détail des modèles hexaméraux regroupe la plupart de ces modèles dans la même région (Figure 107A). En fait, parmi les modèles, ceux à septes plus épais et à grand diamètre de calices se séparent des autres.

Le modèle hexaméral à 24 septes en trois cycles se retrouve à proximité d'un modèle à six septes courts (comme *Cyathophora*) (Figure 107A). Et enfin, le modèle à six septes minces

simplement tourné de 10° par rapport aux modèles à six septes normaux se trouve éloigné des équivalents sans rotation. (Figure 107A).

L'analyse de détail des modèles heptaméraux (Figure 107B) montre les modèles avec sept septes regroupés selon les plus hautes valeurs de l'axe factoriel 2, les modèles avec 14 et 28 septes en deux et trois cycles occupent les régions intermédiaires et les modèles avec 14 et 28 septes en deux ou trois cycles et avec les chambres interseptales rondes prennent les régions à faible valeur sur l'axe factoriel 2 (Figure 107B).

Les modèles octaméraux montrent aussi une bonne séparation entre eux. Les modèles avec huit septes épais et à grand diamètre de calices prennent des valeurs plus basses sur PC2 et plus hautes sur PC1, les modèles avec 16 septes épais et à grand diamètre de calice prennent la région la plus élevée (Figure 108). Les modèles avec huit septes minces et différentes formes des chambres interseptales sont regroupés. Les modèles avec 16 et 32 septes minces en deux ou trois cycles et à différentes formes de chambres interseptales sont également proches (Figure 108).

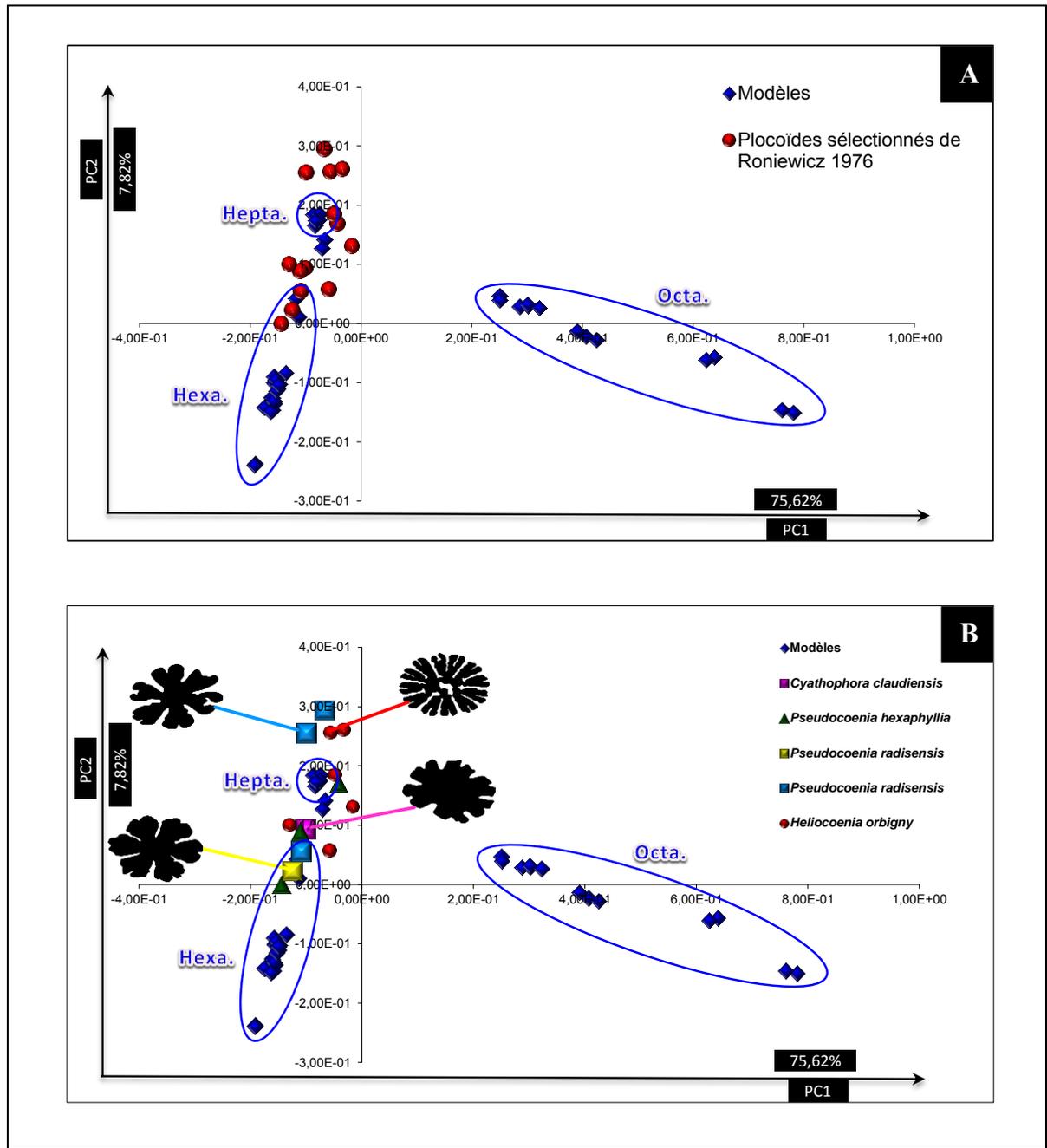


**Figure 108** - L'analyse détaillée des modèles octaméraux.

### L'analyse des modèles et des coupes des calices de la littérature

L'analyse de l'ensemble des modèles sans columelle, jointe à celle des coupes des calices sélectionnées de la littérature et sans columelle, a été réalisée. Le plan factoriel représente plus de 80% de variance cumulée (75,62% sur l'axe PC1 et 7,82 sur l'axe PC2) (Figure 109A & B). Des coupes de polypierites peu nombreuses ont été sélectionnées parmi les espèces étudiées par Roniewicz 1976. Il s'agit des espèces *Cyathophora claudiensis*, *Pseudocoenia hexaphyllia*, *Pseudocoenia regularis* et *Heliocoenia orbigny*, espèces reconnues hexamérales. Parmi les résultats, rien de ces coupes ne se rapproche des modèles octaméraux. Elles se rapprochent par contre des modèles hexaméraux et aussi des modèles heptaméraux. La valeur la plus intéressante est la valeur de *Cyathophora claudiensis* qui occupe la région la plus proche du modèle à septes courts (le modèle *Cyathophora* hexaméral).

Par rapport à *C. claudiensis* ; les *P. regularis* et *P. hexaphyllia* prennent des valeurs de PC2 plus ou moins élevées (proches des modèles hexaméraux ou heptaméraux). Les *Heliocoenia orbigny* ont obtenu des valeurs de PC2 élevées par rapport aux modèles hexaméraux mais proches des modèles hexaméraux à deux cycles et aussi des modèles heptaméraux.



**Figure 109** - Analyse des modèles hexaméraux, heptaméraux, octaméraux, enneaméraux et déciméraux et des espèces étudiées de la littérature. **A** : Analyse de l'ensemble des modèles hexaméraux, heptaméraux, octaméraux, enneaméraux et déciméraux et des coupes des calices de la littérature. **B** : Analyse de l'ensemble des modèles et des coupes de polypiérites tirées de Roniewicz 1976.

## Conclusions

L'analyse des contours des sections s rie es transversales produit des graphes difficiles d'interpr tation  tant donn  la faible valeur de la variance cumul e sur le premier plan factoriel. Ceci est l'illustration du fait que les contours de ces coraux, pourtant simples si on les compare   d'autres coraux, sont d j  trop complexes pour  tre trait s de fa on satisfaisante par cette m thode.

N anmoins, les colonies variables pr sentant   la fois des polypierites   disposition hexam rales, heptam rales et octam rales dans une m me colonie sont reconnues comme telles et les appareils septaux quasiment morphologiquement s par s dans trois r gions par les coordonn es issues de la d composition en s ries de Fourier (Figure 104).

L'analyse des mod les th oriques nous montre, bien s r, des ACP beaucoup plus satisfaisantes en ce qui concerne la repr sentation de la variance par le premier plan factoriel.

Parmi les caract res morphologiques des calices comme le diam tre, la longueur des septes, l' paisseur des septes, la forme des chambres interseptales et le nombre des septes, la d composition des mod les th oriques en s ries Fourier reconna t d'abord la sym trie septale et ensuite l' paisseur des septes, les autres caract res  tant moins reconnus (Figure 106-Figure 108).

L'utilisation conjointe des mod les et des contours r els nous indique qu'il est possible de classer des contours r els par rapport   ces mod les dans la mesure o  le poids des observations r elles (peu nombreuses) par rapport   celui des mod les ne compromet pas l'exploitation de l'analyse par l'ACP.

Il peut para tre excessif d'utiliser une m thode aussi sophistiqu e pour classer un type de sym trie qu'un observateur voit si facilement. N anmoins on peut penser que l'am lioration de la m thode peut permettre de r soudre des cas o  l'observateur se demande s'il voit bien une sym trie donn e ou bien s'il projette psychologiquement le mod le qu'il a en t te.

On pourrait d velopper des analyses o  les poids des diff rentes sym tries seraient plus  quilibr s et o  les contours r els n'interviendraient dans l'analyse que comme observation suppl mentaire, sans poids. On pourrait aussi l'envisager   partir d'analyses discriminantes.

## Dimensions fractales

### Introduction

La notion de fractale créée par Mandelbrot 1983 (du latin *fractus* : brisé, irrégulier). Une figure fractale est une forme géométrique rugueuse ou fragmentée qu'on peut diviser en plusieurs parties dont chacune doit être une copie de taille réduite de l'ensemble. La dimension fractale est une quantité statistique qui indique la complication d'une forme. Chaque forme possède une valeur de dimension. La ligne possède la dimension 1, l'image possède la valeur de dimension 2 et le volume possède la valeur dimension de 3. Il y a des méthodes pour quantifier la dimension fractale mais l'une de plus faciles est le « comptage de boîtes » (*box counting*).

Actuellement, les fractales trouvent des applications par exemple en médecine (Nonnenmacher et al. 1994 ; Losa *et al.* 1997 & 2002) microbiologie (Smith Jr. *et al.* 1989 ; Sedlak *et al.* 2002) et biologie (Morse *et al.* 1985 ; Vlcek et Cheung 1986).

Aussi, l'utilisation des fractales pour quantifier et caractériser les polypierites des coraux au niveau des calices et des septes a été proposée par Martin-Garin *et al.* (2007). La méthode utilisée est un descripteur mathématique qui décrit simplement les formes compliquées par deux paramètres: la dimension fractale structurale et la dimension fractale texturale.

### Objectifs de l'analyse des dimensions fractales des coraux plocoides

Les coraux plocoides sont traditionnellement étudiés au travers de leurs caractères structuraux, microstructuraux et microarchitecturaux. Ces caractères sont souvent l'objet de mesures linéaires comme le diamètre des calices, la distance entre les calices, la longueur des septes et d'autres paramètres qui permettent de classer les différents individus dans les familles, genres et espèces. Les méthodes traditionnelles pour classer des espèces sont toujours utiles mais elles n'analysent pas tous les détails structuraux d'un corail en même temps. La méthode des dimensions fractales nous permet de quantifier des contours d'une façon globale. Les résultats des analyses de dimensions fractales sur les coraux par Martin-Garin *et al.* (2007) montrent que les différentes formes des calices peuvent se distinguer par leurs valeurs fractales. Dans ce travail j'essaye d'analyser différentes coupes transversales de calices de différentes provenances - sections sériées ou uniques transversales de différentes espèces, coupes transversales issues de la littérature et modèles artificiels de coupes transversales de calices – pour trouver une ou des façons d'expliquer le rapport entre les coupes diverses de coraux plocoides et les valeurs de leurs dimensions fractales. La comparaison des résultats des dimensions fractales avec les classements en espèces, genres ou même famille obtenus avec la méthode traditionnelle constitue un test de la méthode.

### Matériel et méthodes

#### Matériel

Le matériel étudié pour l'analyse des dimensions fractales, a été choisi parmi les calices en sections sériées transversales, certaines coupes transversales de calices et des sections transversales issues de la littérature de différents auteurs. Pour comprendre les effets des structures ou les facteurs qui peuvent influencer les résultats, j'ai fabriqué des modèles simples hexaméraux, heptaméraux, octaméraux, enneaméraux et décaméraux avec différents

appareils septaux et quelques éléments structuraux variables comme des columelles de différentes formes et aussi des septes d'épaisseurs et longueurs variables.

### **Les sections sériées transversales**

Les sections sériées transversales ont été choisies parce qu'elles changent longitudinalement pendant le développement d'un calice depuis les premières étapes du développement d'un polypiérite depuis un stade jeune jusqu'à un adulte, et qu'il est probablement possible de quantifier les changements ontogéniques par leurs valeurs de dimensions fractales. En outre, la multiplicité des valeurs de dimensions fractales de chaque polypiérite fournit une bonne indication d'une variabilité minimale pour chaque colonie. De même qu'une bonne évaluation de la variabilité intracoloniaire fournit une évaluation minimale de la variation intraspécifique.

Les sections sériées utilisées pour ces analyses sont les suivantes :

#### *Stylina*

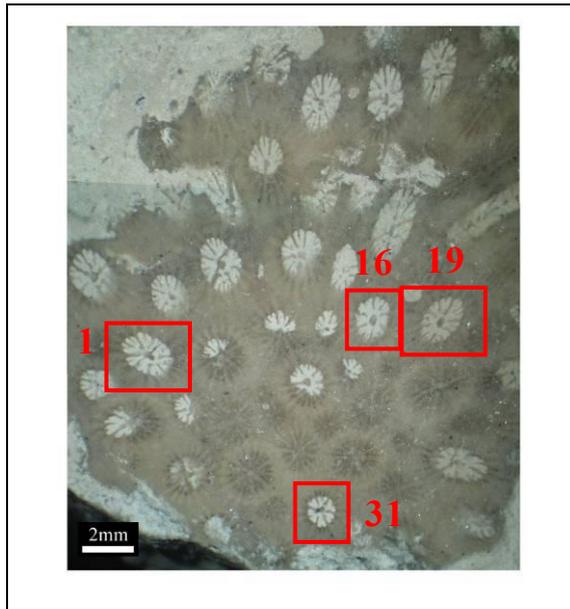
- PPA1074F (B : Planches XII et XIII, 1,405-1,150 cm, 21 sections).

#### *Heliocoenia*

- PPA1073I-F (A : Planche I, 1,685-1,335 cm, 12 sections ; B : Planche II, 1,685-1,545 cm, 7 sections ; C : Planche III, 1,630-1,505 ; 1,420-1,335 cm, 8 sections, D : Planche IV, 1,630-1,210 cm, 12 sections ; E : Planche V et VI, 1,605-1,950 cm, 9 sections).
- PPA1074T (1 : Planche VII, 1,285 ; 1,270 ; 1,230 ; 1,210 ; 1,190 cm, 5 sections ; 2 : Planche VII, 1,285-1,190 cm, six sections ; 17 : Planche VIII, 1,285-1,210 cm, 5 sections ; 19 : Planche VIII, 1,230-1,105 cm, 6 sections ; 39 : Planche IX, 1,230 ; 1,190-1,105 cm, 5 sections).
- PPA1074Z (1 : Figure 110, une section ; 16 : Figure 110, une section ; 19 : Figure 110, une section ; 31 : Planche IX, 3,240 cm, une section et Figure 110).

#### *Pseudocoenia*

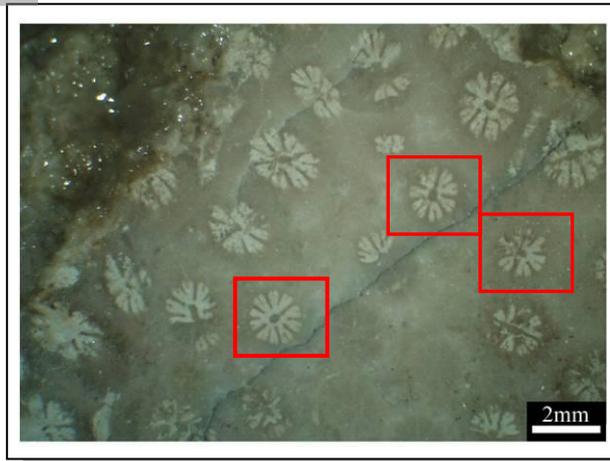
- PPA1094O (A : Planche XV, 1,355 ; 1,350 ; 1,340 cm, 3 sections ; B : Planche XVI, 1,355 ; 1,340 ; 1,325 cm, 3 sections ; C : Planche XVII et XVIII, 1,355-1,260 cm, 7 sections ; D : Planche XIX et XX, 1,355-1,235 cm, 8 sections).
- PPA1140AQ (16 : XIV, 1,760-1,490 cm, 8 sections).
- DOM (4 : Planche XXII et XXIII, 3,065-2,900 cm, 14 sections).



**Figure 110** - coupe 3,240 cm de *Heliocoenia variabilis* échantillon PPA1074Z de Bure (Meuse, France) et les quatre coupes des calices 1, 16, 19 et 31.



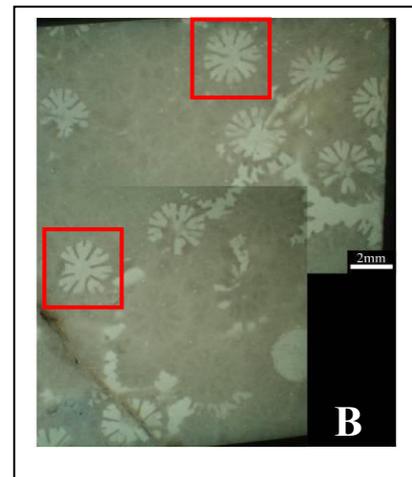
**Figure 111** - coupe transversale d'un calice de *Stylina girodi* d'échantillon PPA1074G de Bure (Meuse, France).



**Figure 112** - trois coupes de calices de *Heliocoenia variabilis* de l'échantillon SOR145 de Sorcy (Meuse, France). Les coupes sélectionnées pour l'analyse des dimensions fractales sont indiquées par des carrés rouges.



**Figure 113** - A et B : Deux coupes de *Pseudocoenia suboconis* de l'échantillon SAM de Sampigny (Meuse, France). Les coupes des calices utilisées en analyse des dimensions fractales sont indiquées par des carrés rouges.



### Les sections transversales simples

Certaines sections de calices ont permis de compléter des résultats pour des taxons manquant et ont été choisies parmi les échantillons suivants.

#### *Stylina*

- PPA1074G de Bure (Meuse, France) (Figure 111 ; une coupe).

#### *Heliocoenia*

- SOR 145 de Sorcy (Meuse, France) (Figure 112 ; trois coupes).

#### *Pseudocoenia*

- SAM de Sampigny (Meuse, France) (Figure 113 A et B ; cinq coupes).

La même procédure déjà expliquée pour les sections sériées transversales a été effectuée sur ces sections pour obtenir les dimensions fractales.

### Les sections transversales de la littérature

Les sections de calices sélectionnées de différents auteurs de la littérature ont été choisies pour comparer les différents taxons et tester si les valeurs des dimensions fractales sont conformes aux résultats traditionnels de paléontologie systématique. Des coupes de calices de différentes espèces de *Stylina*, *Heliocoenia*, *Pseudocoenia*, *Cyathophora*, *Stylosmilia* ont été scannées et traitées selon la même procédure que les sections précédentes pour obtenir les dimensions fractales.

Les articles et les espèces sélectionnées sont :

- Gill, G. 1977 :
  - *Heliocoenia* sp. (des sections sériées transversales). Sections 1, 16, 24, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 51 et 56.
  - *Heliocoenia* sp. Planche 1, Fig. 1-5.
  - *Stylina echinulata* Planche 2, Fig. 9.
  - *Stylosmilia michelini* Planche 4, Fig. 1a, 2 et 4.
- Roniewicz, E. 1976 :
  - *Cyathophora claudiensis* Planche IV - Fig. 1.
  - *Pseudocoenia hexaphyllia* Planche IV - Fig. 3.
  - *P. radisensis* Planche IV - Fig. 4.
  - *P. brevisseptata* Planche IX - Fig. 2b.
  - *P. sp.* Planche V - Fig. 4.
  - *P. slovenica* Planche V - Fig. 5.
  - *P. limbata* Planche VI - Fig. 1.
  - *P. decipiens* Planche VI - Fig. 3.
  - *Heliocoenia gracilis* Planche IX - Fig. 1a.

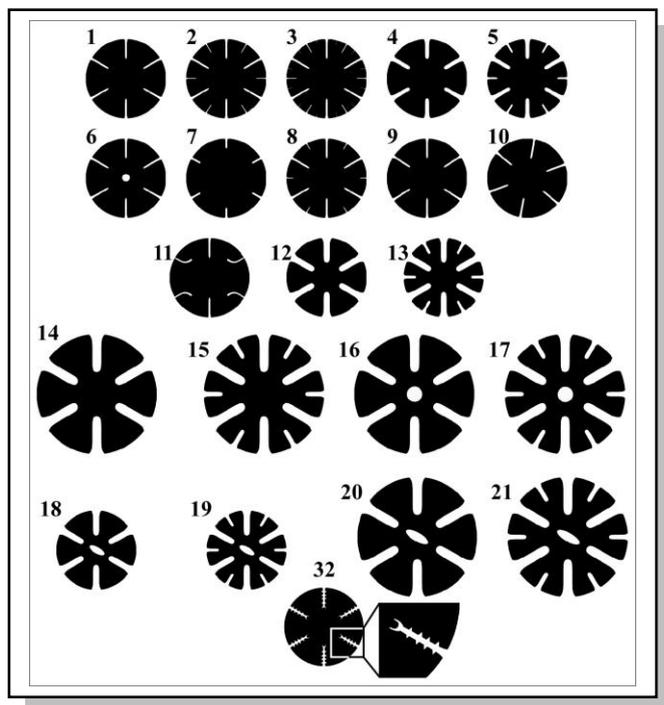
- *H. orbigny* Planche IX - Fig. 2b. (voir aussi Figure 94 de la partie Fourier elliptique)
- Beauvais L. & Bernier 1981 :
  - *Heliocoenia claudiopolisensis* Planche 2. Fig. 5.
- Eliášová, H. 1981 :
  - *Cyathophora bourgueti* Pl. I, 1a.
  - *Pseudocoenia beskidena* Pl. VI. 1.
  - *Heliocoenia humberti* Pl. VIII. 1.
- Beauvais, L & S. Nouiouat 1993 :
  - *Pseudocoenia microphyllia* Planche 4, Fig. 1b.
  - *Pseudocoenia nivernensis* Planche 4, Fig. 3b.
  - *Stylina dendroidea* Planche 5, Fig. 2.
- Beauvais, L. 1994 :
  - *Heliocoenia variabilis* Planche 1, 5, 7 et 8. Planche 2, 1 et 6.

### Les modèles théoriques

Pour mieux comprendre la façon dont l'analyse des dimensions fractales rend compte des paramètres morphologiques traditionnels observables en coupe transversale des calices, des modèles ont été générés selon les mêmes principes que pour l'analyse de Fourier. Ils ont été traités comme les sections réelles (et avec la même échelle sauf pour les modèles gros et à septes épais) pour l'obtention des dimensions fractales.

Les modèles hexaméraux (Figure 114) :

- 1-5** : mêmes modèles numéros 1-5 hexaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.
- 6** : même modèle numéro 1 hexaméral avec columelle circulaire (styliforme).
- 7-8** : mêmes modèles numéros 7 et 8 hexaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.
- 9-11** : mêmes modèles numéros 10 et 12 hexaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.
- 12-13** : mêmes modèles numéros 13 et 14 hexaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.
- 14-15** : mêmes modèles numéros 15 et 16 hexaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.
- 16-17** : mêmes modèles que 14 et 15 avec columelle circulaire (styliforme).
- 18-19** : mêmes modèles que 12 et 13 avec columelle comprimée.
- 20-21** : mêmes modèles que 16 et 17 avec columelle comprimée.
- 32** : mêmes modèles que numéro 1 hexaméral mais avec ornementation latérale des septes et auricules.



**Figure 114** - Diversité des modèles hexaméraux. **1-22** : les modèles hexaméraux varient selon les longueurs, épaisseurs, ornements et formes des septes, selon la forme de la columelle et selon l'organisation des systèmes (Liste des caractères en p. 25 et 26).

Le modèle heptamérale (Figure 116) :

**22** : même modèle numéro 1 heptamérale que pour l'analyse Fourier elliptique.

Les modèles octaméraux (Figure 116) :

**23-25** : mêmes modèles numéros 1-3 octaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.

**26-27** : mêmes modèles numéros 4 et 5 octaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.

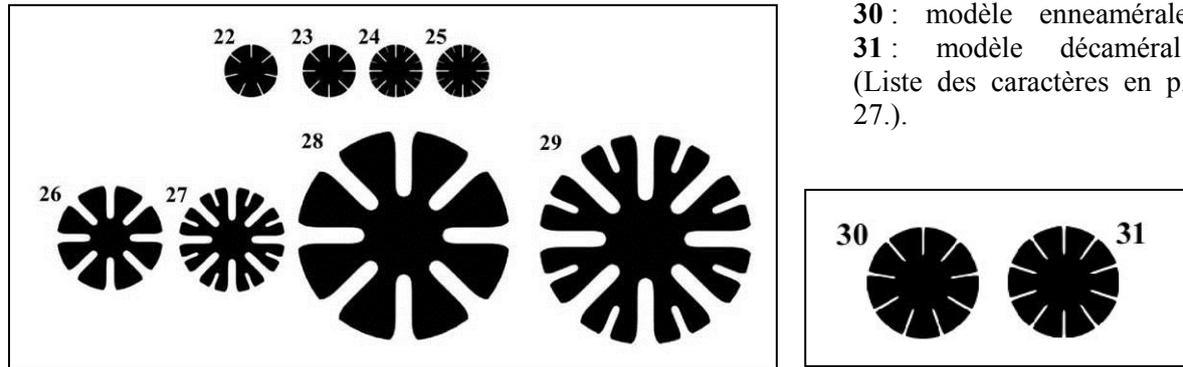
**28-29** : mêmes modèles numéro 6 et 7 octaméraux que pour l'analyse Fourier elliptique.

Le modèle enneamérale (Figure 115) :

**30** : même modèle enneamérale que pour l'analyse Fourier elliptique.

Le modèle décaméral (Figure 115) :

**31** : même modèle décaméral que pour l'analyse Fourier elliptique.



**Figure 115** - Modèles enneamérale et décaméral. **30** : modèle enneamérale **31** : modèle décaméral. (Liste des caractères en p. 27.).

**Figure 116** - Diversité des modèles heptaméraux et octaméraux. **22** : modèle heptamérale. **23-29** : modèles octaméraux avec des différents types d'appareils septaux, différentes tailles de calices, différentes épaisseurs de septes. (Listes des caractères des modèles en p. 26 et 27).

Les coraux plocœïdes étudiés sont des coraux avec une forme de calice circulaire ou subcirculaire ; avec la symétrie de rangement des septes hexamérale, heptamérale, octamérale, enneamérale, décamérale ou dodécamérale ; les septes épineux et auriculés ; le calice avec ou sans columelle. Chacune de ces structures peut donner de la complexité dont on peut présumer un effet sur les dimensions fractales.

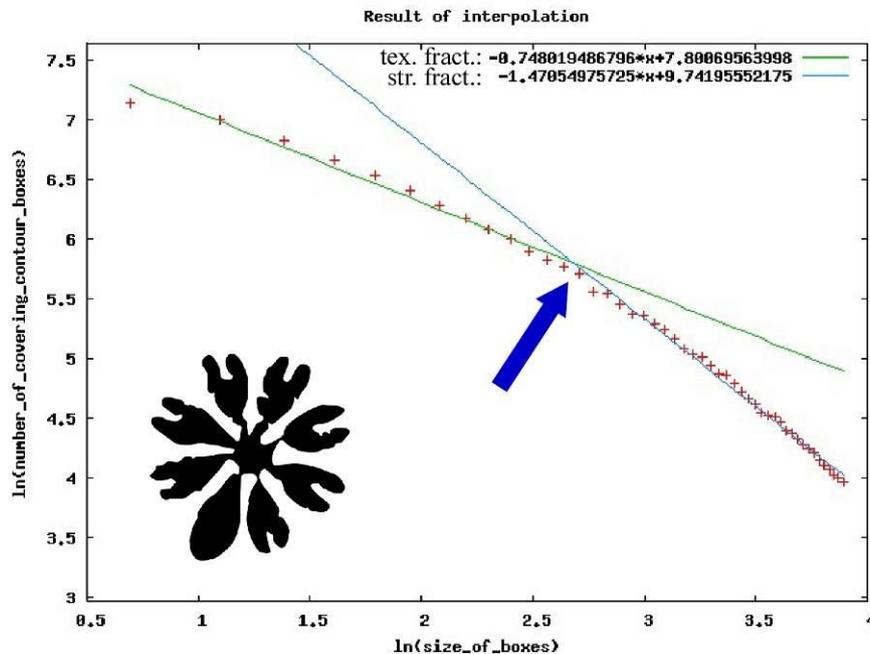
### Méthode d'analyse fractale

L'analyse des dimensions fractales est une méthode morphométrique qui sert à quantifier et caractériser les polypiérites d'un corail aux niveaux calicinal et septal (Martin-Garin *et al.* 2003, Martin-Garin, 2005; B. Martin-Garin *et al.* 2007). Les principes de la méthode d'analyse sont bien décrits par Martin-Garin *et al.* 2007. Cette méthode a été automatisée grâce à un logiciel Xfracdim (version pour linux) réalisé par Bruno Lathuilière, ce qui a permis le traitement rapide de nombreuses images.

Tous les contours initiaux ont été acquis avec le logiciel CANVAS9 ® à partir d'une image JPEG, qu'ils proviennent de lames minces, de sections sériées ou de photographies publiées. Leur(s) surface(s) interne(s) ont été colorées en noir et enregistrée en fichier Bitmap. Toutes les images d'une même analyse sont à la même échelle.

Ici, pour une meilleure compréhension, les termes de dimension texturale et structurale explicités in Martin-Garin *et al.* 2007 sont rappelés. Le logiciel Xfracdim utilise la méthode de comptage de boîtes (*counting box*) - (Liebovich and Toth 1989) en appliquant une grille à mailles carrées (les boîtes) de différentes tailles ( $r = 100$  à 2 pixels) sur l'image à analyser. A chaque itération, le nombre (N) de boîtes de la grille contenant l'objet à analyser est compté avec différentes tailles de boîtes, le logiciel compte aussi le nombre  $N_n$  des boîtes noires, le nombre  $N_b$  des boîtes blanches et le nombre  $N_{nb}$  des boîtes noires et blanches qui interceptent le contour. Les résultats de ce comptage de boîtes sont reportés dans un graphe bivarié log-log appelé *Richardson Plot*, (cf Figure 117) défini par  $\log r$  sur l'axe X et le nombre  $N_{bn}$  sur l'axe Y. En utilisant la régression linéaire, on définit deux droites dont les pentes sont calculées par maximisation des coefficients de corrélation. Ceci définit un point

d'inflexion entre les deux droites inclinées Kaye (1989, 1994). La pente de la droite caractérisée par les petites tailles de boîtes définit la dimension texturale  $\delta_t$  et la pente de l'autre  $\delta_s$ , la dimension structurale. (Figure 117). Le contour des calices ou la taille de calice vont agir sur la dimension fractale structurale ( $\delta_s$ ) et l'ornementation des septes où tous les fins détails vont agir sur la dimension fractale texturale ( $\delta_t$ ) (Kaye 1978, 1986, 1989, 1994; Kaye et al. 1994).



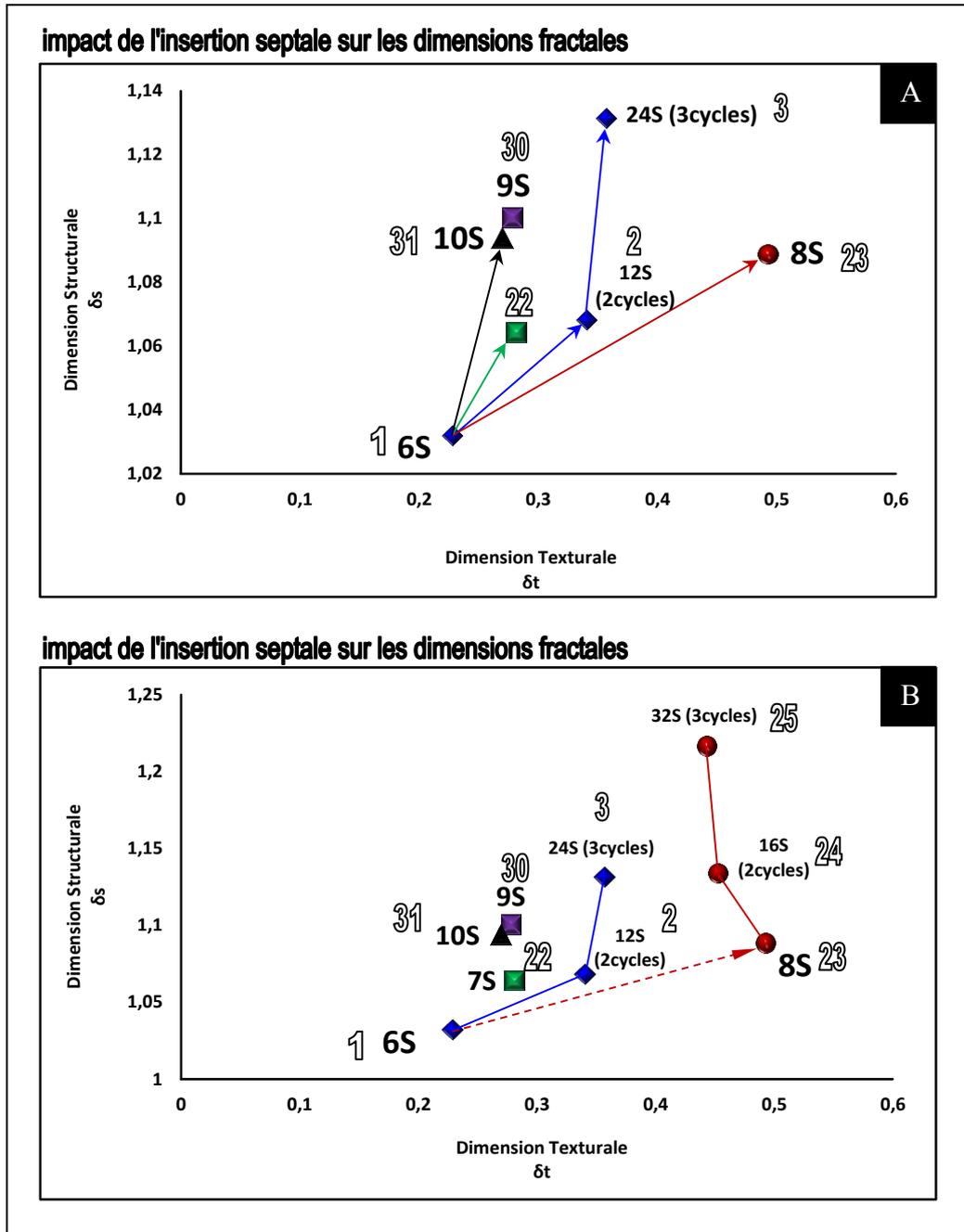
**Figure 117** – graphe log-log des tailles des boîtes (l'axe X :  $\log r$ ) par rapport au nombre de boîtes (l'axe Y :  $Nnb$ ). La flèche bleue montre la point d'inflexion.

Les deux chiffres obtenus pour chaque calice analysé peuvent apparaître dans un simple graphe bivarié défini par les deux dimensions fractales  $\delta_s$  et  $\delta_t$ . Les différents individus, les différentes colonies, les espèces et les genres peuvent ainsi être comparés.

### Résultats d'analyse des dimensions fractales des modèles théoriques

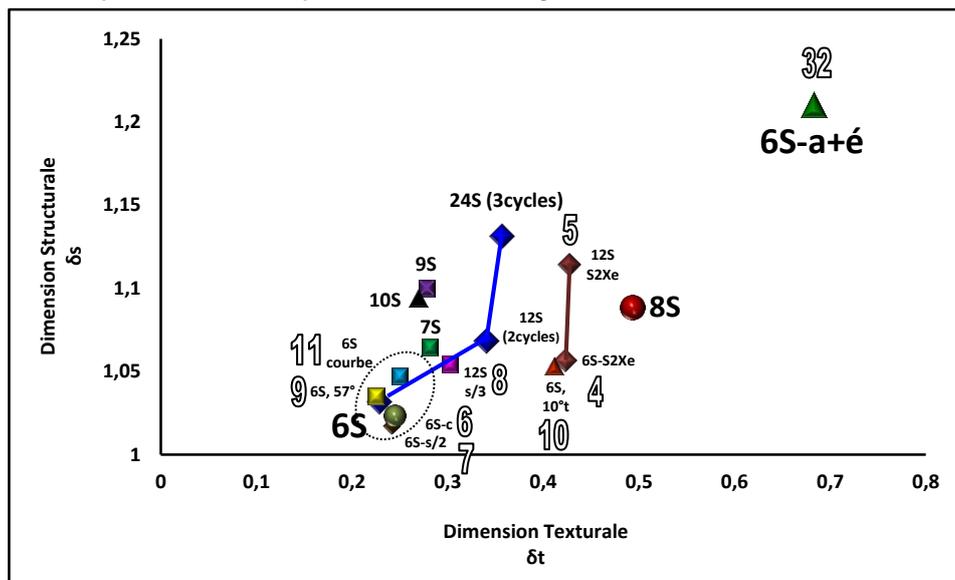
L'analyse des modèles hexaméraux, heptaméraux, octaméraux, enneaméraux et décaméraux avec un cycle de septes montrent trois chemins d'augmentation des dimensions fractales à partir du modèle hexaméral vers les valeurs des modèles heptaméraux, octaméraux, enneaméraux et décaméraux (Figure 118A). Parmi les modèles analysés, le modèle hexaméral à un cycle possède les plus petites valeurs de dimension texturale et structurale. On peut observer que le modèle hexaméral avec 12 septes (en deux cycles) et le modèle hexaméral avec 24 septes (en trois cycles) prennent leurs places entre les modèles à symétrie 7 et 8 mais avec des valeurs plus élevées par rapport au modèle hexaméral avec six septes (un cycle) (Figure 118A). Les modèles octaméraux avec 16 et 32 septes aussi possèdent les valeurs de dimension texturale et structurale bien élevées par rapport à un modèle octaméral à huit septes (Figure 118B). L'augmentation des valeurs de dimensions fractales des modèles hexaméraux avec un, deux et trois cycles des septes montrent une augmentation vers les valeurs élevées à la fois pour les dimensions texturale et structurale. Les valeurs des dimensions fractales des

modèles octaméraux avec deux et trois cycles montrent une augmentation des valeurs texturales et structurales par rapport aux modèles hexaméraux, heptaméraux, enneaméraux et déciméraux mais montrent une diminution des valeurs de dimension texturale par rapport au modèle octaméral à un seul cycle de septes (Figure 118B).



**Figure 118 - A & B :** Dimensions fractales de modèles théoriques de coraux. (1) 6S : modèle hexaméral avec six septes minces (un cycle). (2) 12S : modèle hexaméral, 12 septes minces en deux cycles (6+6). (3) 24S : modèle hexaméral, 24 septes minces en trois cycles (6+6+12). (22) 7S : modèle heptamérale avec sept septes. (23) 8S : modèle octaméral avec huit septes. (30) 9S : modèle enneamérale, neuf septes minces. (31) 10S : modèle déciméral, 10 septes minces. A : présentation des valeurs de dimensions fractales des modèles hexaméraux, heptaméraux, octaméraux, enneaméraux et déciméraux avec un cycle de septes montrant un augmentation des valeurs de dimensions fractales à partir d'un modèle hexaméral à un cycle de septes. B : Evolution antagoniste des dimensions texturales des modèles hexaméraux et octaméraux en fonction du nombre de cycles.

**Impact de l'insertion septale et des secteurs angulaires sur les dimensions fractales**



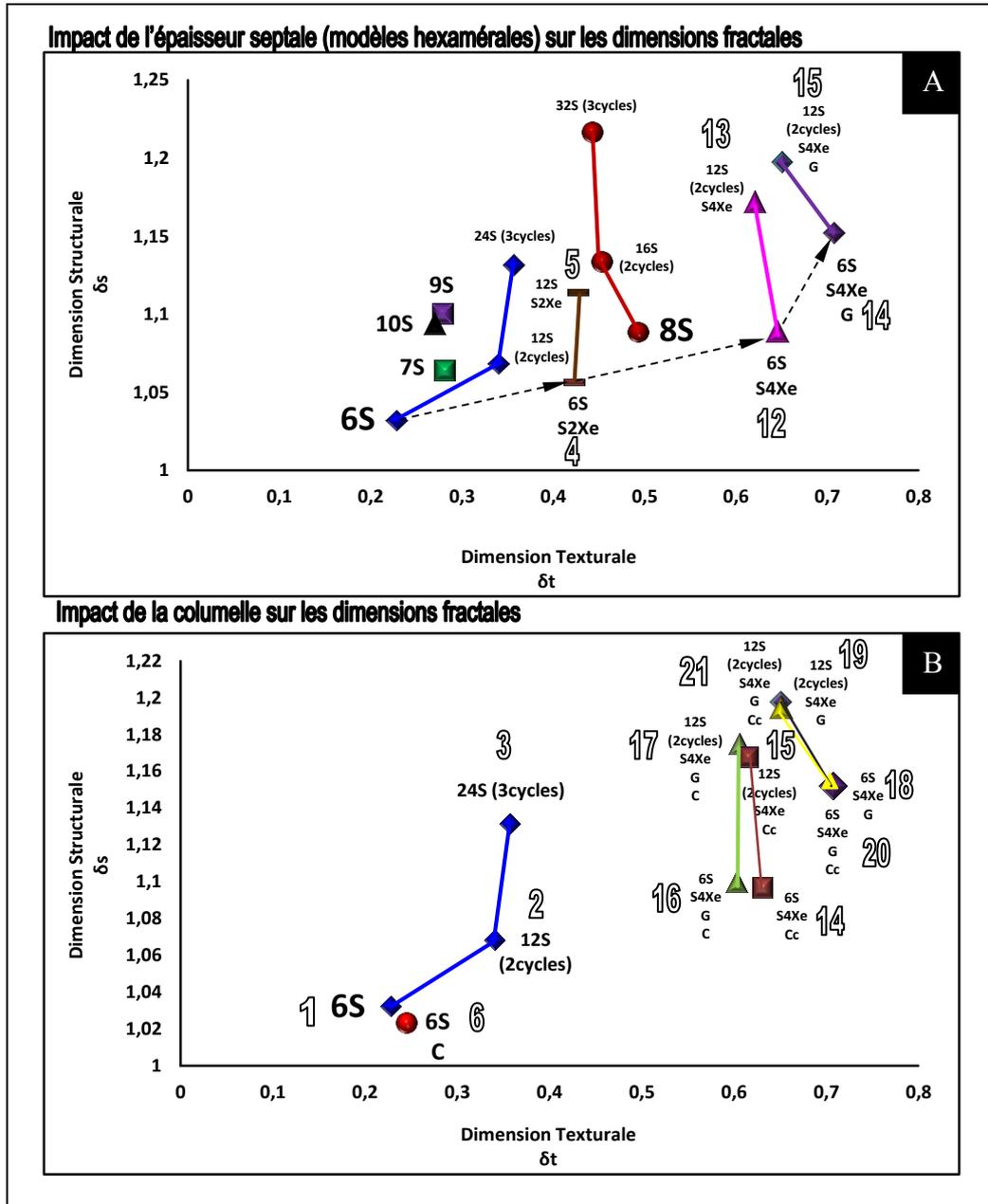
**Figure 119** - Dimensions fractales de modèles théoriques de coraux. (1) **6S** : modèle hexaméral à six septes minces (un cycle). (2) **12S** : modèle hexaméral, 12 septes minces en deux cycles (6+6). (3) **24S** : modèle hexaméral, 24 septes minces en trois cycles (6+6+12). (22) **7S** : modèle heptamérale avec sept septes. (23) **8S** : modèle octaméral avec huit septes. (30) **9S** : modèle enneamérale, neuf septes minces. (31) **10S** : modèle décaméral, 10 septes minces. **6SC** : modèle hexaméral à six septes minces (un cycle) et columelle circulaire (styliforme). (7) **6S, S/2** : modèle hexaméral à six septes minces (un cycle) et longueurs des septes aux moitiés de 6S. (9) **6S, 57°** : modèle hexaméral à six septes minces et angularité de certains secteurs inférieure à 60°. (11) **6S, courbe** : modèle hexaméral avec six septes minces (un cycle) et septes courbes. (10) **6S, 10°T** : modèle hexaméral avec six septes minces (un cycle) et calice tourné de 10° par rapport à l'orientation normale de 6S. (4) **6S, S2Xe** : modèle hexaméral avec six septes d'épaisseur double par rapport à 6S (un cycle) mais à longueur des septes de moitié par rapport à 6S. (5) **12S, S2Xe** : modèle hexaméral avec 12 septes d'épaisseur double par rapport à 12S (deux cycles). (8) **12S, S/3** : modèle hexaméral à 12 septes minces en deux cycles (6+6) mais longueurs de septes  $\frac{1}{3}$  court que 6S. **6S a+é** : modèle hexaméral à six septes minces (un cycle) avec auricules et épines. (22)

En ajoutant ou en changeant quelques éléments structuraux au modèle hexaméral (6S) comme une columelle circulaire (styliforme), le changement des septes droits en septes courbes, le changement des degrés entre les septes S1 entre 66° à 57°, et la diminution des longueurs de septes de moitié, on va observer que les valeurs des dimensions fractales de ces modèles ne seront pas très loin du modèle hexaméral simple avec un cycle de septes (Figure 119). En fait, le modèle hexaméral avec columelle possède une valeur de dimension texturale un peu élevée mais une valeur de dimension structurale relativement plus basse. Le modèle avec six septes raccourcis de moitié prend une place près du modèle hexaméral à columelle qui lui-même est aussi à toute petite distance, baissé en dimension structurale par rapport à 6S. C'est-à-dire qu'il possède une valeur de dimension texturale et structurale un tout petit peu baissée par rapport au modèle hexaméral à un cycle de septes (6S) (Figure 119). Le modèle hexaméral à systèmes inégaux se place tout proche du modèle hexaméral avec un angle entre les septes de 60° mais avec une valeur de dimension structurale très légèrement plus élevée (Figure 119). Le modèle avec les septes courbes montre les valeurs de dimensions fractales les plus lointaines par rapport aux valeurs du modèle hexaméral simple à septes droits (Figure 119).

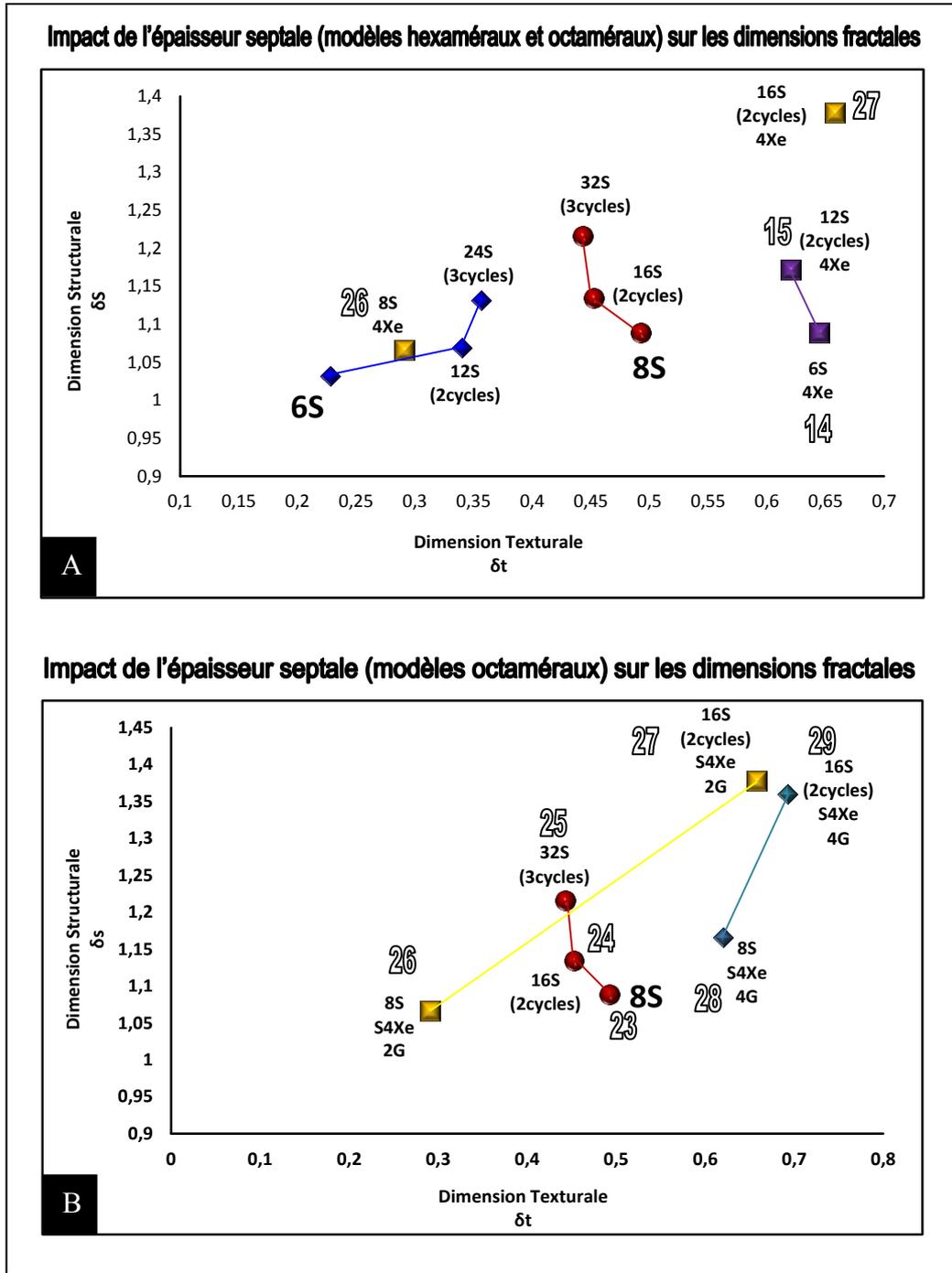
En épaississant les septes du modèle hexaméral on peut observer que les valeurs des dimensions texturales et structurales des modèles augmentent (Figure 119, Figure 120A). Chez le modèle hexaméral à septes d'épaisseur quadruplée par rapport au modèle normal, la valeur de dimension texturale baisse toutefois un peu (Figure 120A). Aussi, en augmentant le diamètre des calices des modèles hexaméraux à septes d'épaisseur quadruplée, les valeurs des dimensions texturale et structurale des modèles vont s'élever si bien que la valeur de dimension texturale du modèle à 12 septes (en deux cycles) et les septes d'épaisseur quadruplée baisse un peu par rapport au modèle à six septes et aux septes quatre fois épaissis (Figure 120A).

En augmentant l'épaisseur des septes des modèles octaméraux, les valeurs texturales et structurales du modèle à huit septes et à septes d'épaisseur quadruplée baissent et se rapprochent du modèle hexaméral à septes minces (Figure 121A) mais les valeurs des dimensions texturales et structurales du modèle à 16 septes d'épaisseur quadruplée sont bien élevées (Figure 121 A & B). En augmentant le diamètre des modèles octaméraux avec des septes d'épaisseur quadruplée, la valeur des dimensions fractales du modèle à huit sept va bien augmenter. De même les dimensions fractales du modèle avec 16 septes vont augmenter près des valeurs de dimension structurale du modèle octaméral à 16 septes épais mais avec diamètre de calices moindre (Figure 121B).

En ajoutant une columelle circulaire ou comprimée dans les modèles hexaméraux avec des épaisseurs diverses de septes et différents diamètres de calices, on observe que la columelle baisse très légèrement les valeurs de dimensions fractales et que la columelle comprimée va baisser un peu plus ces valeurs par rapport à la columelle circulaire (styliforme) (Figure 120B).



**Figure 120 - A & B :** Dimensions fractales des modèles théoriques de coraux. Impact de la columelle. (1) 6S : modèle hexaméral à six septes minces (un cycle). (2) 12S : modèle hexaméral, 12 septes minces en deux cycles (6+6). (3) 24S : modèle hexaméral, 24 septes minces en trois cycles (6+6+12). (23) 8S : modèle octaméral à huit septes. (24) 16S : modèle octaméral, 16 septes minces en deux cycles (8+8). (25) 32S : modèle octaméral, 32 septes minces en deux cycles (8+8+16). (30) 9S : modèle enneaméral, neuf septes minces. (31) 10S : modèle déciméral, 10 septes minces. (6) 6SC : modèle hexaméral, six septes minces avec columelle styliforme. (14) 6S, S4Xe G : modèle hexaméral, six septes d'épaisseur quadruplée par rapport à 6S, diamètre plus gros. (15) 12S, S4Xe G : modèle hexaméral, 12 septes d'épaisseur quadruplée par rapport à 12S, diamètre plus gros. (16) 6S, S4Xe G C : modèle hexaméral, six septes d'épaisseur quadruplée par rapport à 6S, diamètre plus gros avec columelle styliforme. (17) 12S, S4Xe G C : modèle hexaméral, 12 septes d'épaisseur quadruplée par rapport à 12S, diamètre plus gros avec columelle styliforme. (18) 6S, S4Xe Cc : modèle hexaméral, à six septes d'épaisseur quadruplée par rapport à 6S avec columelle comprimée (19) 12S, S4Xe Cc : modèle hexaméral, 12 septes d'épaisseur quadruplée par rapport à 12S avec columelle comprimée. 6S, (20) S4Xe G Cc : modèle hexaméral, six septes deux fois plus épais que 6S avec columelle comprimée, gros calice. (21) 12S, S4Xe G Cc : modèle hexaméral, 12 septes deux fois plus épais que 12S avec grosse columelle comprimée.



**Figure 121 - A & B :** Dimensions fractales de modèles théoriques de coraux. Impact de l'épaisseur septale (1) 6S : modèle hexaméral avec six septes minces (un cycle). (2) 12S : modèle hexaméral, 12 septes minces en deux cycles (6+6). (3) 24S : modèle hexaméral, 24 septes minces en trois cycles (6+6+12). (23) 8S : modèle octaméral avec huit septes. (24) 16S : modèle octaméral, 16 septes minces en deux cycles (8+8). (25) 32S : modèle octaméral, 32 septes minces en deux cycles (8+8+16). (26) 8S, S4Xe 2G: modèle octaméral, à 16 septes en deux cycles (8+8) épaisseur quadruple par rapport à 8S diamètre deux fois plus gros. (27) 16S, S4Xe 2G : modèle octaméral, 16 septes épaisseur quadruple par rapport à 16S, diamètre deux fois plus gros. (28) 8S, S4Xe 4G : modèle octaméral, 16 septes épaisseur quadruple par rapport à 8S en deux cycles (8+8), diamètre quatre fois plus gros. (29) 16S, S4Xe 4G : modèle octaméral, 16 septes épaisseur quadruple par rapport à 16S, diamètre quatre fois plus gros.

## Conclusions

Les résultats peuvent se résumer comme ci-dessous :

- L'analyse des contours à six septes (6S), sept septes (7S), huit septes (8S), neuf septes (9S) et dix septes (10S) montre des augmentations de valeurs des dimensions structurales et texturales à partir du modèle 6S.
- L'augmentation du nombre des septes (cycles) va de pair avec l'augmentation des valeurs de dimension structurale mais pas toujours les valeurs de dimension texturale. Les contours avec plus de huit septes ont une tendance à baisser leurs valeurs de dimension texturale.
- Les différentes structures (columelle circulaire ou comprimée) ou le changement des structures (septes courbes, courts ou changement de valeur des secteurs) vont changer chacun à sa manière les dimensions structurales et texturales des contours.
- L'ornementation des septes (faces latérales et bord interne) augmente nettement les valeurs structurales et texturales.
- L'épaisseur des septes augmente les valeurs des dimensions texturales et structurales des contours (sauf le contour 8S avec les septes épais)
- Les septes courts baissent les valeurs de dimension structurale des contours.
- Le diamètre de contours est l'un des caractères qui augmente les valeurs dimensions texturales et structurales. Il est donc indispensable de projeter dans un même graphe des contours à la même échelle. De même une section légèrement oblique doit logiquement augmenter les dimensions fractales par rapport à une transversale vraie.  
L'analyse des dimensions fractales des modèles théoriques montre donc certains principes essentiels.
- En bref, tout ce qui maximise l'interface squelette-porosité a tendance à augmenter les valeurs de dimensions fractales.
- Interpréter les significations morphologiques respectives des dimensions structurales et texturales reste difficile. On peut évidemment reconnaître que la dimension texturale est sensible aux petites structures et que la dimension structurale est sensible aux grandes structures mais le calcul de ces valeurs est propre à chaque image et le point de séparation entre textural et structural ne correspond pas à une échelle commune et comparable aux différentes images. Ceci peut expliquer le comportement différent des formes hexamérales et octamérales.

## Analyse des dimensions fractales des sections sériées

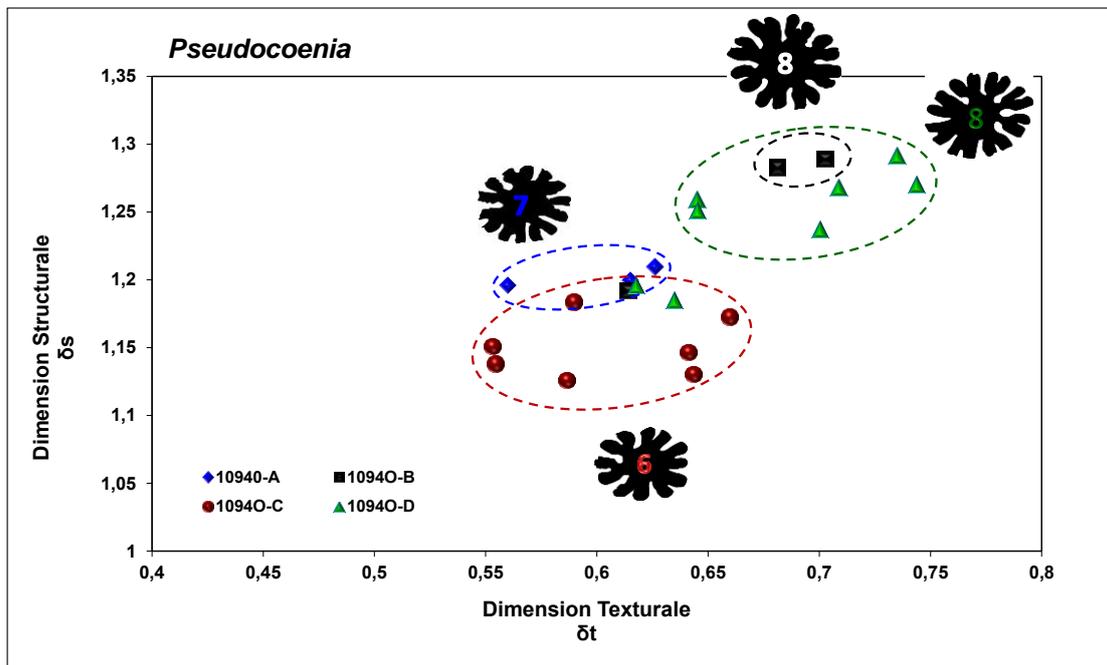
### *Pseudocoenia brevisseptata* (PPA1094O)

L'analyse des dimensions fractales des sections sériées transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France) (Figure 122) avec des symétries septales variables (hexamérale, heptamérale et octamérale) nous indique deux à trois régions distinctes (Figure 123). Les formes hexamérales possèdent les plus faibles valeurs texturales et structurales. En revanche la plupart des formes octamérales possèdent les valeurs structurales les plus élevées. Les valeurs de dimensions fractales des formes heptamérales restent toutes proches des formes hexamérales par leurs valeurs dimensions texturales mais se séparent avec leurs valeurs structurales un peu plus élevées par rapport aux formes hexamérales. On peut résumer l'interprétation en disant que les valeurs texturales et structurales augmentent avec l'addition

de septes dans l'appareil septal. On peut donc classer grossièrement, avec quelques risques d'erreur, les différents types de symétries septales par rapport à leurs dimensions fractales.



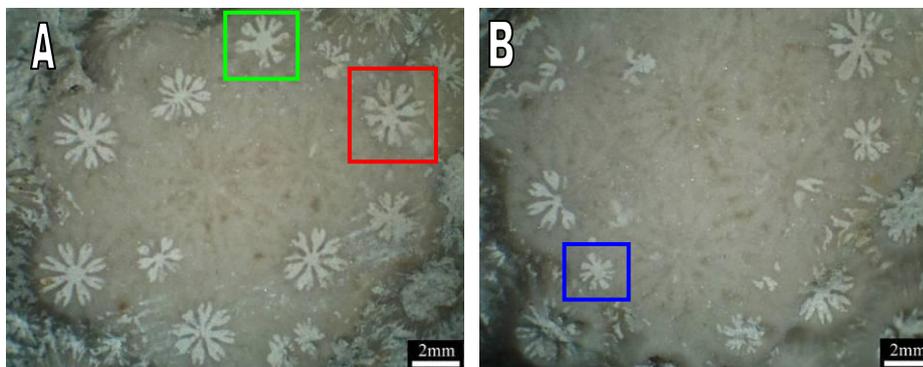
**Figure 122** - Deux coupes sériées transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France - PPA1094O). **A** : coupe 1,355 cm qui présente la plupart des sections de calices octaméraux avec une coupe de calice hexaméral (carré rouge) et une coupe de calice heptamérale (carré bleu). **B** : coupe 1,295 cm qui présente la plupart des sections de calices octaméraux avec une coupe de calice octamérale (carré vert).



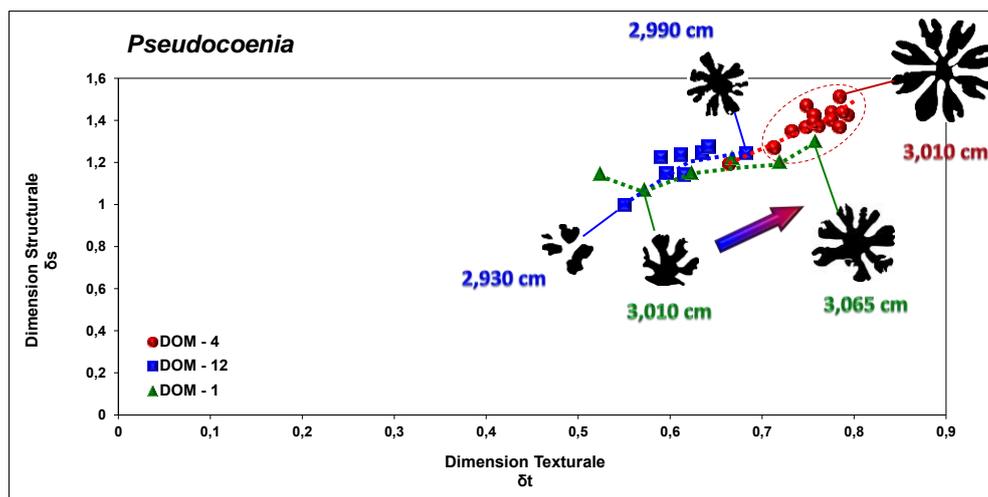
**Figure 123** - Analyse des dimensions fractales de sections sériées transversales avec appareils septaux variables de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France – PPA1094O polypiérites A, B, C et D). Trois régions fractales sont observables : la région fractale des calices hexaméraux avec les valeurs de dimension structurales les plus basses, la région fractale des calices heptaméraux avec des valeurs structurales un peu plus élevées par rapport aux valeurs des calices hexaméraux et la région fractale de la plupart des calices octaméraux avec des valeurs de dimension texturale et structurale beaucoup plus élevées par rapport aux autres valeurs.

***Pseudocoenia* sp. (DOM)**

Trois séries de coupes transversales de calices de *Pseudocoenia* sp. de Dompcevrin (Figure 124) ont été choisies parmi les jeunes (coupe 12), les adultes (coupe 4) et une série de sections d'un calice depuis la première étape de son développement jusqu'au stade adulte (coupe 1) (Planche XXI-XXIV ; Figure 124). L'analyse des calices octaméraux de ces trois séries de coupes montre que la plupart des coupes du calice 4 qui sont des calices adultes, les plus complètes et avec les diamètres de calices les plus grands se posent dans la région avec les valeurs plus élevées de dimensions texturales et structurales par rapport aux stades jeunes (coupe 12 et coupe 1) (Figure 125). Les coupes du polypiérite 12 au développement démarrant par quatre septes et les coupes du polypiérite 1 (jeune), prennent des valeurs plus basses et augmentent jusqu'aux valeurs des polypiérites adultes (4) (Figure 125). L'ensemble de ces trois séries des coupes des calices nous montre un processus ontogénique chez cette espèce (Figure 125). Les résultats confirment que les valeurs des dimensions fractales des coupes des calices traduisent les différentes étapes du développement des polypiérites.



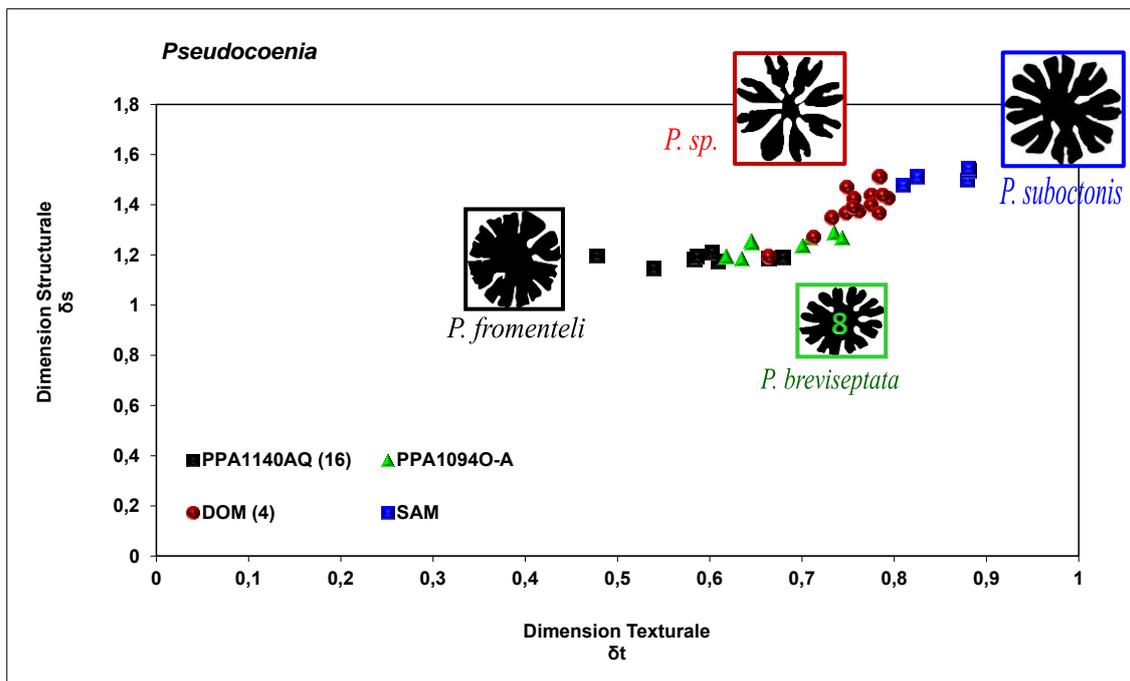
**Figure 124 -** Deux coupes sériées transversales de *Pseudocoenia* sp. de Dompcevrin (Meuse, France – DOM). A : coupe 3,065 cm du calice 4 (carré rouge) et 1 (carré vert) avec appareil septal octoméral. B : coupe 2,990 cm du calice 12 (carré bleu) avec appareil septal octoméral.



**Figure 125 -** Analyse des dimensions fractales sur l'ensemble des sections sériées transversales des calices jeunes et adultes de *Pseudocoenia* sp. de Dompcevrin (Meuse, France – DOM 1, 4 et 12). Le première section du polypiérite DOM12 est la plus petite et commence son développement simplement par les quatre premiers septes. La plus petite section de DOM1 est incomplète et possède la plus basse valeur texturale. En augmentant le diamètre de calice avec plus d'éléments structuraux (DOM1 – 3,065 cm), les valeurs fractales augmentent. Les coupes du polypiérite DOM4 possèdent les valeurs fractales les plus élevées. La flèche montre la tendance générale de l'ontogénèse.

### L'analyse des quatre espèces de *Pseudocoenia*

L'analyse des dimensions fractales de quatre espèces de *Pseudocoenia* (*P. brevisseptata*, *P. suboconis*, *P. fromenteli* et *P. sp.*) présente quatre régions différentes de valeurs fractales propres à chaque espèce, en recouvrement partiel et représentant une gamme de variabilité des valeurs fractales pour chaque espèce (Figure 126). Les valeurs fractales (structurales et texturales) des espèces *P. suboconis* de Sampigny (SAM) représentent les plus élevées et les valeurs fractales des *P. fromenteli* de Bure (PPA114AQ) représentent les plus basses. Entre ces deux régions fractales on trouve les régions de valeurs fractales de *P. sp.* (DOM 4) et *P. brevisseptata* (PPA1094O).

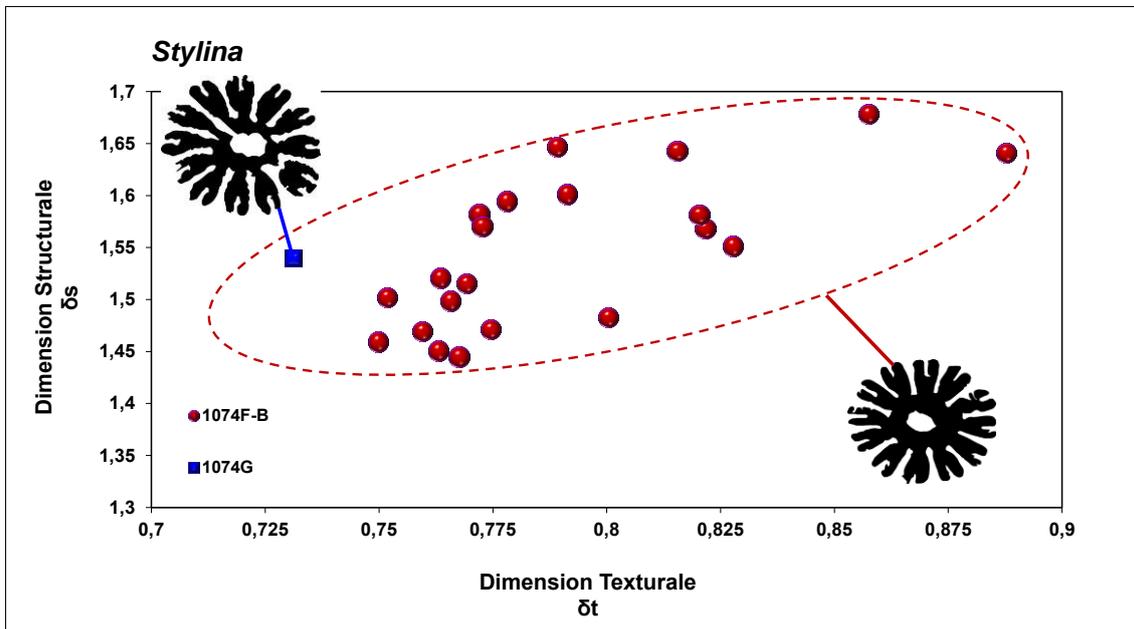


**Figure 126** - Analyse des dimensions fractales d'un ensemble de sections sériées transversales de quatre espèces de *Pseudocoenia* : *P. brevisseptata* de Bure (Meuse, France – PPA1094O A), *P. fromenteli* de Bure (Meuse, France – PPA1140AQ 16), *P. sp.* de Dompcevrin (Meuse, France – DOM 4), *P. suboconis* de Sampigny (Meuse, France – SAM).

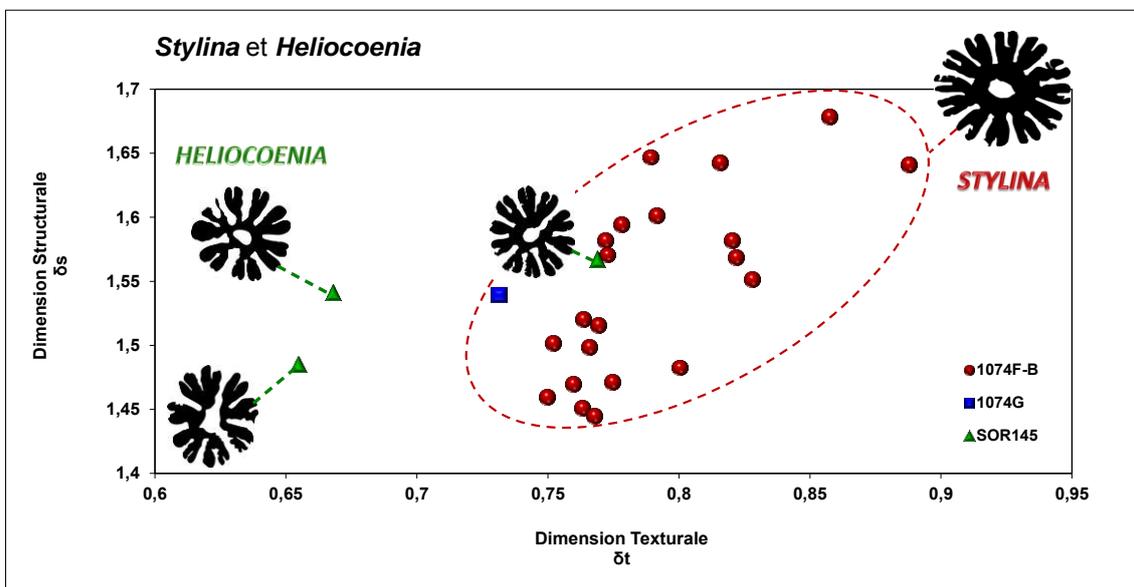
### Analyse des dimensions fractales de *Stylina* et *Heliocoenia* en sections sériées

*Stylina girodi* (PPA1074F & PPA1074G) et *Heliocoenia variabilis* (SOR145)

L'analyse des dimensions fractales de *Stylina girodi* de Bure dont les calices ont un appareil septal radial dodécaméral, (PPA1074F et PPA1074G) représente une région fractale de faible variabilité texturale (0,74-0,88) mais à valeurs structurales relativement plus variables (1,44-1,67) (Figure 127). En ajoutant les valeurs fractales des *Heliocoenia variabilis* (formes hexamérales avec symétrie bilatérale ou presque radiale) (SOR145), on observe qu'à un calice près, les valeurs restent hors de la région propre à *Stylina girodi* (Figure 128). La seule valeur en recouvrement dans cette région est un polypierite dont la forme est proche de *S. girodi* par sa symétrie plus radiale que bilatérale et sa columelle plutôt styloforme qu'aplatie.



**Figure 127** - Présentation en détail des valeurs de dimensions fractales des sections séries transversales de *Stylina girodi* de Bure (Meuse, France - PPA1074F-B et PPA1074G).

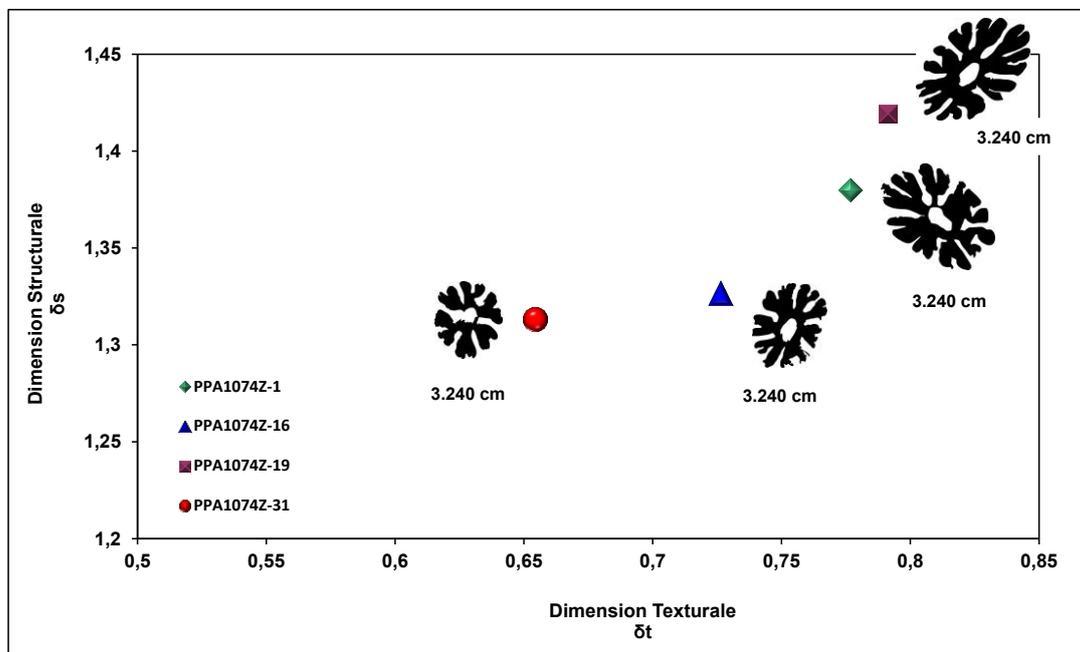


**Figure 128** - Comparaison en détail des valeurs de dimensions fractales de sections séries transversales de *Stylina girodi* de Bure (Meuse, France - PPA1074F-B et PPA1074G) et de *Heliocoenia variabilis* (SOR145).

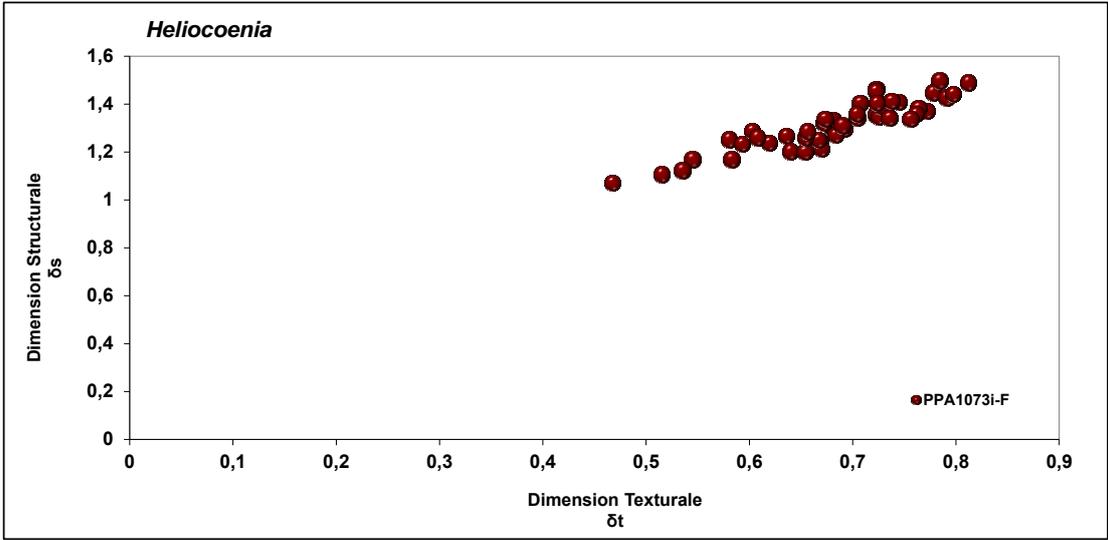
*Heliocoenia variabilis* (PPA1073I-F ; PPA1074T et PPA1074Z)

L'analyse des dimensions fractales de sections transversales de quatre individus d'une colonie de *Heliocoenia variabilis* (PPA1074Z) montre une diversité structurale et texturale. Les coupes des polypiérites présumés jeunes (PPA1074Z 16 et 31) se séparent par leurs dimensions texturales et structurales basses (Figure 129) et montrent moins de variabilité structurale. Les coupes obliques des calices présumés adultes (PPA1074Z 1 et 19) se séparent par leurs dimensions structurales et texturales plus hautes et montrent moins de variabilité texturales (Figure 129).

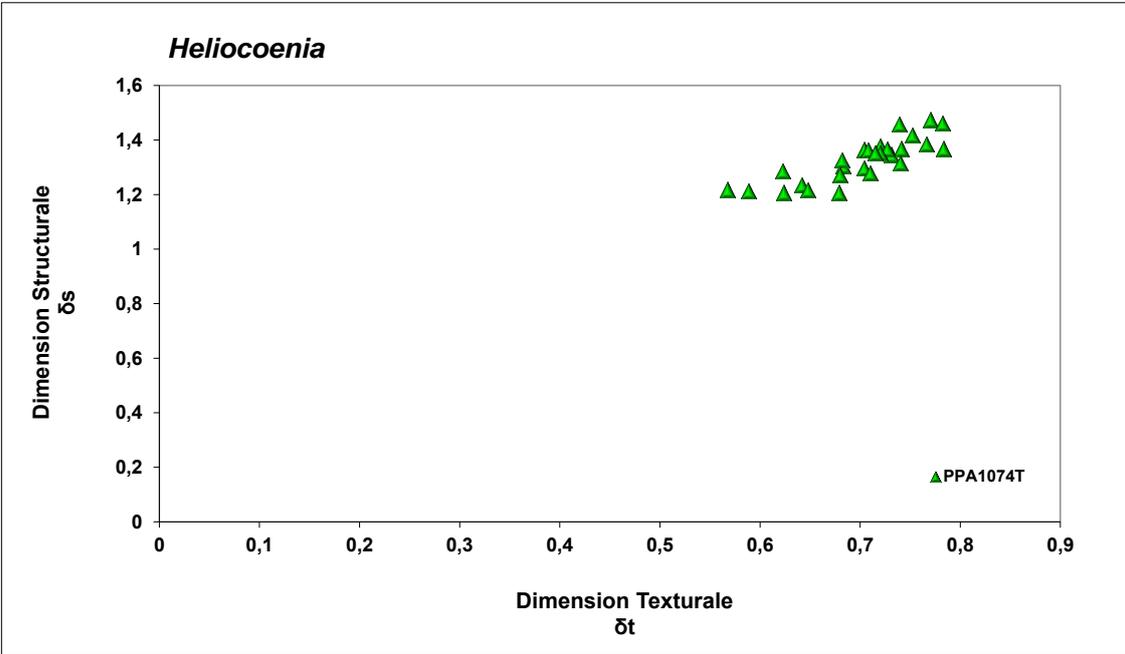
L'analyse des dimensions fractales des sections sériées transversales de *Heliocoenia variabilis* (PPA1073I-F & PPA1074T) montre une forte variabilité texturale et une moindre variabilité structurale (Figure 130 ; Figure 131 ; Figure 132 ; Figure 133). Dans le détail, les valeurs des coupes bien adultes (grand ou moyen diamètre, avec symétrie parfaitement bilatérale ou radiale et les septes soudés à la columelle) de *Heliocoenia variabilis* (PPA107I-F) montrent des valeurs moyennes et hautes. (Figure 132). Les plus jeunes montrent les valeurs fractales les plus basses (Figure 132). Les coupes plus obliques ou elliptiques montrent des valeurs fractales les plus élevées (Figure 132). L'analyse de *H. variabilis* (PPA1074T) à calices principalement adultes montre presque les mêmes valeurs fractales que les adultes de *H. variabilis* (PPA1073I-F) (Figure 133). En sélectionnant des coupes ressemblantes entre ces deux séries des sections (coupes A1 et A2 de PPA1073I-F et A1 et A2 de PPA1074T) on observe que les valeurs fractales sont très proches (Figure 134). En présentant toutes les valeurs fractales des trois échantillons de cette espèce, on observe que les valeurs fractales prennent les mêmes régions fractales et la même variabilité ontogénique des jeunes vers les adultes (Figure 135).



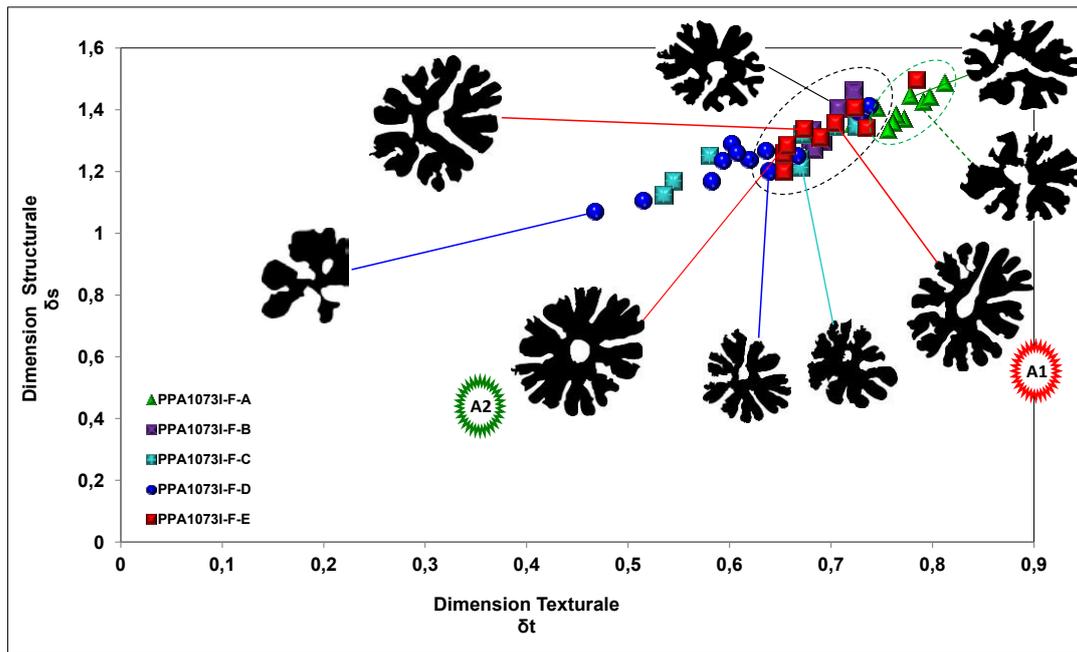
**Figure 129** - Analyse des dimensions fractales sur des sections sériées transversales d'une colonie d'*Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France - PPA1074Z 1, 16, 19 et 31).



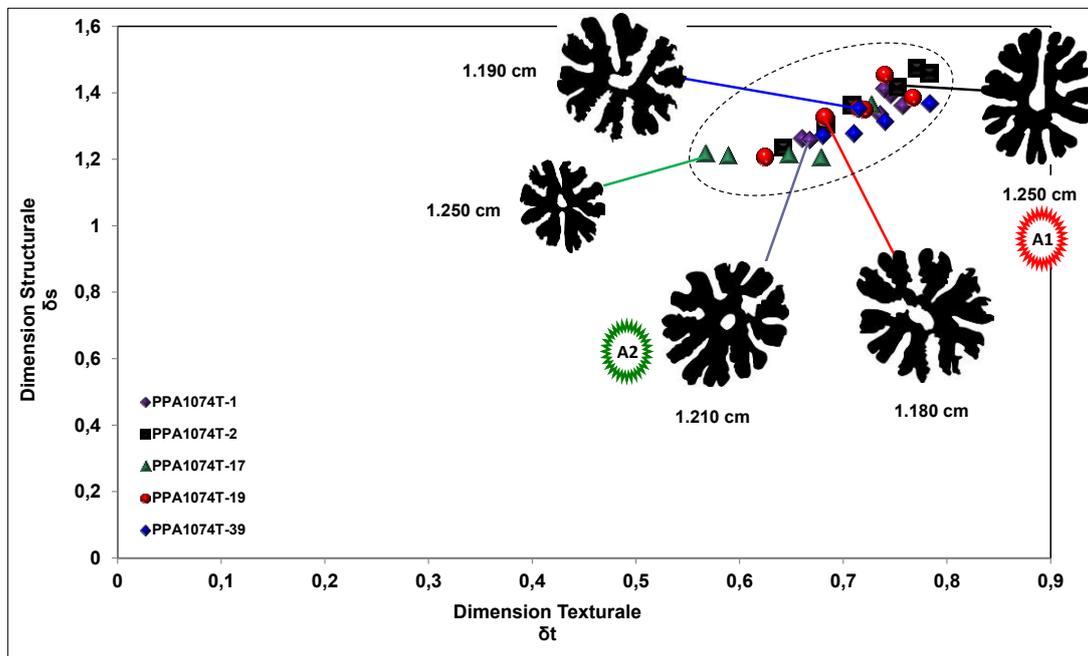
**Figure 130** - Analyse des dimensions fractales sur l'ensemble des sections s riees transversales d'une colonie de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France – PPA1073I-F A, B, C, D et E).



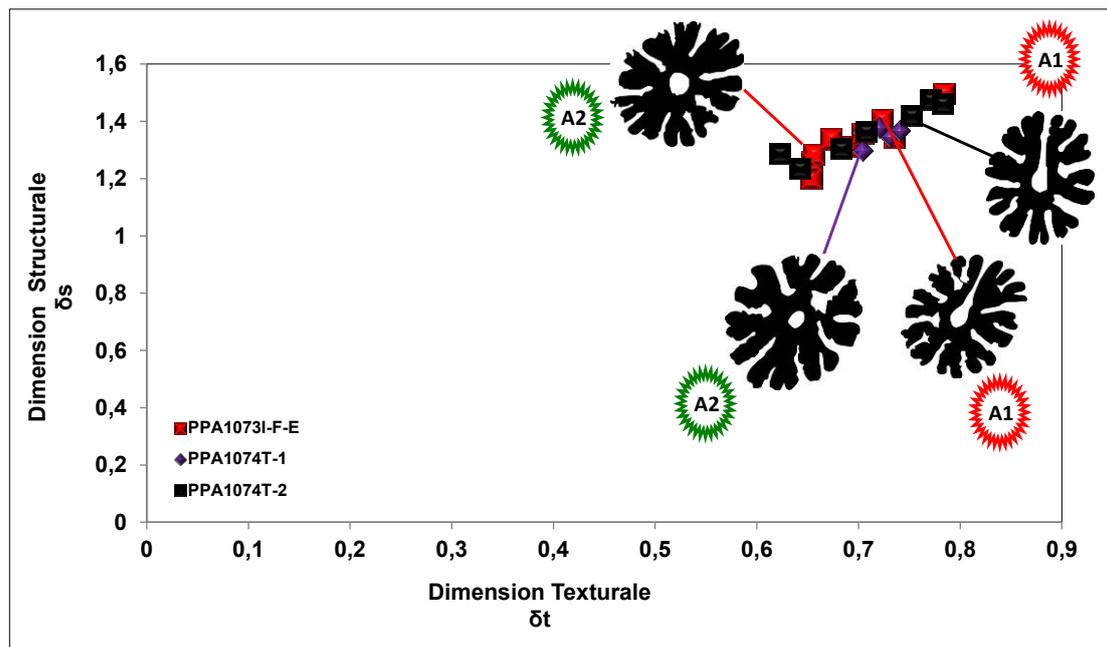
**Figure 131** - Analyse des dimensions fractales sur l'ensemble des sections s riees transversales d'une colonie de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France – PPA1074T 1, 2, 17, 19 et 39).



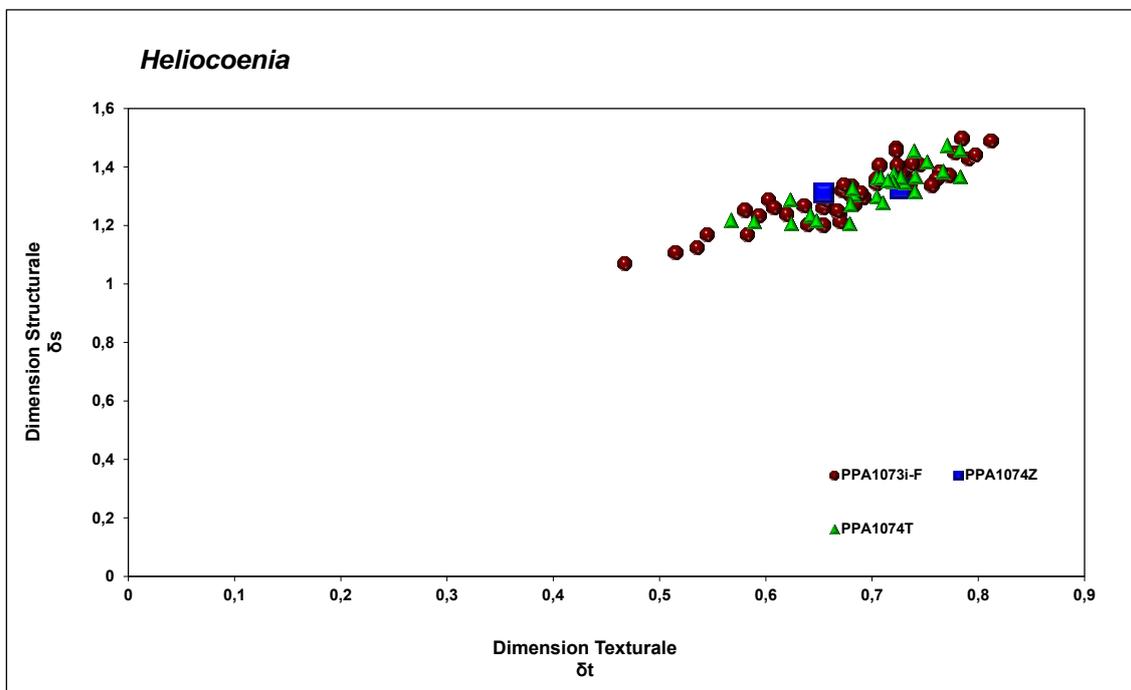
**Figure 132** - Analyse des dimensions fractales sur des sections s eries transversales d'une colonie de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France – PPA1073I-F A, B, C, D et E). Les coupes A1 et A2 ont  t  choisies en fonction de leur forme pour comparaison ult rieure (cf. Figure 134).



**Figure 133** - Analyse des dimensions fractales sur les sections s eries transversales d'une colonie de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France – PPA1074T 1, 2, 17, 19 et 39). Les coupes A1 et A2 ont  t  choisies en fonction de leur forme pour comparaison ult rieure (cf. Figure 134).



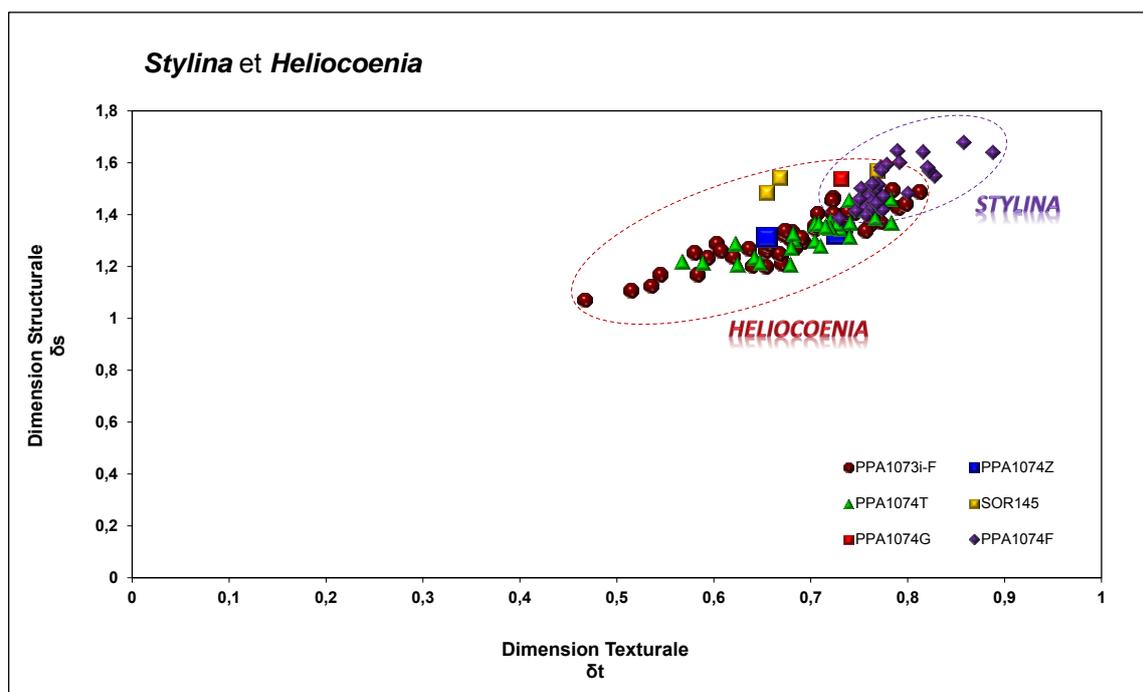
**Figure 134** - Comparaison inter-colonies des dimensions fractales de calices ressemblants sélectionnés parmi les coupes (A1 et A2) de trois séries différentes de sections sériées transversales. Les mentions A1 et A2 renvoient aux figures 45 et 46



**Figure 135** - Analyse des dimensions fractales de l'ensemble des *Heliocoenia variabilis* étudiées en sections sériées transversales. Chaque couleur regroupe des polypierites distincts d'une même colonie.

### Analyse de l'ensemble des *Stylina* et *Heliocoenia*

L'analyse de l'ensemble des sections sériées transversales de *Stylina* (stylines dodécamérales PPA1074F et PPA1074G) et *Heliocoenia* (hexamérales PPA1073I-F, PPA1074T, PPA1074Z et SOR145) nous présente deux régions partiellement recouvrantes (Figure 136). La région de *Stylina girodi* ayant des valeurs élevées par rapport aux valeurs des *Heliocoenia* adultes (*Heliocoenia variabilis*) (Figure 136).



**Figure 136** - Analyse des dimensions fractales de l'ensemble des *Stylina* et *Heliocoenia* étudiées en sections sériées transversales.

### Conclusions

De l'analyse des dimensions fractales des contours des sections transversales sériées ou non on peut tirer quelques conclusions :

- L'analyse de polypiérites de *Pseudocoenia brevisseptata* qui diffèrent par leur nombre de septes (12, 14 et 16) et par le type de symétrie (hexamérale, heptamérale et octamérale) démontre qu'en augmentant les nombres des septes et en conséquence la valeur des opérateurs de symétrie (6, 7, 8), les valeurs de dimensions texturales et structurales augmentent. Parmi les contours étudiés, les coupes heptamérales montrent simplement une hausse des valeurs structurales.
- En analysant les sections sériées transversales de différentes étapes du développement d'une espèce octamérale - *Pseudocoenia sp.* - qui commence son développement par les quatre primaires S1, on peut caractériser et quantifier une succession ontogénique depuis des calices jeunes (avec quatre septes primaires) jusqu'à des calices adultes

(avec huit S1 et huit S2) par augmentation des valeurs de dimensions texturales et structurales (Figure 125).

- Les différentes espèces de *Pseudocoenia* (Figure 126) et les différents genres (*Stylina* et *Heliocoenia*) (Figure 128 et Figure 136) peuvent être partiellement séparés par leurs dimensions texturales et structurales.

## L'analyse de coupes issues de la littérature

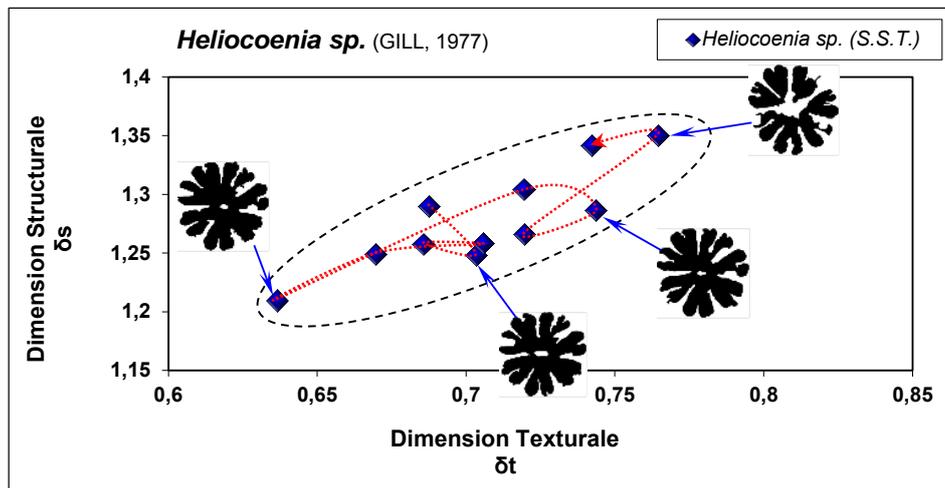
La provenance exacte des images est précisée au paragraphe Matériel (p.240)

### Les coupes de Gill 1977

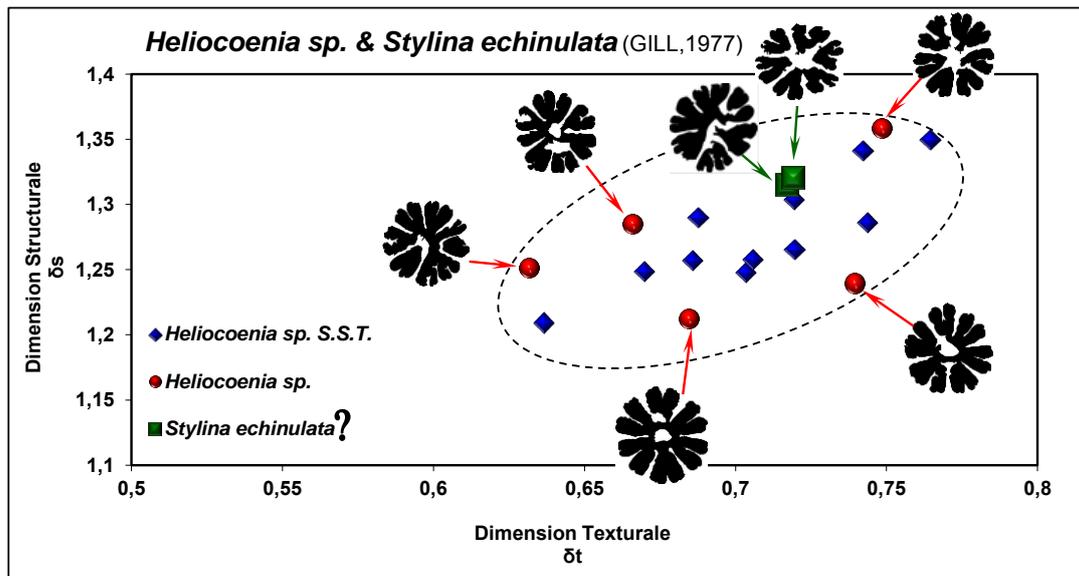
L'analyse des coupes de *Heliocoenia sp.* sélectionnées parmi les sections sériées transversales d'un unique polypierite nous montre une gamme variable de dimensions texturales (0,63-0,76) et structurales (1,20-1,35) à l'intérieur d'un même polypierite (Figure 137). La succession des coupes du proximal au distal suggère une relative tendance générale à la complexification au cours de l'ontogénèse.

Les autres spécimens de *Heliocoenia* (y compris la «*Stylina echinulata*») présentent des valeurs très proches (Figure 138).

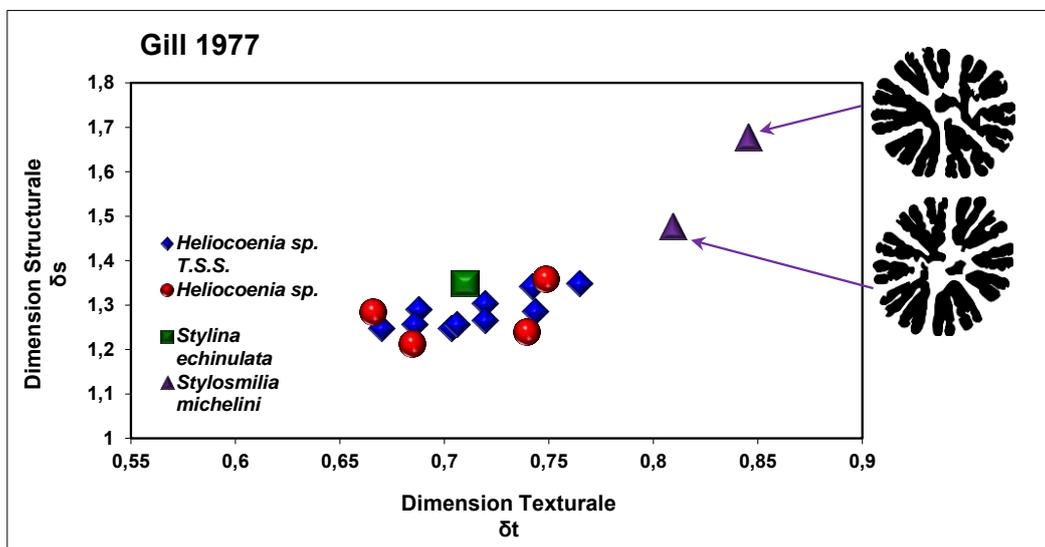
Les valeurs de *Stylosmilia michelini* se distinguent des *Heliocoenia* par leur plus forte dimension texturale (Figure 139). Ils présentent une forte variabilité de leur dimension structurale (Figure 139).



**Figure 137-** Analyse des dimensions fractales de quelques sections sériées transversales sélectionnées dans un unique polypierite de *Heliocoenia sp.* publiées par Gill 1977. La flèche rouge indique la succession du proximal au distal



**Figure 138** - Analyse des dimensions fractales de coupes sélectionnées de coraux plocœïdes étudiés par Gill (1977). Les valeurs de l'ensemble des *Heliocoenia sp.* (issues des sections sèriées transversales : S.S.T.), de *H. sp.* (issues de l'étude de lames minces) et de « *Stylina echinulata* » restent dans la même région fractale.



**Figure 139** - Analyse des dimensions fractales des coupes sélectionnées de coraux plocœïdes et phacœloïdes étudiés par Gill 1977. Les valeurs de dimensions texturales de l'ensemble des *Heliocoenia sp.* (sections sèriées transversales : S.S.T.), *H. sp.*, « *Stylina echinulata* » sont groupées dans une région fractale et elles sont plus basses par rapport aux valeurs du corail phacœloïde *Stylosmilia michelini*.

**Les coupes analysées de Roniewicz 1976 ; Beauvais & Bernier 1981 ; Eliášová 1981 ; Beauvais 1994 et Beauvais & Nouiouat 1993**

*Cyathophora* et *Pseudocoenia* (Roniewicz 1976) :

Une coupe de *Cyathophora* et 12 coupes de sept espèces de *Pseudocoenia* ont été choisies parmi les espèces étudiées par Roniewicz 1976. Les valeurs de *Cyathophora claudiensis* se placent parmi les valeurs des *Pseudocoenia* analysées (Figure 140). Parmi les *Pseudocoenia*, *P. brevisseptata* possède les plus basses valeurs texturale et structurale (le plus petit diamètre calicinal parmi les *Pseudocoenia*) et *P. decipiens* possède la valeur structurale la plus élevée (Figure 140).

*Heliocoenia* :

L'analyse des coupes de *Heliocoenia orbignyi* et *H. gracilis* montre une région fractale pour l'ensemble des coupes analysées de ces deux espèces du même genre (Figure 141). En ajoutant les valeurs de dimensions fractales d'*Heliocoenia claudiopolisensis* (in Beauvais & Bernier 1981), et de *Heliocoenia variabilis* (in Beauvais 1994) au précédent graphe (Figure 141), on observe que ces valeurs se posent dans la même région fractale que *H. orbignyi* et *H. gracilis* (Figure 143). Parmi les *Heliocoenia* analysées, seules les valeurs de *Heliocoenia humberti* (in Eliášová 1981) présentent des dimensions texturale et structurale plus basses par rapport aux autres *Heliocoenia* (Figure 143 et Figure 144). C'est peut-être à cause de sa petite taille. C'est en tous cas ce que suggère l'étude des modèles.

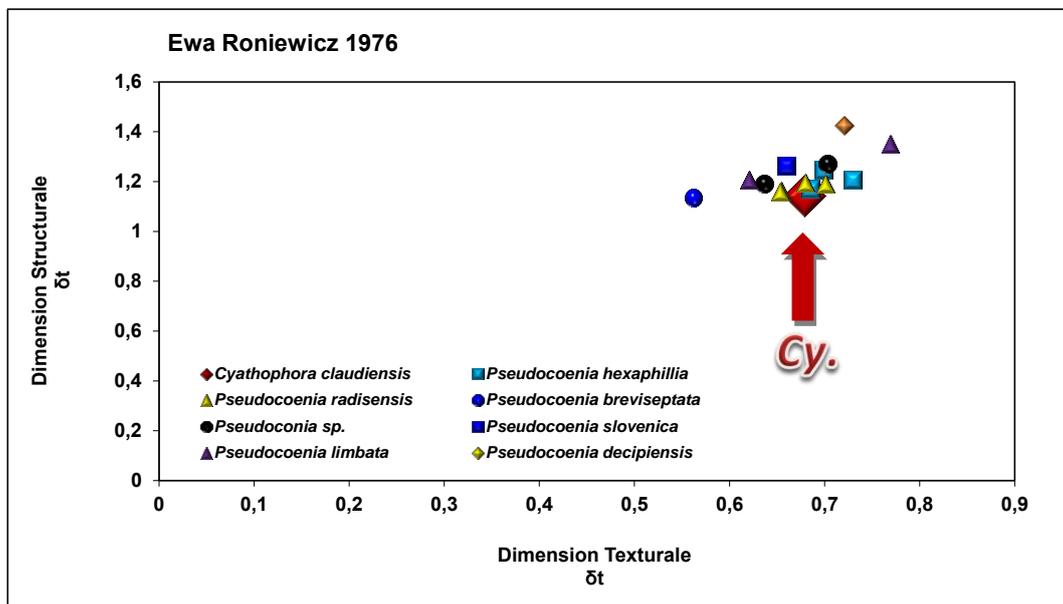
*Stylina* et *Heliocoenia* :

Les valeurs de dimensions fractales de *Stylina dendroidea* (in Beauvais & Nouiouat 1993) se posent aussi dans la même région que *Heliocoenia* (Figure 144).

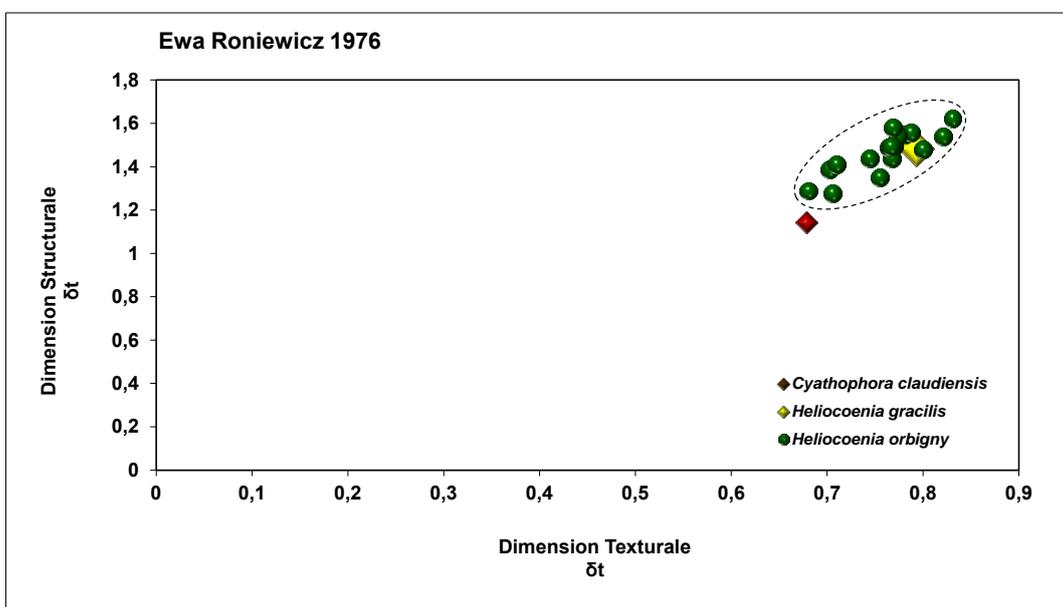
*Cyathophora*, *Pseudocoenia* et *Heliocoenia* :

Une comparaison entre les valeurs des *Pseudocoenia*, de *Cyathophora claudiensis* et des *Heliocoenia* sélectionnées dans Roniewicz 1976, montre deux régions quasiment séparées. L'une pour la plupart des *Heliocoenia* avec des valeurs de dimensions fractales plus élevées et l'autre pour les *Pseudocoenia* et *Cyathophora* avec des valeurs de dimensions fractales plus basses, ces deux régions présentant une petite zone de recouvrement.

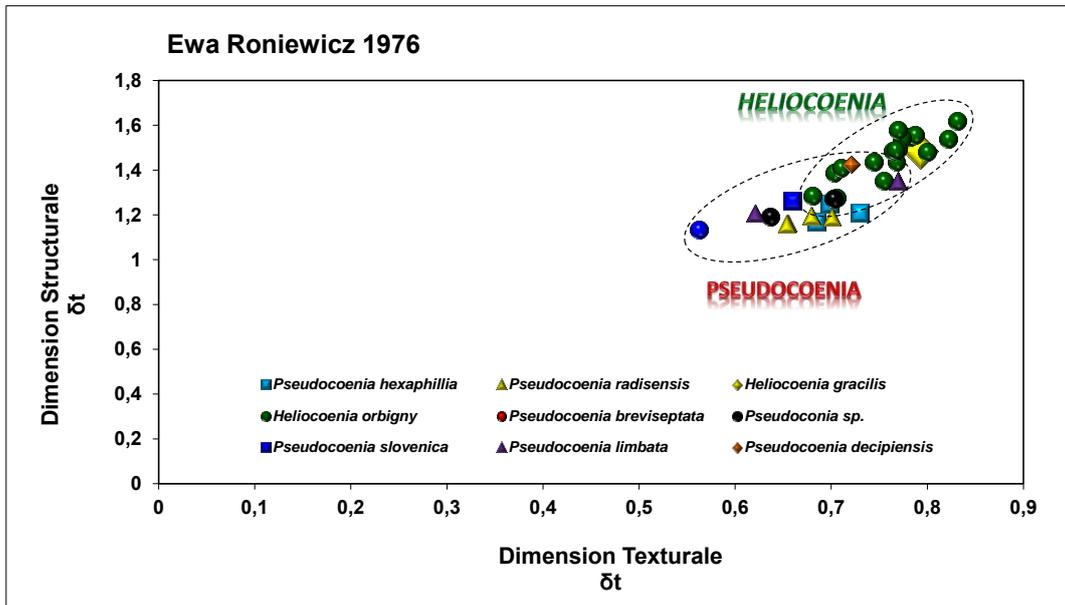
En comparant les valeurs de dimensions fractales de *Cyathophora claudiensis* (in Roniewicz 1976), *C. bourgueti* (in Eliášová 1981) et les différentes espèces de *Pseudocoenia* (in Eliášová 1981 et in Beauvais et Nouiouat 1993) avec les valeurs des *Heliocoenia*, on observe que la plupart des *Cyathophora* et *Pseudocoenia* ont des valeurs de dimensions structurales et texturales plus basses par rapport à celles des *Heliocoenia* avec un petit peu de recouvrement (Figure 144).



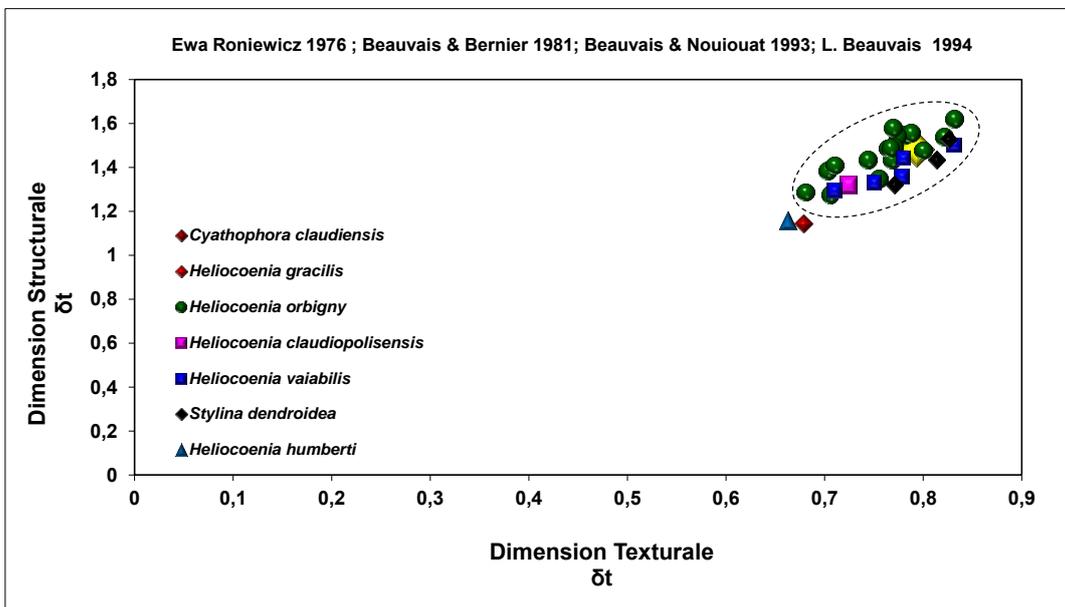
**Figure 140** - Analyse des dimensions fractales de coupes sélectionnées de *Pseudocoenia* et de *Cyathophora claudiensis* (Cy.) (in Roniewicz 1976).



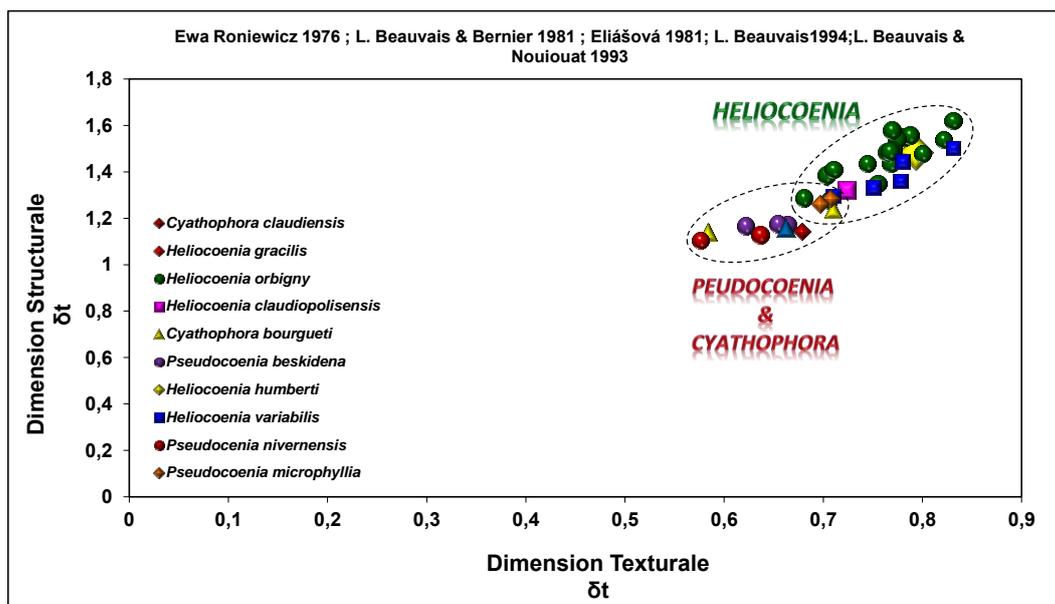
**Figure 141** - Analyse des dimensions fractales des coupes sélectionnées de *Heliocoenia gracilis*, *H. orbigny* (in Roniewicz 1976) en comparaison avec *Cyathophora claudiensis* (in Roniewicz 1976).



**Figure 142** - Analyse des dimensions fractales de l'ensemble des coupes sélectionnées in Roniewicz 1976. La plupart des *Heliocoenia* ont des valeurs élevées par rapport aux *Pseudocoenia*.



**Figure 143** - Analyse des dimensions fractales des coupes sélectionnées d'*Heliocoenia gracilis*, *H. orbigny* (in Roniewicz 1976), *H. vaiabilis* (in Beauvais 1994), *H. claudiopolisensis* (in Beauvais & Bernier 1981), *H. humberti* (in Eliášová 1981) et *Stylina dendroidea* (in Beauvais, L & S. Nouiouat 1993) en comparaison avec *Cyathophora claudiensis* (in Roniewicz 1976). La présence d'*Heliocoenia humberti* (in Eliášová 1981) à côté de *Cyathophora* peut s'interpréter en raison de sa petite taille.



**Figure 144** - Analyse des dimensions fractales des coupes sélectionnées de Roniewicz 1976, Eliášová 1981, Beauvais & Bernier 1981, Beauvais 1994 et Beauvais & Nouiouat 1993. Deux régions fractales apparaissent pour *Heliocoenia* et pour *Pseudocoenia* & *Cyathophora* (P. & CY.). La présence d'*Heliocoenia humberti* (in Eliášová 1981) parmi les valeurs fractales des *Pseudocoenia* et *Cyathophora* peut s'interpréter en raison de sa petite taille.

### Conclusions sur l'analyse fractale des images issues de la littérature

- Au niveau des genres, les fortes différences de dimensions texturales de *Heliocoenia* et de *Stylosmilia* permettent de séparer les deux genres respectivement plocoides et phacéloïdes sur la base de la seule section d'un polypiérite (Figure 139).
- Les espèces de *Heliocoenia* varient selon leurs dimensions texturales et structurales. Elles ne peuvent toutefois être faiblement distinguées par cette méthode car il existe de nombreux recouvrements.
- Les genres *Heliocoenia*, *Stylina*, *Pseudocoenia* et *Cyathophora* s'organisent approximativement selon des valeurs décroissantes qui illustrent la simplification structurale dans cette succession de genres. Toutefois, il existe des recouvrements qui empêchent de reconnaître ces genres sur la seule base de l'analyse fractale.

## **Conclusions sur l'analyse fractale de l'ensemble des images (modèles, sections réalisées, littérature) :**

### **Rapports entre les modèles et le réel :**

- le premier principe chez les modèles, c'est qu'en ajoutant des septes, ou en augmentant l'opérateur de symétrie (6, 7, 8) ou encore en augmentant l'ornementation, on augmente les valeurs de dimensions fractales et spécialement la dimension structurale (Figure 118 A & B). Tout ce qui maximise l'interface squelette-porosité a tendance à augmenter les valeurs de dimensions fractales. Cette analyse sur les modèles est confirmée par l'analyse de la variabilité des calices hexaméraux, heptaméraux et octaméraux réels (Figure 123). Ainsi, les calices avec symétrie hexamérale possèdent les valeurs les plus basses et les calices avec symétrie octamérale possèdent des valeurs de dimension texturales et surtout structurales plus élevées.
- L'autre principe analysé chez les modèles est que des changements tels que les degrés entre les septes, leur courbure, leur taille relative ou même la présence de la columelle ont peu d'impact sur les valeurs de dimension fractales et ils impactent plutôt la dimension texturale. Parmi ces changements, la simple rotation du calice et des septes très courts (1/3 plus court que les autres) produisent le plus de changement. Les septes très courts et rudimentaires qui existent chez les *Cyathophora* réels de la littérature produisent des résultats convergents. (Figure 140, Figure 141, Figure 143, Figure 144). La raison du changement des valeurs de dimensions fractales par rotation du calice, reste un changement étrange inexpliqué pour moi.
- Les autres principes trouvés chez les modèles et confirmés par les calices réels, sont la corrélation positive entre les valeurs de dimensions fractales et la taille et l'épaisseur des septes. (Figure 120, Figure 125). L'analyse des modèles octaméraux avec les huit septes épais montre une baisse étrange des dimensions fractales texturales qu'on n'explique que difficilement (Figure 121A & B). Il s'agit probablement de la position du point d'inflexion qui définit la limite entre les deux dimensions fractales.

### **Variabilité ontogénique dans l'interprétation des espèces :**

- Les mêmes principes permettent aussi d'interpréter les différentes étapes ontogéniques d'un calice. Les calices jeunes ont des petites tailles et des septes minces et moins nombreux et en conséquence, des valeurs de dimensions fractales plus faibles que les calices adultes. Ces principes sont appuyés sur l'étude des sections sériées (Figure 125).

### **Intérêt général de cette méthode :**

- L'analyse des dimensions fractales est une approche simple et pratique pour décrire des contours. Elle permet de situer leur forme selon un gradient de complexité des contours. Ce gradient peut s'exprimer de façon théorique à travers l'ordre qui a été mis en évidence entre des modèles simples et des modèles complexes, entre des formes réelles simples (*Cyathophora*) et des formes réelles relativement plus complexes (*Heliocoenia*) ou bien encore entre des formes juvéniles simples et des formes adultes plus complexes.

- La distinction des différentes espèces et genres par de simples chiffres est une perspective enthousiasmante qui trouve néanmoins ses limites. On voit que les différents genres étudiés présentent des plages de recouvrement. Leur distinction n'est que partielle. La qualité des résultats obtenus pour les coraux actuels et jurassiques analysés in Martin-Garin *et al.* 2007 ne semblent pas transposables aux coraux plocoides étudiés dans ce mémoire, relativement simples de formes.



## CHAPITRE 6 : Conclusions et Perspectives

### Conclusions

#### Avancées en morphologie

Les résultats de cette étude sur les coraux plocoides montrent que leur morphologie n'est pas aussi bien connue qu'on pouvait le penser et un certain nombre de termes (ici en gras italique) ont été créés pour désigner des états de caractères auparavant passés inaperçus.

L'étude morphologique des éléments radiaires chez les divers coraux plocoides oblige à catégoriser plus précisément l'ornementation à caractère périodique des bords internes des septes généralement rassemblés sous le terme d'« auricules » (Zaman et Lathuilière 2011). En section transversale les auricules peuvent être observées *podoïdes*, *en forme de "T"*, *fourchues*, *lancéolées*, *losangiques* ou *flabelloïdes*. En volume, les auricules sont dites *hastiformes*, *flabelliformes* ou *koutaliformes*.

L'auricule *koutaliforme* fait référence à son aspect en volume de cuiller et sa concavité vers le haut.

L'auricule *flabelliforme* est une auricule en forme d'éventail apparaissant losangique en section longitudinale et obliques vers le bas en vue latérale.

Les *auricules hastiformes* apparaissent en forme lancéolée en section transversale et en section longitudinale comme deux parties renflées de chaque côté des S1. Elles peuvent s'observer uniquement aux bords internes des S1.

L'étude morphologique détaillée de la muraille des *Heliocoenia* (famille Stylinidae) a suscité des interprétations diverses entre les paléontologues à propos de leur « double muraille » depuis Étallon 1859. Ceci m'a conduit à désigner un nouveau type particulier de muraille : *l'étallonothèque*. L'étallonothèque est une muraille épaisse qui enveloppe des côtes et inclut des trabécules secondaires. Ces trabécules secondaires peuvent venir s'aligner entre les côtes et ont pour cette raison fait l'objet jusqu'à présent d'une homologie erronée sous le nom inapproprié de « côtes intercalaires ». Des dispositions particulières de ces trabécules secondaires ont été illustrées et sont dites en *plumes* ou en *franges de tapis*. Ces « côtes intercalaires » ne doivent pas être confondues avec les *exocôtes* qui sont de vraies côtes intercalées à l'extérieur du polypierite, sans partie septale correspondante à l'intérieur du polypierite. La périthèque a également été mieux décrite et illustrée et les épines périthécales qui y participent ont parfois aussi fait l'objet d'une homologie erronée avec des « côtes intercalaires ».

Les relations entre la columelle et le bord interne des septes ont aussi fait l'objet d'un approfondissement. Deux états de caractères bien distincts ont été repérés entre les columelles régulièrement connectées par des tigelles et celles qui sont entourées d'un espace columellaire partiellement occupé par de l'endothèque.

La forme des *chambres interseptales* désignant l'espace compris entre deux septes voisins a également fait l'objet d'une typologie. Celles-ci ont pu être caractérisées comme courtes ou longues, *rondes*, *en triangle* ou *en boîte* ; ces états de caractère présentant des variants intermédiaires.

En section transversale ou en volume, les septes comme les côtes peuvent être observés *isopaques*, cunéiformes ou bicunéiformes ; inermes ou ornementés.

Dans l'étude des éléments radiaires, Les côtes peuvent être vues en section transversale avec une marge détectable, avec ou sans microstructure distincte ou à bord indéfini sans marge détectable et composée par une microstructure distincte ou indistincte.

A chaque stade de la croissance et dans la périthèque, la partie costale des éléments radiaires se transforme et se continue dans la périthèque sous forme de couches trabéculaires ou de planchers. Ces tissus gardent simplement leur originalité trabéculaire issue des éléments radiaires, mais sont transformés en conformité à leur nature architecturale.

En section transversale comme en section longitudinale, des genres comme *Heliocoenia* ou *Ironella* montrent les couches trabéculaires redressées autour des calices avec leurs épines. Dans la zone de transition entre la muraille et la périthèque, ces couches montrent une croissance périodique possiblement de nature saisonnière.

### **Avancées sur l'ontogénèse**

Selon Wells (1956), chez les Scléractiniaires, l'arrangement des septes dans le calice commence toujours par les six premiers septes et l'insertion des autres cycles se fait après la création des S1 et en cycles de 6 S2, 12 S3, 24 S4 et 48 S5 et plus...en ordre dorsoventral. En acceptant cette définition, on peut s'interroger sur les formes pentamérales, octamérales, décamérales et les modalités de leur développement.

L'étude des sections sériées transversales sur les deux genres *Heliocoenia* et *Pseudocoenia* dans la famille Stylinidae, nous révèle un développement différent par rapport à notre connaissance sur l'ontogénèse des Scleractinia.

Les sections sériées transversales montrent que le développement des septes chez ces deux genres commence par quatre septes primaires au lieu de six septes habituellement rapportés pour les Scleractinia. Chez *Heliocoenia*, ces quatre septes sont quasiment disposés à angles droits et ils se soudent à la columelle en créant de grands secteurs où se développent les deux autres septes S1 et les S2. Chez *Pseudocoenia*, le développement des septes commence aussi par les quatre septes primaires à angles droits à la place des six. Les quatre autres septes S1 se développent entre ces quatre primaires et ils se développent avec les huit septes S2 jusqu'au stade adulte du polypiérite.

Ces observations qui viennent s'ajouter à celles d'Alloiteau (1959) ou de Mori (1987) changent notre connaissance sur l'ontogénèse des Scleractinia et appelle encore beaucoup d'investigations dans les différentes familles de Scleractinia. L'observation d'une variabilité intracoloniaire dans le nombre des S1 à l'état adulte chez *Pseudocoenia* ajoute aussi quelques soupçons sur la stabilité de ce caractère pour en faire l'unique caractère synapomorphique squelettique de l'ordre des Scleractinia.

### **Avancées en taxinomie**

Tous les taxons étudiés se placent dans le sous ordre des Stylinina au sein de quatre familles : les Stylinidae, les Cyathophoridae, les Solenocoeniidae et les Rhipidogyridae. (voir tableau récapitulatif 48).

Les genres *Heliocoenia* et *Stylina* sont maintenus (ou réhabilités) dans le sens où ils étaient conçus par Étallon 1859.

Tableau 48 - Tableau des caractères des coraux plocoides étudiés.

Sous-ordre Stylinina														
Famille		Stylinidae						Rhipidogyridae			Cyathophoridae		Solenocoeniidae	
genre			<i>Stylina</i>	<i>Heliocoenia</i>	<i>Pseudocoenia</i>	<i>Pseudocoeniopsis</i>	<i>Diplocoenia</i>		<i>Ironella</i>		<i>Cyathophora</i>		<i>Solenocoenia</i>	
rangement des septes	disposition des septes	6, 8, 10, 12 et ...	6, 8, 10, 12 et ...	6, 8, 10, 12 et ...	6	6, 8 rarement 7 ou 9	6, 8, 10		6, 8, 10 et ...	6, 8, 10 et ...	6	6	6, 8	6, 8
	symétrie	radiale, bilatérale ou bilatérale des secteurs	radiale / bilatérale ou bilatérale entre les secteurs	radiale	bilatérale	radiale	radiale	radiale	radiale / ?	radiale	radiale	radiale	radiale	radiale
microstructure septale		? / trabécules néorhipidacanthés	minces trabécules néorhipidacanthés / et ?	minces trabécules néorhipidacanthés	minces trabécules néorhipidacanthés	?	?	minces trabécules néorhipidacanthés?	?	gros trabécules néorhipidacanthés	?	?	?	?
Périthèque quand elle est présente	surface	costulée ou granulé	costulée ou granulé	costulée	granulé	costulée	costulée	sans objet	granulé ou ?	granulé	costulée	costulée	costulée	costulée
	volume	couches trabéculaires avec ou sans épines et dissépinements / planchers (tabulae) et dissépinements	couches trabéculaires avec ou sans épines et dissépinements / planchers (tabulae) et dissépinements	couches trabéculaires et dissépinements	couches trabéculaires épineuses et dissépinements	planchers (tabulae) et dissépinements	planchers (tabulae) et dissépinements	Sans objet	couches trabéculaires épineuses et dissépinements / ?	couches trabéculaires épineuses et dissépinements	planchers courts (tabulae) et dissépinements	planchers courts (tabulae) et dissépinements	planchers (tabulae) et dissépinements	planchers (tabulae) et dissépinements
endothèque		tabulaire ou subtabulaire	tabulaire ou subtabulaire	subtabulaire + anneaux des planchers	subtabulaire	tabulaire ou subtabulaire	subtabulaire	subtabulaire	?	subtabulaire	tabulaire	tabulaire	subtabulaire	subtabulaire
columelle		styliforme, aplatie, lamellaire, pariétale, lentiforme ou absente	styliforme, aplatie, lamellaire, pariétale ou absente	styliforme, lentiforme	aplatie, lamellaire styliforme, lentiforme	absente	pariétale	pariétale	variable	pariétale	absente	absente	absente	absente
connexion septo columelle		avec ou sans connexion	avec ou sans connexion	sans connexion	tigelles	sans objet	pas claire	?	?	pas claire	sans objet	sans objet	sans objet	sans objet
auricules	en volume	koutaliformes, hastiforme, flabelliforme ou absente	koutaliformes, hastiforme / ? ou absente	?	koutaliformes	? ou hastiforme				flabelliformes	?	?	rhopaloïde/claviforme	rhopaloïde/claviforme
	en section	rhopaloïde, ne forme de T, lancéolé, podoïde, fourchu, ou sans auricule	rhopaloïde, en forme de T, lancéolé, podoïde, fourchu, ou sans auricule	rhopaloïde, en forme de T, fourchu ?, ou sans auricule	fourchu	rhopaloïde, lancéolé, podoïde, fourchu (rare) ou sans auricule		?	?	?	flabelloïde, lancéolé, rhopaloïde	?	?	?
muraille		parathèque, paraseptothèque, septothèque ou étallonothèque	parathèque, paraseptothèque ou étallonothèque	parathèque, paraseptothèque ou étallonothèque?	étallonothèque	Parathèque ou paraseptothèque	parathèque ou paraseptothèque	septothèque ou paraseptothèque ?	parathèque ou paraseptothèque	étallonothèque	tabulothèque ou septotabulothèque	tabulothèque ou septotabulothèque	parathèque ou paraseptothèque	parathèque ou paraseptothèque
exocôtes		présentes / absente	présentes / absente	? ou non	parfois présentes	parfois présentes	?	?	?	?	?	?	présentes / ?	présentes / ?
continuité verticale des septes		oui/non	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	oui	non	non	oui	oui
ornementation latérale des septes		oui / non	oui / non	non ou finement	oui	non ou parfois finement	non ou parfois finement	oui	oui	oui	non	non	non ou parfois	non ou parfois
canaux		oui / non	non	non	non	non	non	non	non	non	non	non	oui	oui



Dans la synonymie avec le genre *Stylina*, je place les genres *Gemmastrea* Blainville 1837, *Plesiostylina* Alloiteau 1958, *Tremocoenia* d'Orbigny 1850 et *Decacoenia* d'Orbigny 1850.

Les genres et sous genres *Conocoenia* d'Orbigny, 1849, *Alloiteaucoenia* Beauvais 1964, *Alloiteaucoenia (Kobycoenia)* Beauvais 1964, *Stylohelia* de Fromentel 1861, *Psammohelia* de Fromentel 1861 et *Heliostylina* Lafuste 1957 peuvent se placer dans la synonymie du genre *Heliocoenia* Étallon 1859.

Le genre *Cryptocoenia* d'Orbigny 1849 a été mis en synonymie avec *Cyathophora* Michelin 1843 par son spécimen-type qui montre tous les caractères génériques de *Cyathophora* Michelin 1843.

Le genre *Adelocoenia* d'Orbigny (1849), et quelques espèces attribuées à tort à *Convexastrea* d'Orbigny (1849) et à *Cryptocoenia* d'Orbigny (1849), les genres *Branchastraera* Blainville 1837 et *Elasmophora* Alloiteau, 1958 doivent trouver leur place dans la synonymie de *Pseudocoenia*.

Le genre *Ironella* Starostina et Krasnov, 1970 (espèce-type : *Ironella giseldonensis* Starostina et Krasnov, 1970) par la taille plus forte de ses trabécules néorhipidacanthes garde sa place dans la famille des Rhipidogyridae. L'ensemble des caractères décrits dans le chapitre de paléontologie systématique cause à la fois distinction et rapprochement entre *Ironella* et *Heliocoenia*, ce qui m'a convaincu de garder *Ironella* dans la famille des Rhipidogyridae et de placer cette famille dans le sous-ordre des Stylinina.

Selon les caractères comme la présence de la columelle, l'endothèque subtabulaire et la muraille parathécale ou paraseptothécale, le genre *Pseudocoeniopsis* Roniewicz, 1976 (Espèce-type : *Pseudocoeniopsis maior* Roniewicz, 1976) peut être placé dans la famille Stylinidae.

### Propositions nomenclaturales

Le genre *Stylina* Lamarck 1816 porte un statut incertain. Après avoir examiné plusieurs solutions, je propose de demander à la commission zoologique internationale un changement de la désignation de l'espèce-type de *Stylina*. Par cette dernière proposition, on peut choisir l'une des espèces de *Stylina* et son spécimen-type pour garder le nom de *Stylina* Lamarck, garder le nom de *Heliocoenia* et garder aussi la famille des Stylinidae et le sous ordre des Stylinina.

J'ai trouvé le spécimen figuré par Michelin 1843 sous le numéro A32288. Ce spécimen devrait être proposé en publication comme un lectotype et permettra de fixer le statut de *Cyathophora* Michelin 1843.

L'*Adelocoenia* a la priorité de date sur *Pseudocoenia* mais les syntypes d'*Astrea castellum* sont perdus et je souhaite maintenir l'usage de *Pseudocoenia* car une proposition a déjà été faite auprès de la commission pour préserver l'usage de *Pseudocoenia* (Löser 2007, case 3386).

Le matériel type de l'espèce-type de *Heliocoenia* a été considéré perdu. Récemment, deux spécimens d'*Heliocoenia variabilis* ont été observés dans le Musée jurassien des sciences naturelles de Porrentruy (Suisse), Le spécimen n°027 de la collection Thurmann provient d'Oyonnax et spécimen n°S1399 provient du Kimméridgien de Valfin. Les deux spécimens montrent tous les caractères de *Heliocoenia variabilis* Étallon (1859). Ce dernier est peut-être un syntype de *Heliocoenia*. Dans le doute, il pourrait être publié comme un néotype.

## Avancées en morphométrie

### L'analyse Fourier elliptique

Les sections sériées transversales effectuées, des coupes des coraux plocoides issues de la littérature ainsi que des modèles théoriques ont été analysés par l'analyse de Fourier elliptique. Cette méthode morphométrique descriptive permet de décrire et d'analyser des formes relativement compliquées.

- les symétries hexamérales, heptamérale et octamérale des calices, variables à l'intérieur d'une même colonie de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France) ont été analysées à partir de sections sériées transversales. La décomposition en séries de Fourier montre des régions séparées en fonction des symétries mais les valeurs de variances cumulées de l'analyse en composantes principales ne sont pas satisfaisantes, suggérant que ces contours sont trop complexes pour être gérés par ce protocole analytique.
- La décomposition des modèles théoriques de différentes formes et de différentes tailles de calices en séries de Fourier confirme que les symétries différentes peuvent être reconnues par ce type d'analyse. La comparaison avec des contours réels apparaît alors possible.

### L'analyse dimensions fractales

L'analyse des dimensions fractales est une méthode morphométrique simple et pratique qui a été utilisée pour l'analyse de formes compliquées. Martin-Garin *et al.* (2007) a utilisé cette méthode pour quantifier la forme de calices de coraux par deux chiffres (les dimensions fractales structurales et texturales) qui peuvent être présentés dans un graphe.

Dans ce travail, ont été analysées des sections transversales sélectionnées parmi des sections sériées réalisées, des coupes des calices de la littérature et des modèles théoriques confectionnés pour tester la méthode.

Ces modèles théoriques ont été en particulier analysés pour une meilleure compréhension de l'influence des caractères sur les dimensions fractales. Les résultats montrent que, en augmentant le nombre des septes, l'épaisseur, la longueur et la taille des septes et des calices ou encore l'ornementation, les valeurs de dimensions fractales augmentent. Autrement dit, **tout ce qui maximise la surface de contact entre le squelette et la porosité augmente les dimensions fractales.**

Cette loi permet de caractériser l'augmentation de la complexité du contour tant sur les modèles que sur les sections réelles. A ce titre elle permet de caractériser des stades ontogéniques. Elle permet aussi de caractériser quelques taxons mais pas forcément de les reconnaître avec certitude dans la mesure où plusieurs plages de recouvrement ont été mises en évidence entre genres.

## Perspectives

Après cette étude des caractères des coraux plocoides jurassiques et de leur variabilité, il m'apparaît indispensable de réaliser des études détaillées sur des caractères qui restent inconnus ou mal connus pour de nombreux taxons comme la microstructure des éléments radiaires et des murailles, l'endothèque et la périthèque.

L'étude des ontogénèses des coraux par sections sériées transversales peut être étendue chez de très nombreux genres pour connaître le développement des septes depuis les premières étapes. La vision que nous avons aujourd'hui de l'ontogénèse des Scleractinia est trop limitée.

L'identification des différentes espèces par des approches morphométriques a encore beaucoup des limites. Les méthodes d'analyse quantitative sont aussi parfois difficiles à interpréter ou sont difficiles à utiliser pour des formes compliquées dans le cas de l'analyse Fourier. Donc, nous avons besoin de trouver des approches qualitatives et/ou quantitatives qui nous permettent de séparer ou de bien distinguer les espèces d'une façon reproductible.

Une investigation sur les facteurs de contrôle de la variabilité et de la disparité des caractères est nécessaire. Parmi ces facteurs de contrôle, les conditions environnementales et l'impact de leur changement sur les individus, les colonies, les espèces, les genres, les familles doivent aussi être étudiés. Ces changements peuvent être étudiés à la fois dans l'espace et au cours du temps.

Le fait d'avoir retrouvé des lames minces de coraux bien préservés des Emirats Arabes Unis et d'Oman, nous assure que, au-delà de ce qui est actuellement publié, le Moyen-Orient et en particulier les pays côtiers du Golfe Persique et du Golfe d'Oman comme l'Iran, l'Arabie Saoudite, le Qatar, le Yémen ou le Bahreïn peuvent posséder un fort potentiel pour des gisements à coraux bien conservés. Peut être seront-ils la prochaine destination appréciée des spécialistes des Scleractiniaires ?



## Références

### A

- Ali-Zadeh, A. et R. G. Babaev** (1995). Biostratigraphic value of upper Jurassic cnidaria of Azerbaijan and correlation of heterofacies deposits. VII International Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera, Madrid. Abstract book, 1-2
- Alloiteau, J.** (1948a). Polypiers du Gargasien aragonais. Anales de la Escuela de Peritos agricolas y de Especialidades agropecuarias y de los Servicios técnicos de Agricultura. (pour 1947) Barcelone **6**: 187-243.
- Alloiteau, J.** (1948b). Polypiers des couches albiennes à grandes trigonies de Padern (Aude). Bulletin de la Société Géologique de France **5**(18): 699-738.
- Alloiteau, J.** (1952). Embranchement des coelentérés. Traité de Paléontologie. J. Piveteau. Paris. **1**: 376-684.
- Alloiteau, J.** (1956-60). Nouveaux polypiers du Crétacique d'Espagne. Anales de la Escuela Tecnica de Peritos Agricolas Especialidades Agropecuarias y de los Servicios tecnicos de Agricultura **14**: 79-108.
- Alloiteau, J.** (1957). Contribution à la systématique des madréporaires fossiles. C.N.R.S. éditions. Paris: 462.
- Alloiteau, J.** (1958). Monographie des madréporaires fossiles de Madagascar. Annales géologiques de Madagascar **25**: 1-218.
- Alloiteau, J.** (1959). Recherches sur le développement du squelette chez les madréporaires. Bulletin de la Société Géologique de France **7**: 678-686.
- Alloiteau, J. et P. Bernier** (1970). *Amphiphora serannensis* nov. gen. nov. sp. nouveau genre de madréporaire du Jurassique terminal de la bordure méridionale des Cévennes. Bulletin de la Société géologique de France **11**(7): 925-928
- Anstey, R. L. A. D.** (1973). Fourier analysis of zooecial shapes in fossil tubular bryozoans. Geological Society of America Bulletin **84**: 1753-1764.

### B

- Babaev, R. G.** (1963). Stratigrafitcheskoe znatchenie verhnjejurskih chestiloutchevih korallov severo-vostotchnoi tachasti malogo Kavkaza (Azerbaidjan). Doklady Akademii Nauk Azerbaidjanskoi SSR **19**(9): 35-37.
- Babaev, R. G.** (1965). Novye vidy heksakorallov otrjada scleractinia. Paleontologicheskij. Zhurnal **4**: 11-15.
- Babaev, R. G.** (1967). Pozdnejurskie sestilucevye korally (skleraktinii) severo-vostocnoi casti malogo kavkaza (Azerbaidjan) i ih stratigraficeskoe polozenie. Izvestiya Akademiya Nauk SSSR (seriya geologicheskaya nauk) **4**: 137-142.
- Babaev, R. G.** (1970). Biostratigrafija verhnjejurskih otlozenij Malogo Karkaza (Azerbaidjana) po skleraktinijam. Mezozojskie korally SSSR. Trudy II Vsesoyuznogo simposiuma po izucheniyu iskopaemykh korallov SSSR, Akademiya Nauk SSSR,

Akademiya Nauk estonskoj SSR, Institut geologii, Postoyannaya Kommissiya po izucheniiu iskopaemykh korallov SSSR, Moscou.

**Babaev, R. G., Ed.** (1973). Pozdneyurskie chestilutchevye korally (skleraktinii) severo-vostochnoy chasti malogo Kavkaza (Azerbajdzhan). Akademiya Nauk Azerbaydzhanskoy SSR, Institut Geologii Imeni Akademika I.M. Gubkina

**Babaev, R. G. et T. A. Gasanov** (1963). The material to the study of coral fauna. Izvestia Akademia Nauk Armanskoy SSR **5**: 3-9.

**Bachnou, A. et M. Boughdiri** (2005). Morphométrie des brachiopodes par modélisation mathématique combinée des tracés ouvert et fermé. Exemple d'application parmi les Terebratulidae du Jurassique moyen. Revue de Paléobiologie **24**(2): 789-802.

**Beauvais, L.** (1961). Etude des formations typiques du "Rauracien" de la région de l'ancienne Rauracie (Suisse). Compte Rendu de l'Académie des Sciences **252**: 2265-2267.

**Beauvais, L.** (1964). Etude stratigraphique et paléontologique des formations à madréporaires du Jurassique supérieur du Jura et de l'Est du Bassin de Paris. Mémoires de la Société géologique de France **43**(100): 1-288.

**Beauvais, L.** (1966). Révision des madréporaires du Dogger de la collection de Koby. Eclogae Geologicae Helvetiae **59**: 989-1024.

**Beauvais, L.** (1966). Etude des madréporaires jurassiques du Sahara tunisien. Annales de Paléontologie (invertébrés) **52**: 115-150.

**Beauvais, L.** (1970). Sur quelques genres nouveaux ou peu connus de madréporaires jurassiques. Eclogae Geologicae Helvetiae **63**: 1109-1131.

**Beauvais, L.** (1971). Essai de répartition stratigraphique des madréporaires du Dogger. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Série D **272**: 3256-3259.

**Beauvais, L.** (1972). Contribution à l'étude de la faune bathonienne dans la vallée de la Creuse (Indre). Annales de Paléontologie (invertébrés) **58**(1): 35-87.

**Beauvais, L.** (1972). Trois espèces nouvelles de Madréporaires de l'Oxfordien supérieur de Grèce continentale (Province de Boétie). Annales de la Société géologique du Nord **2**: 95-98.

**Beauvais, L.** (1973). Upper Jurassic Hermatypic Corals. Atlas of Palaeobiogeography. A. Hallam. Amsterdam, Netherlands, Elsevier: 319-328.

**Beauvais, L.** (1983). Jurassic Cnidaria from the Philippines and Sumatra. United Nations ; ESCAP ; CCOP Technical Bulletin **16**: 39-67.

**Beauvais, L.** (1984). Evolution and diversification of Jurassic Scleractinia. Palaeontographica Americana **54**: 219-224

**Beauvais, L.** (1986). Monographie des madréporaires du Jurassique inférieur du Maroc. Palaeontographica Abteilung A **194**: 1-68.

**Beauvais, L.** (1989). Upper Jurassic madreporaria and calcisponges of Sumatra in FONTAINE H. & GAFOER S. The pretertiary fossils of Sumatra and their environments CCOP Technical Secretariat: 243-297.

**Beauvais, L.** (1994). Sur le genre *Heliocoenia* Étallon, Scléactiniaire mésozoïque. Eclogae Geologicae Helvetiae **87**: 869-893.

**Beauvais, L. et M. Beauvais** (1975). Une nouvelle famille dans le sous-ordre des *Stylinida* All.: les *Agatheliidae* nov. fam. (Madréporaires mésozoïques). Bulletin de la Société géologique de France **17**(577-581).

**Beauvais, L. et P. Bernier** (1981). Nouvelles espèces de Madréporaires dans le Kimméridgien supérieur du Jura (France). Geobios **14**(2): 173-189, 173 pls.

**Beauvais, L. et S. Nouiouat** (1993). Une nouvelle faune de coralliaires dans l'Atlas saharien d'Algérie. Geobios **26**(3): 291-318. 298 pls.

**Becker, E.** (1875-1876). Die Korallen der nattheimer Schichten. Palaeontographica **21**: 121-243.

- Bendukidze, N. S.** (1960). Les coraux du Jurassique supérieur de l'ouest de la région abkhazienne et de l'embouchure du Mzimta. Mémoires de l'Institut de Géologie, série géologique **tome 11, planches 1 à 3**.
- Bendukidze, N. S.** (1961). Upper Jurassic corals from Rachi and South Ossetia. Akademia Nauk Gruzinskoy SSR, Geologichestiy: 53-56.
- Bendukidze, N. S. et A. Chikovani** (1975). Biotects du Malm en Géorgie (en russe). Trudy geologicheskogo Instituta Akademia Nauk Gruzinskoy SSR **47(2)**: 26-37.
- Bendukidze, N. S.** (1982). Pozdneysurskie korally rifogennih otlojenii Kavkasa i Kryma. Akademija Nauk Gruzinskoj SSR Geologicheskij Institut A.I. Djanelidze Trudy Novaja Serija Vyp. **74**: 220.
- Bertling, M.** (1993). Ecology and distribution of the Late Jurassic Scleractinian *Thamnasteria concinna* (Goldfuss) in Europe. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **105**: 311-335.
- Blainville, D. d.** (1816-1830). Dictionnaire des Sciences naturelles, planches, 2ème partie règne organisé, Zoologie, vers et zoophytes. Paris, Levrault.
- Blainville, D. d.** (1837). Manuel d'actinologie ou de zoophytologie. Paris.
- Bourne, G. C.** (1900). Studies on the stucture and formation of the calcareous skeleton of the Anthozoa: Same. **41**: 499-547, pl. 440-443.
- Brauns, R.** (1874). Der obere Jura im nordwestlichen Deutschland von der oberen Grenze der Ornatenschichten bis zur Wealdbildung, mit besonderer Berücksichtigung seiner Molluskenfauna. Braunschweig: 415 pp.
- Bronn, G.** (1848). Index paleontologicus. Stuttgart.
- Bölsche, W.** (1866). Die Korallen des norddeutschen Jura und Kreide Gebirges. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft **18**: 439-486.

## C

- Caratini, C. et Beauvais, L.** (1969). Les polypiers du Kimméridgien inférieur de Chellala-Reibell (départ. de Médéa-Algérie). Publications du Service géologique d'Algérie, Numéro Spécial **39**: 19-39.
- Carpentier, C.** (2004). Géométries et environnements de dépôt de l'Oxfordien de L'Est du bassin de Paris. Nancy, Thèse Université Nancy1: 470.
- Carpentier, C., B. Lathuilière, et al.** (2004). La plate-forme carbonatée oxfordienne de Lorraine: arguments pour une ouverture vers la mer Germanique. Comptes rendus Geoscience **336**: 59-66.
- Christopher, R. A. & J. A. Waters** (1974). Fourier series as a quantitative descriptor of miospore shape. Journal of Palaeontology **48(4)**: 697-709.
- Cottreau, J.** (1906-1935). Types du prodrome de paléontologie stratigraphique universelle. Annales de Paléontologie (invertébrés) **2-3**: 34-35.
- Courville, P., C. Crônier, et al.** (2007). Intérêts environnemental et chronologique des bioaccumulations à brachiopodes. Exemple de l'Oxfordien supérieur (Jurassique supérieur) du Bassin parisien (France). Bioaccumulations et bioconstructions fossiles **6(1-2)**: 87.
- Cuif, J. P.** (1968). Etude ontogénique de quelques madréporaires Caryophyllidae actuels et fossiles. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle N.S., ser. C **16 (3)**: 101-156.

## D

**Danisch, E.** (1955). Über die Fauna und Flora des Kimmeridge- und Gigas-Schichten zwischen Engter und Venne. Veröffentlichungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Osnabrück Osnabrück **27**: 14 pp.

**Defrance** (1817-30). Caryophyllie(vol.7-1817), Favosites (vol.16-1820), Fongie (vol.17-1820), Madrepore (vol.28-1823), Meandrine (vol.29-1823), Polypier (vol.42-1826), Turbinolie (vol.56-1828), Zoophytes (vol.60-1830), in Dictionnaire des Sciences naturelles. Levrault ed.

**Dommergues, E. et al.** (2003). Geometric Measurement Analysis Versus Fourier Series Analysis for Shape Characterization Using the Gastropod Shell (Trivia) as an Example. *Mathematical Geology* **35**(7): 887-894.

**Dozet, S. et D. Turnšek** (1993). Litostratigrafska enote in biostratigrafska razclenitev jurskih plasti na Logaski planoti. *Rudarsko-Metalurski Zbornik Ljubljana* 40(1/2): 59-78, 53 pls.

**Duncan, P. M.** (1885). A revision of the families and genera of the sclerodermic zoantharia Ed. et H. or madreporaria (M.rugosa excepted). *Journal of the Linnean Society, Zoology* **18**: 1-204.

## E

**Edwards, H. M.** (1838). Observations sur la nature et le mode de croissance des polypiers. *Annales des Sciences naturelles* **10**: 321-334, 380.

**Edwards, H. M.** and J. Haime (1848). Recherches sur les polypiers. Observations sur la structure et développement des polypiers en général. *Annales des Sciences naturelles - 3ième Série* **9**: 37-89.

**Edwards, H.** (1849). Mémoire sur les polypiers appartenant à la famille des oculinides, au groupe intermédiaire des pseudoastréides et à la famille des fongides. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **29**: 67-73.

**Edwards, H. M.** (1851). Monographie des polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archives du Musée d'Histoire Naturelle* **5**: 1-502.

**Edwards, H. M.** (1857-1860). Histoire naturelle des coralliaires - Tome 1 & 2. Paris, Librairie encycl. Roret.

**Ehrenberg (1834)**. Die Korallenthiere des rothen Meeres physiologisch untersucht und systematisch verzeichnet. Beiträge zur physiologischen Kenntniss der Korallenthiere im allgemeinen, und besonders des rothen Meeres. *Physicalische abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*: 225-381.

**El-Asa'ad, G. M. A.** (1991). Oxfordian Hermatypic Corals from Central Saudi Arabia. *Geobios* **24**: 267-287.

**Eliášová, H.** (1973). Sous famille Rhipidogyrinae Kobay, 1905 (Hexacorallia) des calcaires de Stramberk (Tithonien, Tchécoslovaquie). *Casopis pro Mineralogii a Geologii* **18**: 267-287.

**Eliášová, H.** (1981a). Sous-ordre Stylinina Alloiteau 1952 (Hexacorallia) des calcaires de Stramberk (Tithonien, Tchécoslovaquie). *Sborník geologických věd, Paleontologie* **24**: 117-133.

**Eliášová, H.** (1990). Coraux des calcaires d'Ernstbrunn (Jurassique supérieur- Crétacé inférieur dans les carpates externe). *Casopis pro Mineralogii a Geologii* **35**(2): 113-134.

**Eliášová, H.** (1992). Archaeocoeniina, Stylinina, Astraeoina, Meandriina et Siderastraeidae (scléactiniaires) du Crétacé de Bohême (Cénomanien supérieur-turonien inférieur; Turonien supérieur, Tchécoslovaquie). *Vestník Ustredniho ustavu geologickeho* **67**(6): 399-414.

- Eliášová, H.** (1994). Scléactiniaux de Stránská skála (Oxfordien inférieur/supérieur, Brno, Moravie, République tchèque). *Vestník Českého geologického ústavu* **4**: 65-74.
- Errenst, C.** (1990). Das korallenführende Kimmeridgium der Nordwestlichen iberischen Ketten und angrenzender Gebiete (Faz). *Paleontographica* **214**: 121-207.
- Errenst, C.** (1991). Das korallenführende Kimmeridgium der Nordwestlichen iberischen Ketten und angrenzender Gebiete (Faz). *Paleontographica* **215**(2): 1-42.
- Étallon, A.** (1859). Etudes paléontologiques sur le Haut-Jura. Rayonnés du Corallien. *Mémoires de la Société d'Emulation du département du Doubs série 3, vol. 3*: 401-553.
- Étallon, A.** (1860). Paléontostatique du Jura. Faune de l'étage corallien. *Actes de la Société jurassienne d'Emulation*: 170-194.
- Étallon, A.** (1864). Lethaea bruntrutana ou études paléontologiques et stratigraphiques sur les terrains jurassiques supérieurs du Jura bernois et en particulier des environs de Porrentruy. In THURMANN & ÉTALLON *Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften*. **20**: 357-312.

## F

- Felix, J.** (1903). Die Anthozoenfauna des Glandarienkalkes. I Teil, in Die fossile Fauna des libanesischen Jurakalkes. Beitrag zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients **15**: 165-183.
- Fezer, R.** (1988). Die oberjurassische karbonatische Regressionfazies im südwestlichen Keltiberikum zwischen Griegos und Aras de Alpuente (Prov. Teruel, Cuenca, Valencia; Spanien). *Arbeiten aus dem Institut für Geologie und Paläontologie an der Universität Stuttgart NF* **84**: 1-119.
- Frajova, H.** (1956). Vyzkum korAlové fauny tithonského vapence v okolí Stramberka, Skalicky a Jasenice na Morave. *Zpravy o geologických vyzkumech*: 57-59.
- Frajova, H.** (1957). Nove vysledky vyzkumu koralove fauny ze Stramberka, Skalicky a Jasenice na Morave. *Zpravy o geologických vyzkumech*: 51-54.
- Frentzen, K. et I. B. Karlsruhe** (1932). Paläobiologisches über die Korallen-Vorkommen im oberen Weissen Jura bei Nattheim, O.A. Heidenheim. *Badische Geologische Abhandlungen* **6**(1): 43-57.
- Fromentel de, E.** (1861). Introduction à l'étude des polypiers fossiles. *Mémoire de la Société d'Emulation du département du Doubs*: 1-357.
- Fromentel de, E.** (1863). Monographie des polypiers jurassiques supérieurs (étage Portlandien et Kimméridgien). *Mémoire de la Société linnéenne de Normandie* **12 (for 1862)** (1): 1-56.
- Fromentel de, E.** (1865). Polypiers coralliens de Gray considérés dans leurs rapports avec ceux des bassins coralliens de la France et dans leur développement pendant la durée de cet étage. *Mémoire de la Société linnéenne de Normandie* **14 (for 1864)** (4): 1-38.

## G

- Gasanov, T. A.** (1973). Ob ustanovlenii kimeridzhskikh otlozeni u seleni caldas, sabatkesmaz i caliurun kedabekskogo raiona azerbaidjanskoi SSR. *Doklady Akademii Nauk Azerbaidjanskoi SSR* **29**(6): 38-40.

- Geister, J. et B. Lathuilière** (1991). Jurassic Coral Reefs of the Northeastern Paris Basin (Luxembourg and Lorraine). Fossil VI. Cnidaria. International Symposium on Fossil Cnidaria including Archaeocyatha and Porifera, Münster, Germany 112 pp.
- Geyer, O. F.** (1953). Die Korallen Vorkommen in Oberen weisse Jura der schwäbischen Alb. Jahrbuch Ver. Vaterl. Naturkde Württemberg **108**: 48-52.
- Geyer, O. F.** (1954). Die oberjurassische Korallen Fauna von Württemberg. Palaeontographica **104**: 121-220.
- Geyer, O. F.** (1955). Beiträge zur Korallenfauna des Stramberger Tithon. Paläontologische Zeitschrift **29**(3): 177-216.
- Geyer, O. F.** (1955). Korallen Fauna aus dem oberen Jura von Portugal. Senckenbergiana Lethaea. Frankfurt, Bd. **35**, n°5-6, p.317-356, pl.1-3.
- Geyer, O. F.** (1965). Beiträge zur Stratigraphie und Paläontologie des Jura von Ostspanien II eine Korallen Fauna aus dem Oberjura der Montes Universales de Albarracin (Provinz Teruel). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen **121**(3): 219-253.
- Gill, G. A.** (1977a). Essai de regroupement des Stylines (Hexacorallaires) d'après la morphologie des bords internes de leurs septes. Mémoire du Bureau de recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.) **89**: 283-295.
- Goldfuss, A.** (1826-1833). Petrefacta germaniae. Düsseldorf. 252 pp. 71pls.
- Gregory, J. W.** (1900). Jurassic fauna of Cutch. The corals. Palaeontologia Indica **2**(2): 1-195.

## H

- Helm, C.** (2005). Riffe und Fazielle Entwicklung der florigemma-Bank (Korallenoolith, Oxfordium) im Süntel und östlichen Wesergebirge (NW-Deutschland). Geologische Beiträge Hannover **7**: 3-339.
- Helm, C. et I. Schülke** (2003). Late Jurassic (Oxfordian) coral reefs of the florigemma-bank and Hainholz Member (Korallenoolith Formation, Lower Saxony basin, NW Germany). poster.
- Helm, C., M. Reuter, et al.** (2003). Die Korallenfauna des Korallenooliths (Oxfordium, Oberjura, NW-Deutschland): Zusammensetzung, Stratigraphie und regionale Verbreitung. Paläontologische Zeitschrift **77**: 77-94.
- Hoppe, W.** (1922). Jura und Kreide der Sinaihalbinsel. Zeitschrift der deutschen Palästina-Vereins. Wiesbaden **45**: 61-79, 97-219.

## K

- Kaesler, R. et A. Waters** (1972). Fourier analysis of the ostracod margin. Geological Society of America Bulletin **83**: 1169-1178.
- Kashiwagi, K., N. Yamagiwa, et al.** (2002). Late Jurassic cnidarian and poriferan fossils from the Torinosu-type limestones in the Kurosegawa Terrane, western Kii Peninsula, southwest Japan and their geological significance. Paleontological. Society of Japan **72**: 5-16
- Käver, M.** (1979). Fossilien westfalens Invertebraten des Jura Anthozoa. Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie **40**: 91-115.
- Khusanov, S. T.** (1987). Pozdiejurskie skleraktinii rifogennykh otlozenij juznogo i zapadnogo Uzbekistana. Ministerstvo Geologii Uzbekikoj SSR, Institut Geologii i Razvedki Neftjanykh i Gazovykh Mestorozdeni **108**: 1-90.

- Klopper, O.** (1974). Über das Korallenvorkommen von Nattheim. Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben und Neuburg (E.V.) früher Naturhistorischen 78(3): 71-74.
- Koby, F.** (1880-1889). Monographie des polypiers jurassiques de la Suisse. Mémoires de la Société Paléontologique Suisse 7-16: 1-582.
- Koby, F.** (1904-1905). Description de la faune jurassique du Portugal, polypiers du Jurassique supérieur. Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal: 1-167.
- Kolosvary, G.** (1961). Adatok erdely Mezozoos es Neozoos korallfaunajanak ismeretéhez. Földtani. Intézet Evi Jelentése 2: 211-258.
- Krasnov, E. V.** (1964). Intéret stratigraphique des hexacoralliaires du Jurassique supérieur de Crimée. Bulletin de la Société des Sciences naturelles. 69(2): 85-89.
- Krasnov, E. V.** (1967). K stratigrafii titonskih otlozenij jugo-zapadnoj casti Gornogo Krma. Izvestiya visshikh uchebnykh zavedeniy, Geologija i razvedka 7: 17-24.
- Krasnov, E. V. et E. A. Starostina** (1970). Pozdnjejurskie skleraktinii severnogo Kavkaza. Mezozojskie koralli SSSR, TrudiII, Vsesojuz Simp. Korallov SSSR Moskva 4: 75-80.
- Krasnov, E. V.** (1983). Korally v pifovykh fatsijakh mezozoja SSSR. Akademija Nauk SSSR Dal'nevostotchij Nautchijj Tsentn Dal'nevostotchijj Geologitcheskij Institut Moskva. Moscow: 160.
- Krkovic, D.** (1965). Koralska Fauna sa Severnih Padina Planine Rumije (Crna Gora). Bulletin Géologique de l'Institut de Géologie du Montenegro 4: 155-182.
- Kühn, O.** (1929). Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie von Oman (Ost Arabian). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 43: 13-33.

## L

- Lafuste, J. G.** (1956). Les conditions d'implantation des premiers récifs séquanais en Charente-Maritime. Comptes Rendus Sommaire de la Société Géologique de France 10: 167-169.
- Lafuste, J. G.** (1957). La symétrie et le développement de l'appareil septal chez quelques polypiers anthozoaires de la famille des Stylinidae Bulletin de la Société Géologique de France 7(6): 149-157.
- Lamarck de, J. B. P. A.** (1816). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris.
- Lamarck de, J. B. P. A.** (1836). Histoire naturelle des animaux sans vertèbres (2ème édition revue par H. Milne Edwards) - Tome 2. Paris.
- Lambelet, E.** (1968). Korallen im Korallen-Oolith mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen *Montlivaltia* und *Thecosmilia*. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät. Hamburg, Universität Hamburg: 235.
- Latenser, R.** (2001). Oberjurrassische Korallenriffe von Nordostfrankreich (Lothringen) und Südwestdeutschland. Stuttgart, Universität Stuttgart: 299.
- Lathuilière, B.** (1989). Répertoire objectif des coraux jurassiques. Nancy, Presses universitaires de Nancy. 76 pp
- Lathuilière, B.** (2011). Faune corallienne des récifs toarciens du Moyen Atlas marocain, première approche. Bulletin de la Société géologique de France 182(6): 535-546.
- Lathuilière, B., Y. Alméras, et al.** (2002). Corallian meadows in the Dogger near Betioky (Madagascar) : the end of an exception / Milieux coralliens du Dogger près de Betioky (Madagascar) : la fin d'une exception. C. R. Geosciences 334: 1169-1176.
- Lathuilière, B., C. Carpentier, et al.** (2006). Biological zonation of Oxfordian reefs. Volumina Jurassica 4: 120.

- Lathuilière, B., C. Gaillard, et al.** (2005). Coral zonation of an Oxfordian reef tract in the Northern French Jura. *Facies* **51**: 545-559.
- Lauxmann, U.** (1991). Bemerkungen zu den meandroiden Korallen des höheren Oberjura der Schwäbischen Alb (SW-Deutschland). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie B (Geologie und Paläontologie)* **181**: 1-19.
- Lebanidze, Z. M.** (1991). Pozdniejurskie korally zapadnoj gruzii (Abkhazja). *Akademija Nauk Gruzii Geologitsheskij Institut N.M.A.I. Dzanelidze, Trudy Novaja Serija Vyp.* **105**: 1-63.
- Leymerie, M. A.** (1846). *Statistique géologique et minéralogique du département de l'Aube*. Troyes. Laloy ed. 675 pp.
- Liao, W. H. et J. Xia** (1982). Mesozoic scleractinia corals from Xizang. The Series of the Scientific Expedition to the Qinghai- Xizang (Tibet) Plateau, *Palaeontology of Xizang (Tibet)*. Beijing, Science Press. **4**: 151-183.
- Liao, W. H. et J. Xia** (1985). Upper Jurassic and lower Cretaceous Scleractinia from Bangoin district of northern Xizang (Tibet). *Memoirs of the Nanjing Institut of Geology and Paleontology* **21**: 119-174.
- Liao, W. et J. Xia** (1993). Mesozoic and Early Cenozoic scleractinian corals from Tibet. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **164**: 205-210.
- Liao, W. et J. Xia** (1994). Mesozoic and Cenozoic Scleractinian corals from Xizang. *Paleontologia sinica* **184**: 1-252.
- Ljuljeva, S. A. et V. V. Permjakov** (1980). Kokkolitoforidy i korally mezozoja ukrainij . *Paleontologitsheskij spravotchink. Akademija Nauk Ukrainskoj SSR Institut Geologitsheskikh Nauk.*: 5-170.
- Losa G.A., M. D., Nonnenmacher T.F., Weibel E.R.** (2002). *Fractals in biology and medicine*. Birkhaeuser, Basel **Vol. III**.
- Löser, H.** (1991). Bibliography of Mesozoic Corals (Scleractinia). 1940-1990. *Fossil Cnidaria* **20**(1-2): 1-35.
- Löser, H.** (1992). The current systematics of Scleractinia. *Fossil Cnidaria* **21**(1): 21-37.
- Löser, H.** (2000). Catalogue of Cretaceous corals. 135 pp.
- Löser, H.** (2007). Case 3386 *Pseudocoenia* d'Orbigny, 1850 (Coelenterata, Scleractinia): proposed conservation of usage by the designation of a lectotype for the type species. *Bulletin of zoological nomenclature* **64**(2): 79-82.
- Löser, H.** (2009). Revision of the Scleractinian coral genus *Diplocoenia* and re-description of the Cretaceous species. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* **115**(1): 49-58.
- Löser, H.** (2009). *Fossile Korallen aus Jura und Kreide. (Aufbau, Klassifikation, Bestimmung und Fundmöglichkeiten)*. CPress Verlag (Dresden): 206p.

## M

- Maccoy, F.** (1848). On some new mesozoic radiata. *Annals and Magazin of natural History* **2**: 397-420.
- Mandelbrot, B. B.** (1967). How long is the coast of Britain? Statistical self-similarity and fractal dimension. *Science* **155**: 636.
- Mandelbrot, B. B.** (1983). *The Fractal Geometry of Nature*. New York, USA, Freeman, W.H. & Co. 468 pp.
- Martin-Garin, B.** (2000). Caractérisation quantitative et architecturale de la variabilité morphologique de *Collyrites analis* (Echinoidea, Disasteroidea) du Bathonien; implications paléoécologiques. Dijon, DEA, Université de Bourgogne. 42 p.

- Martin-Garin, B.** (2005). Climatic control of Oxfordian coral reef distribution in the Tethys Ocean including a comparative survey of Recent coral communities (Indian Ocean) and a new method of coral morphometrics based on fractal dimensions. Bern and Nancy. **thesis**: 253 pp.
- Martin-Garin, B., B. Lathuilière, et al.** (2003). Dimensions fractales structurales et texturales pour quantifier les morphologies septales et calicinales des coraux. Réunion spécialisée SGF « une paléontologie biologique : hommage au professeur Henri Tintant », Dijon 20-21 nov. p. 29
- Martin-Garin, B., B. Lathuilière, et al.** (2003). Using fractals to characterize the interspecific variability of corals. International Congress on Fossil Cnidaria and Porifera, Graz, Austria, August 2nd-4<sup>th</sup>. p.62
- Martin-Garin, B., B. Lathuilière, et al.** (2003). Morphométrie, dimensions fractales et coraux 3ème symposium "morphométrie et évolution des formes", Paris.
- Martin-Garin, B., B. Lathuilière, et al.** (2007). Use of fractal dimensions to quantify coral shape. *Coral Reefs* **26**: 541–550.
- Maurer, F., R. Martini, et al.** (2009). The geology of Khuff outcrop analogues in the Musandam Peninsula, United Arab Emirates and Oman. *GeoArabia* **14**(3): 125-158.
- Meyer, D.** (1983). Die Korallen des Korallenoolith. Arbeitskreis Paläontologie Hannover **11**(2): 1-15.
- Michelin, H.** (1840-1847). Iconographie zoophytologique. Description par localités et terrains des polypiers fossiles de France. Paris. Bertrand ed. 348 pp.
- Missuna, A.** (1905). Die Jura Korallen von Sudagh. Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou (N.E. section géologique) (for 1904) **28**: 187-228.
- Mori, K.** (1987). Intraspecific morphological variations in a Pleistocene solitary coral, *Caryophyllia (Premocyathus) compressa* Yabe and Eguchi. *Journal of Paleontology* **vol.61**, No1, p.21-31, 9 fig.
- Morse, D. R., J. H. Lawton, et al.** (1985). Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* **314**: 731-733.
- Morycowa, E.** (1964). Hexacoralla des couches de Grodziszczce (Néocomien Carpathes). *Acta Palaeontologica Polonica* **9**(1): 1-114.
- Morycowa, E.** (1974). Hexacorallia d'un bloc exotique de calcaire tithonique à Wozniki près de Wadowice (Carpathes polonais). *Acta Palaeontologica Polonica* **24**(3): 457-484.
- Morycowa, E.** (1997). On a new Rhipidogyrin genus, *Diplocoeniella* (Scleractinia, lower Cretaceous). *Annales Societatis Geologorum Poloniae* **vol. 67**, p.297-305, 6 fig.
- Morycowa, E. et J. P. Masse** (1998). Les Scléactiniaires du Barrémien-Aptien inférieur de Provence (SE de la France). *Geobios* **31**(6): 725-766.

## N

- Negus, P. E. et L. Beauvais** (1979). The corals of Steeple Ashton (English Upper Oxfordian), Wiltshire. *Proceedings of the Geologists' Association* **90**: 213-227.
- Nonnenmacher, T. F., G. A. Losa, et al.** (1994). *Fractals in biology and medicine*. Cambridge, UK.
- Nose, M.** (1995). Vergleichende Faziesanalyse und Palökologie korallenreicher Verflachungsabfolgen des iberischen Oberjura. Institut für Geologie und Paläontologie, Stuttgart **8**: 1-237.

## O

- Ogilvie, M. M.** (1897). Die Korallen der Strambergsschichten. *Palaeontographica Supplement 2*: 74-282.
- Olivier, N., C. Carpentier, et al.** (2004). Coral-microbialite reefs in pure carbonate versus mixed carbonate-siliciclastic depositional environments: the example of the Pagny-sur-Meuse section (Upper Jurassic, Northeastern France). *Facies 50*: 229-255.
- Orbigny d', A.** (1849). Note sur des polypiers fossiles. Paris. Masson ed. 12 pp.
- Orbigny d', A.** (1850). Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés – Tome 1. Paris. Masson ed. 394 pp.
- Orbigny d', A.** (1850). Prodrôme de Paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés - Tome 2. Paris. Masson ed. 428 pp
- Orbigny d', A.** (1851). Cours élémentaire de Paléontologie et de Géologie stratigraphiques. 2(1): 150-189.

## P

- Pandey, D. K., F. Ahmad, et al.** (2000). Middle Jurassic Scleractinian corals from northwestern Jordan. *Beringeria 27*: 3-29.
- Pandey, D. K. et F. T. Fürsich** (2003). Jurassic corals of east-central Iran. *Beringeria 32*: 3-138.
- Pandey, D. K., B. Lathuilière, et al.** (2002). The oldest Jurassic Cyathophorid , a scleractinian coral from a Middle Jurassic siliciclastic environment of Kachchh, western India. *Paleontologische Zeitschrift 76*(2): 347-356.
- Papoyan, A. S.** (1977). Korally iz otlozhenij Oksforda-Kimeridja chamchadinskogo rajona. *Izvestiya AN Armyanskoy SSR, Nauki o zemle 6*: 162-166.
- Papoyan, A. S.** (1982). Biostratigrafi korallorov iz pozdnejurskogo Neokomskogo kompleksa zangesura. *Izvestia Akademia Nauk Armanskoy SSR 35*(2): 65-67.
- Papp, K.** (1904). Die geologischen Verhältnisse der Umgebung von Zám. Jahresbericht der Königlichen ungarischen geologischen anstalt (for 1902): 67-92.
- Phillips, J.** (1829). Illustrations of the geology or a description of the strata and organic remains of Yorkshire coast. York.

## Q

- Quenstedt, F. A.** (1852). Handbuch der Petrefactenkunde. Tübingen. Laup & Siebeck 796 pp.
- Quenstedt, F. A.** (1856-1858). Der Jura. Tübingen. Laup & Siebeck 892 pp.
- Quenstedt, F. A.** (1867). Handbuch der Petrefactenkunde. Tübingen. Laup & Siebeck 982 pp.
- Quenstedt, F. A.** (1879-1881). Petrefactenkunde Deutschlands, 6 : Korallen. Fues Verlag: 1-1099.

## R

- Reiff, W.** (1988). Die Korallenvorkommen von Gerstetten Fazielle und stratigraphische Zuordnung im Oberen Weissen Jura der östlichen Schwäbischen Alb. Jahreshefte den geologischen Landesamtes in Baden Württemberg **30**: 357-371.
- Reuter, M., R. Fischer, et al.** (2001). Entwicklung und Faziesverteilung eines Rifffkomplexes im Korallenoolith (Oberjura) des Osterwaldes (Niedersachsen). Geologische Beiträge Hannover **2**: 31-50, 39 fig.
- Richard, L.** (2005). Paléontologie quantitative: étude des Nérinées du site de Bure. Nancy, Nancy université (Ecole des Mines de Nancy et UMR G2R 7566): 33 pp.
- Roniewicz, E.** (1966). Les madréporaires du Jurassique supérieur de la bordure des Monts de Sainte-Croix, Pologne. Acta Palaeontologica Polonica **11**: 157-264.
- Roniewicz, E.** (1976). Les scléactiniaires du Jurassique supérieur de la Dobrogea centrale (Roumanie). Palaeontologia Polonica **34**: 1-121.
- Roniewicz, E.** (1987). Correction of homonymy of the generic name *Etallonia* Roniewicz, 1966 into *Etallonasteria* nom.n. Acta Palaeontologica Polonica **32**(1/2) : 152.
- Roniewicz, E.** (2008). Kimmeridgian-Valanginian reef corals from the Moesian platform from Bulgaria. Annales Societatis Geologorum Poloniae **78**: 91-134.
- Rosendahl, S.** (1985). Die oberjurassische Korallenfazies von Algarve (Südportugal). Arbeitung Insitut für Geologie der Universität Stuttgart N.F. **82**: 1-125.

## S

- Schöndorf, F.** (1914). Die Weiss-Jura-Aufschlüsse von Völksen am Deister. Jahresbericht des Niedersächsischen geologischen Vereins Hannover. **7**: 125-144.
- Sedlák, O., O. Zmeškal, et al.** (2002). HarFA - The Use of Fractal Analysis for the Determination of Cell Diameter - Model Calculation. Harmonic and Fractal Image Analysis: 19-20.
- Sikharulidze, G. I.** (1977). Coraux albiens de la région de Xanari (Géorgie occidentale). Academyia Nauk. SSR Géorgie **63**: 6-49.
- Sikharulidze G. G.** (1979). The corals of the Urgonian facies of Georgia. Geobios, Mem. spec. n°3, Lyon, p. 301-304, 2 fig.
- Smith Jr., T. G., W. B. Marks, et al.** (1989). A Fractal Analysis of Cell Images. Journal of Neurosciences Methods **27**: 173-180.
- Speyer, K. W.** (1913). Die Korallen des Kelheimer Jura. Paleontographica **59**: 193-251.
- Speyer, K. W.** (1926). Die Korallen des nordwestdeutschen oberen Jura. Verhhandlungen des Naturhistorisch-medizischen vereins zu Heidelberg **15**(3): 235-281.
- Solomko, E.** (1888). Die Jura und Kreidekorallen der Krim. Verhandlungen russisch-kaiserlichen mineralogischen Gesellschaft zu St Petersburg **24**: 67-231.
- Stolarski, J. et E. Roniewicz** (2001). Towards a new synthesis of evolutionary relationships and classification of Scleractinia. Journal of Paleontology **75**: 1090-1108.
- Struckmann, C.** (1877-78). Ueber die Fauna des unteren Korallen-Ooliths von Völksen am Deister unweit Hannover. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft **29**: 534-544.

## T

- Tomes, R. F.** (1883). On the fossil madreporaria of the great Oolite of the counties of Gloucester and Oxford. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* **39**: 168-196.
- Turnšek, D.** (1968). Some hydrozoans and corals from Jurassic and Cretaceous strata of southwestern Yugoslavia. *Razprave IV* **11**: 351-376.
- Turnšek, D.** (1972). Upper Jurassic corals of southern Slovenia. *Razprave IV* **15**(6): 147-265.
- Turnšek, D., H. Seyfried, et al.** (1975). Geologische und paleontologische Untersuchungen an einem Korallen-Vorkommen im subbäretischen Unterjura von Murcia (Süd-Spanien). *Razprave, IV* **18**(5): 120-151.
- Turnšek, D.** (1993). The history of Mesozoic coral research after 1940. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **164**: 37-46.
- Turnšek, D.** (1997). *Mesozoic Corals of Slovenia* Ljubljana, Znanstvenoraziskovalni Center Sazu. (Livre)
- Turnšek, D. et M. Mihajlovic** (1973). Prikaz koralske faune titonskih krecnjaka Srbije. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle. Beograd* **28**: 93-129, 129 pls.
- Turnšek, D. et M. Mihajlovic** (1981). Lower Cretaceous Cnidarians from eastern Serbia. *Razprave Slovenska akademija znanosti in umetnosti Ljubljana.* (4) **23**(1): 1-54, 50 pls.

## V

- Vaughan, T. W. et J. W. Wells** (1943). Revision of the suborders, families and genera of Scleractinia. *Geological Society of America special Papers* **44**: 1-363.
- Vlcek, J. et E. Cheung** (1986). Fractal analysis of leaf shapes. *Canadian Journal of Forest Research* **16**: 124-127.
- Verrecchia, É. P.** (1996). Classification of Chitinozoa (Llandoveryan, Canada) Using Image Analysis. *Microscopy Microanalysis Microstructures* **7**: 461-466.
- Veselinovic, D.** (1963). La biostratigraphie du faciès récifal du Jurassique supérieur dans la zone carpatobalkanique et le parallèle avec le zone dinarique intérieure (Serbie). *Assoc. géol. Carpatobalkanique, 5ème congrès, Bucarest* **Vol. 3**, Part 2, 295-306

## W

- Wells, J. W.** (1936). The nomenclature and type species of some genera of recent and fossil corals. *American Journal of Science* **31**: 97-134.
- Wells, J. W.** (1956). *Scleractinia. Treatise on invertebrate paleontology.* R. C. Moore. Lawrence, KS, Geological Society of America & University of Kansas Press editions. **F**: 328-444.
- Werner, W., R. Leinfelder, et al.** 2000. Comparative palaeoecology of marly coralline sponge-bearing reefal associations from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Portugal and Southwestern Germany. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*:1-15.

## **Z**

**Zaman, S. et B. Lathuilière** (2011). Microarchitectural typology and variability of auriculae in Mesozoic corals and their interest in systematics. *Kölner Forum für Geologie und Paläontologie*. 11th Symposium on Fossil Cnidaria and Porifera. Liège (Belgique). **19**: 197-199.

**Zuffardi-Comerci, R.** (1959). Corallari e Idrozoi giurassici degli altipiani Hararini. Missione Geologica dell'Azienda Generale Italiana Petroli (A.G.I.P.) nella Dancalia Meridionale e Sugli Altipiani Hararini **4**: 200-250.





## Résumé - Abstract

Une nécessaire révision des coraux plocoides jurassiques en morphologie, morphométrie, systématique et en nomenclature a été réalisée grâce à des spécimens-types, du matériel de collection, ou issu de la littérature. Des structures dont une nouvelle muraille, l'*étallonotheque* et des types d'auricules ont été identifiés. Un stade initial ontogénique tétraméral a été observé pour la première fois chez *Heliocoenia* et *Pseudocoenia*. Ceci est en désaccord avec la définition traditionnelle sur le développement fondamentalement hexaméral chez les Scleractinia. L'étude systématique aboutit à une réorganisation des familles, des genres et de leurs synonymies. Des espèces sont décrites avec des limites encore parfois ambiguës nécessitant une approche morphométrique plus approfondie pour être reproductible. Les positions systématiques prises sont traduites dans le sens de la préservation de la stabilité de l'usage des noms, des actes nomenclaturaux sont proposés dans ce sens. Deux méthodes morphométriques ont été appliquées aux contours 2D des sections de polypiérites. L'analyse de Fourier Elliptique a été utilisée sur des coupes transversales théoriques et réelles. Les résultats montrent les différentes symétries et certains genres distingués par cette méthode. L'analyse des dimensions fractales de modèles théoriques, des coupes étudiées, ou issues de la littérature ont été analysées. Les formes étudiées se placent selon un gradient de complexité croissante du contour correspondant à la maximisation de l'interface squelette-porosité. Le long de ce gradient, les différents taxons se répartissent, leur distinction restant souvent délicate par suite d'un léger recouvrement.

**Mots clés :** Jurassique, Coraux, Morphologie, Morphométrie, Systématique, Ontogénèse.

A review of Jurassic plocoid corals in morphology, morphometry, systematics and in nomenclature was necessary. This study was realized with collection materials, type specimens and material from the literature. The morphological study enables identifying structures such as a new type of wall, the *etallonotheca* and some new types of auricles. A tetrameral initial ontogenetic stage was observed for the first time in *Heliocoenia* and *Pseudocoenia*. This is in disagreement with the traditional definition of the septal development supposed to be fundamentally hexameral in Scleractinia. The systematic study led to a significant reorganization of families, genera and their synonyms. Species are described but their limits are still ambiguous and so still require more detailed morphometric approaches to be reproducible. The systematic positions chosen here are translated in terms of nomenclature in order to preserve the stability of names. This requires in various cases nomenclatural acts. Two morphometric methods were applied on 2D contours of calices sections. Elliptical Fourier analysis was used on theoretical and real transversal sections. The results show that the different symmetries and some genera can be distinguished by this method. Analysis of fractal dimensions has also been applied. Theoretical models and the sections studied in this work or issued from the literature were analyzed. The studied forms are placed according to an increasing complexity gradient of the contour corresponding to the maximization of the interface skeleton-porosity. The different taxa are distributed along this gradient, due to their small overlaps; their true distinction often remains difficult.

**Key-words:** Jurassic, Corals, Morphology, Morphometry, Systematics, Ontogeny.





**UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE**



Ecole Doctorale Sciences et Ingénierie ED410  
RP2E (Ressources, Procédés, Produit et Environnement)  
Laboratoire G2R (UMR 7566 Géologie et Gestion des Ressources minérales et énergétiques)

## **Thèse**

Présentée pour l'obtention du titre de  
**Docteur de l'Université de Lorraine**

en Géosciences

par  
**Shaahin ZAMAN**

# **Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoides jurassiques (sous-ordre Stylinina)**

Date de soutenance : 10 Février 2012

Membres du Jury :

M. Bernard LATHUILIÈRE	Professeur Université de Lorraine	Directeur de Thèse
M. Edouard POTY	Professeur Université de Liège	Rapporteur
M. Pascal NEIGE	Professeur Université de Bourgogne	Rapporteur
M. Bertrand MARTIN-GARIN	Maître de conférences Aix-Marseille Université	Examineur
M. Vincent HUAULT	Maître de conférences Université de Lorraine	Examineur
Mme. Ewa RONIEWICZ	Académie Polonaise des Sciences, Varsovie	Examineur





UNIVERSITÉ  
DE LORRAINE



# **Morphologie, morphométrie et systématique des coraux plocoides jurassiques (sous-ordre Stylinina)**

## **Morphology, morphometry and systematics of plocoid Jurassic corals (suborder Stylinina)**

Université de Lorraine

Par

**Shaahin ZAMAN**

Directeur de Thèse :  
Pr. Dr. Bernard LATHUILLIÈRE  
UMR CNRS 7566 G2R  
Université de Lorraine

**Volume II** (Planches)

Nancy, France  
2012



## **Planches lames minces**

## Planche 1

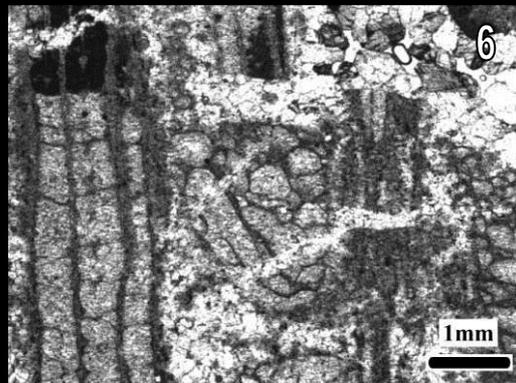
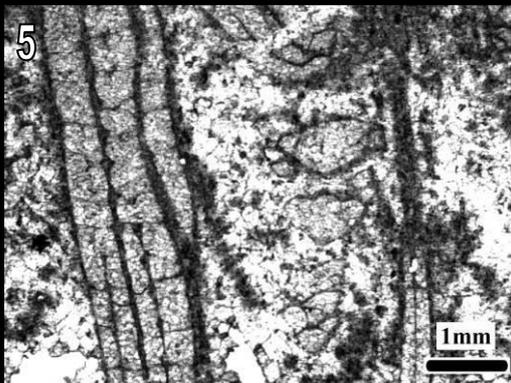
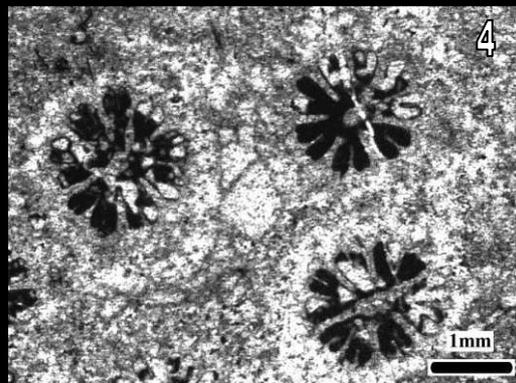
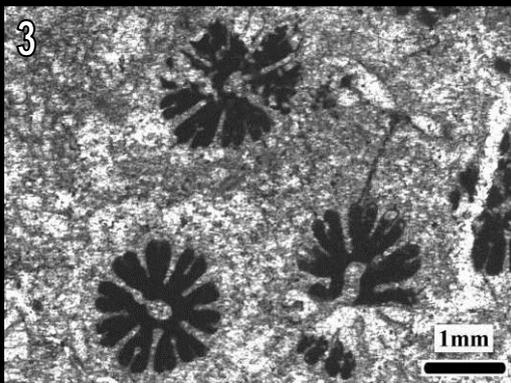
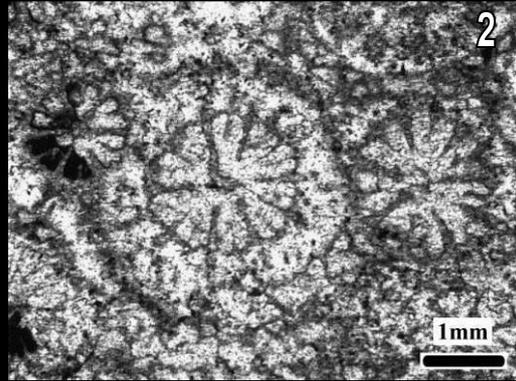
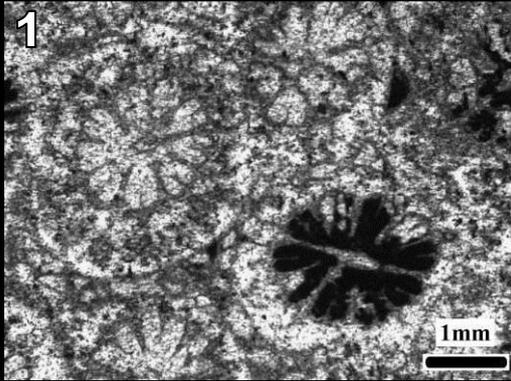
*Heliocoenia variabilis* Sorcy (Meuse, France, Oxfordien moyen – SOR145)

**1-4** : Sections transversales: étallonothèque épaisse et plutôt circulaire entre les polypiérites, périthèque mince ou par endroit développée. Remarquer la soudure des septes de premier cycle à la columelle et le bourgeonnement des jeunes calices.

**5 et 6** : Sections longitudinales: auricules koutaliformes en vue radiale et tangentielle, périthèque avec planchers trabéculaires épineux et vésicules.

**7** : Surface de la colonie de *Heliocoenia sp.* avec les polypiérites élevés sur la surface de la colonie en forme de cônes tronqués.

Planche 1



## Planche 2

*Heliocoenia variabilis* de Sorcy (Meuse, France, Oxfordien moyen – SOR145)

**1-5** : Sections transversales des calices.

**1** : Sections transversales d'un calice avec columelle aplatie, les sections fourchues des auricules koutaliformes en deuxième cycle, les auricules rhopaloïdes/claviformes en section et les soudures des septes de premier cycle à la columelle.

**2** : Les auricules fourchues en deuxième cycle et les auricules rhopaloïdes/ claviformes en premier cycle.

**3 et 5** : Sections transversales de quatre calices avec différents états des columelles et des soudures de septes à différents niveaux. Les calices sont plutôt subcirculaires ou subovales avec une symétrie bilatérale et les secteurs dorso-ventraux et latéraux inégaux).

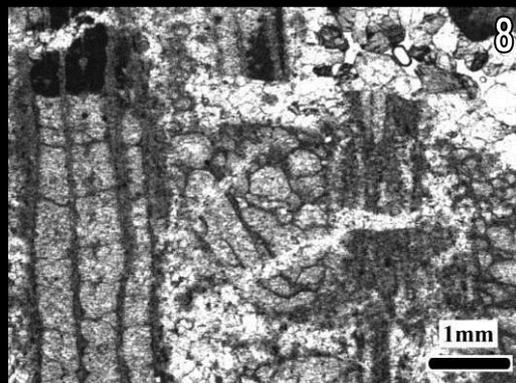
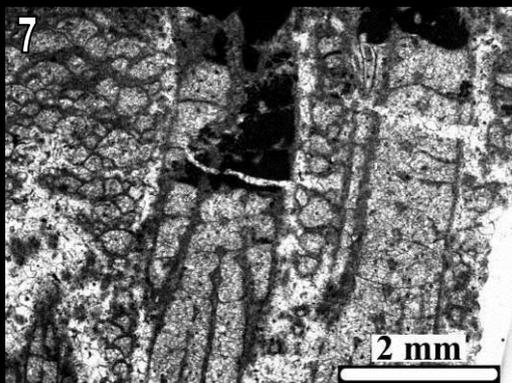
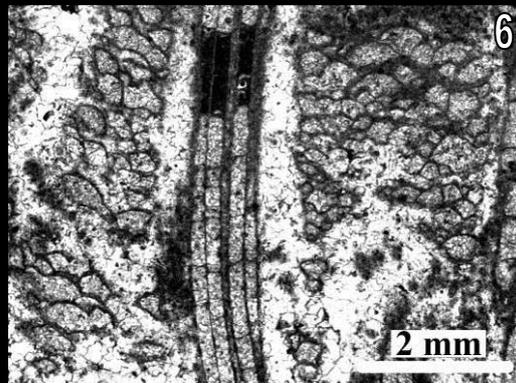
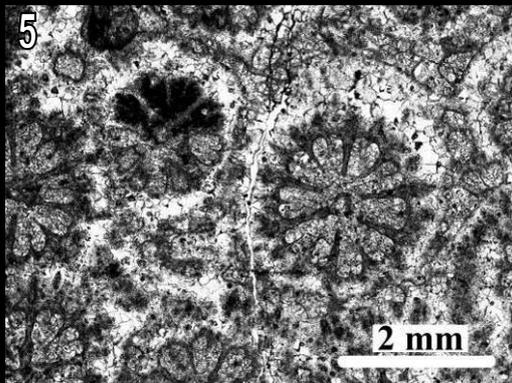
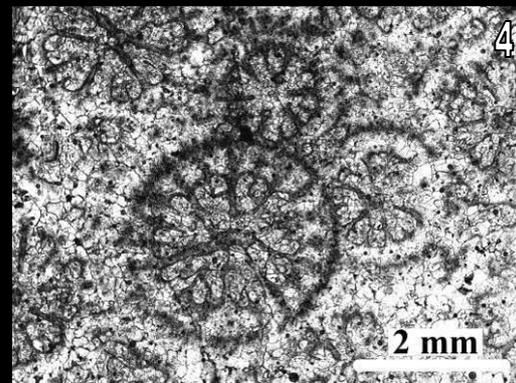
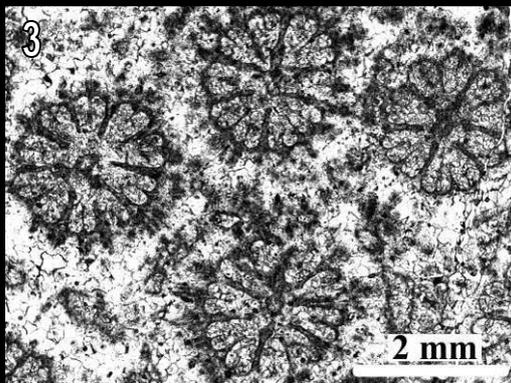
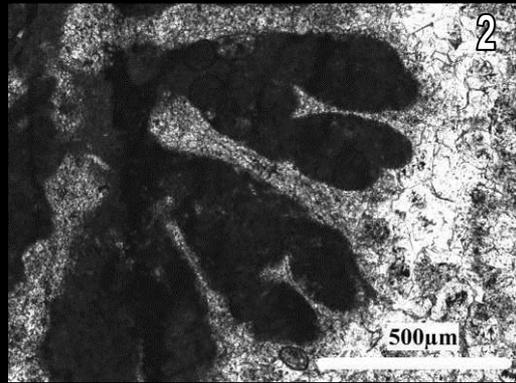
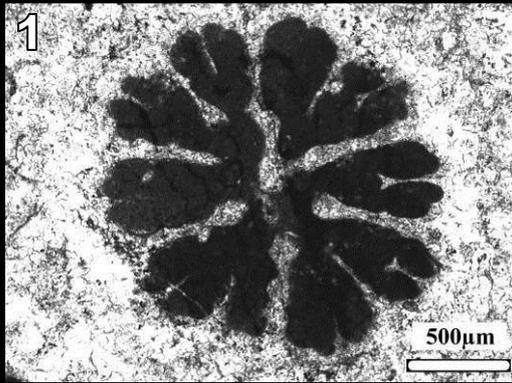
**4** : Etallonothèque épaisse et périthèque mince entre les polypiérites. Eléments trabéculaires discontinus au bord de la muraille (à l'aspect de « côtes intercalaires »). Soudures des septes de premier cycle à la columelle.

**6 et 8** : Sections longitudinales.

**6 & 7** : le périmètre blanc autour des calices est l'étallonothèque. L'endothèque est tabulaire faite de fins planchers. Périthèque composée par des planchers trabéculaires et épineux et des vésicules. Les coupes des auricules sont observables dans l'endothèque.

**8** : Section longitudinale de calices et de la périthèque. Endothèque tabulaire à fins planchers Périthèque composée par les couches trabéculaires et les vésicules de différentes tailles. Les traces des auricules sont observables périodiquement.

Planche 2



### Planche 3

*Heliocoenia variabilis* d'Euville (Oxfordien moyen – EUV B6)

**1-3** : Sections transversales des calices avec leur muraille étallonothécale épaisse, les éléments trabéculaires discontinus (à l'aspect de « côtes » intercalaires). Les deux, trois (ou plus) septes S1 soudés à la columelle aplatie.

**4** : Détail d'un calice de Fig. 3. Les cinq septes S1 soudés à la columelle. L'auricule fourchue au deuxième cycle.

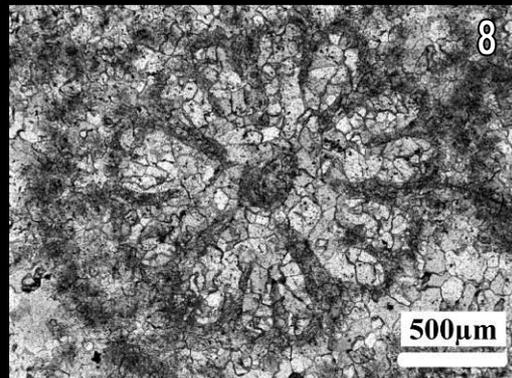
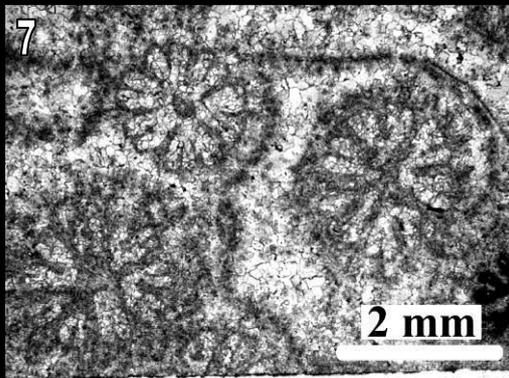
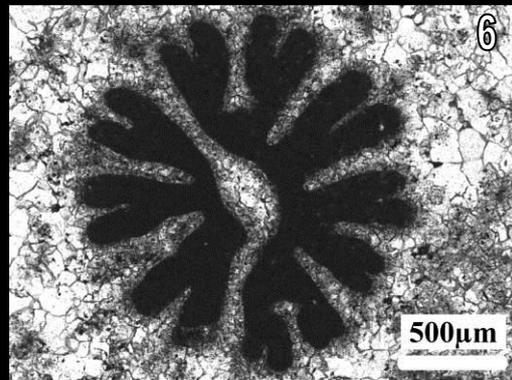
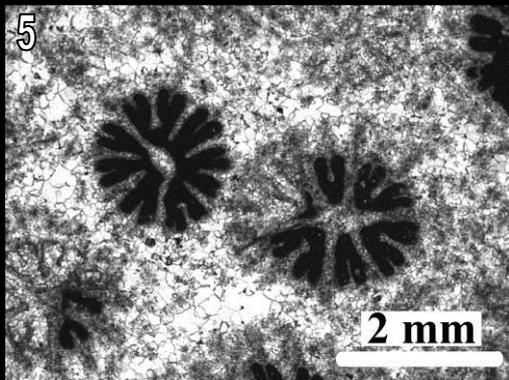
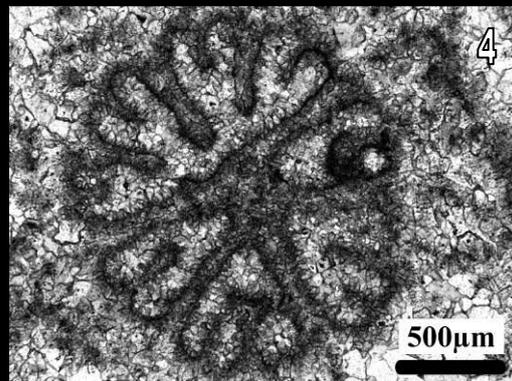
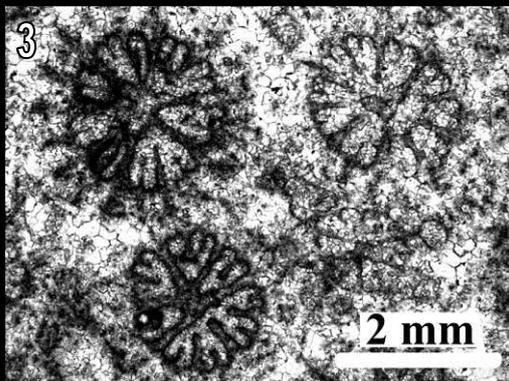
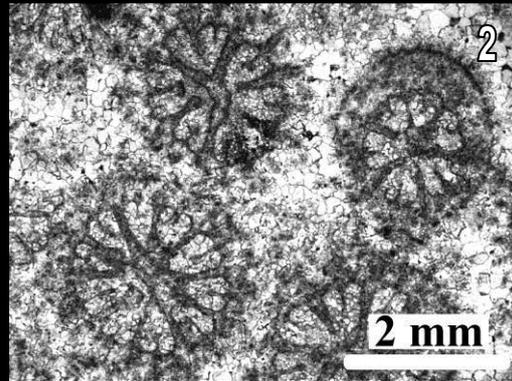
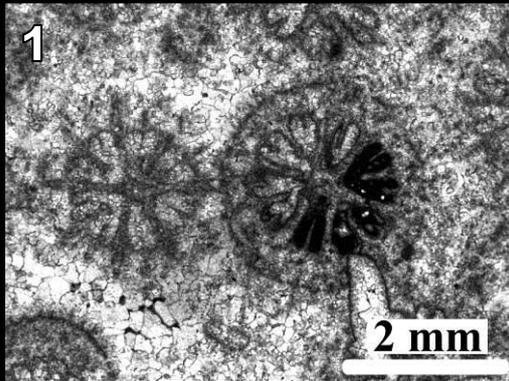
**5** : Section transversale des deux calices subcirculaire/circulaire et subovale/ovale avec leur symétrie bilatérale. Les septes S1 soudés à la columelle.

**6** : Détail d'un calice de la Fig. 5 avec les deux septes S1 soudés à la columelle et les auricules en forme de T à certains S2.

**7** : Section transversale des calices. Structures trabéculaires discontinues (à l'aspect de « côtes » intercalaires) au bord de la muraille, couches trabéculaires dans la périthèque et granules dispersés dans la périthèque.

**8** : Détail d'un calice de la Fig. 7. Columelle styliforme ou comprimée.

Planche 3

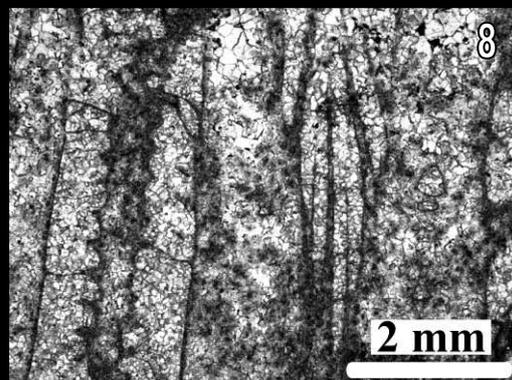
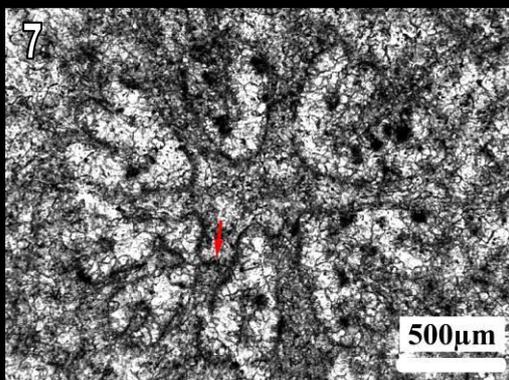
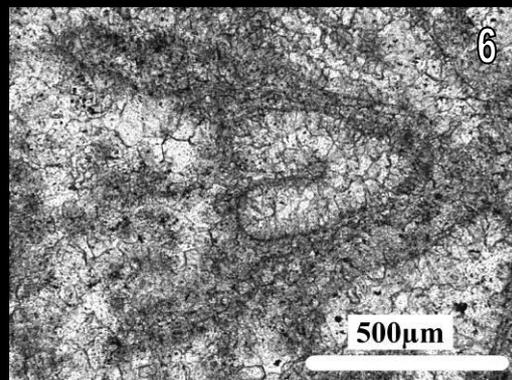
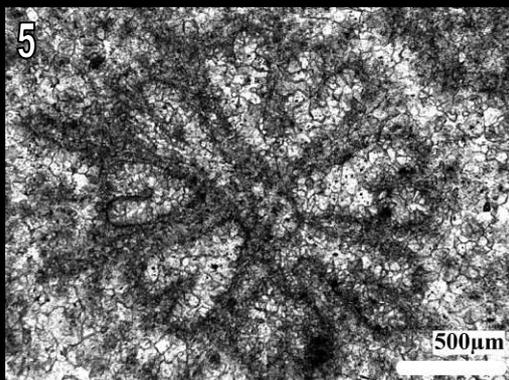
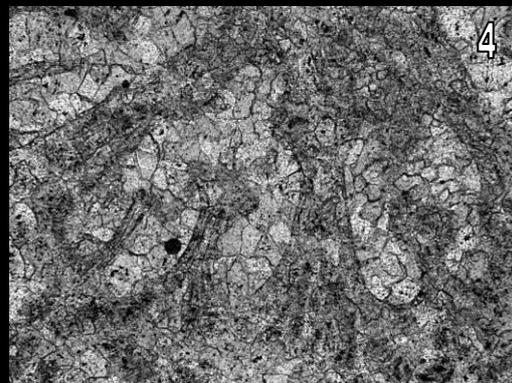
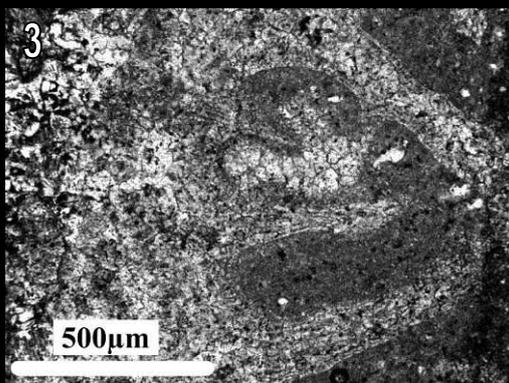
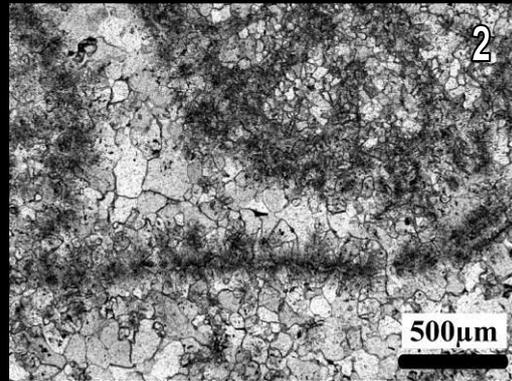
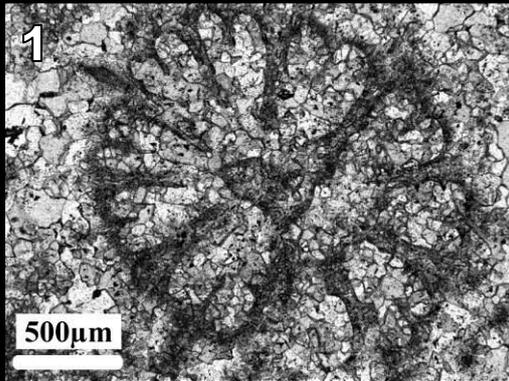


## Planche 4

*Heliocoenia variabilis* d'Euville (Oxfordien moyen – EUV B6)

- 1 : Détail d'un calice avec la columelle aplatie.
- 2 : Détail d'une couche trabéculaire avec ses épines entre les calices dans la périthèque en section transversale.
- 3 et 4 : Détail des microstructures des bords latéraux des septes.
- 5 : Détail d'un calice avec septes S1 soudés à la columelle aplatie/styliforme.
- 6 : Détail de microstructure des septes de la Fig. 5.
- 7 : Détail d'un calice avec les six septes soudés à la columelle. La connexion entre les septes et la columelle est indiquée par une flèche rouge.
- 8 : Section longitudinale oblique des calices et de la périthèque montrant la columelle et les planchers fins dans l'endothèque.

Planche 4



## Planche 5

*Heliocoenia variabilis* de Hasenburg (Suisse, Oxfordien moyen – HAS)

**1** : Surface de la colonie d' *Heliocoenia variabilis*

**2** : Détail de la surface de la même colonie montrant les calices et la surface de la périthèque costulée par des rangées de granules, ainsi qu'une columelle proéminente dans le calice.

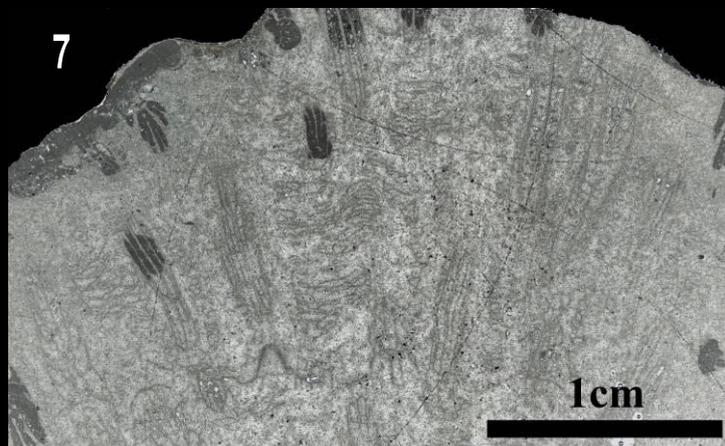
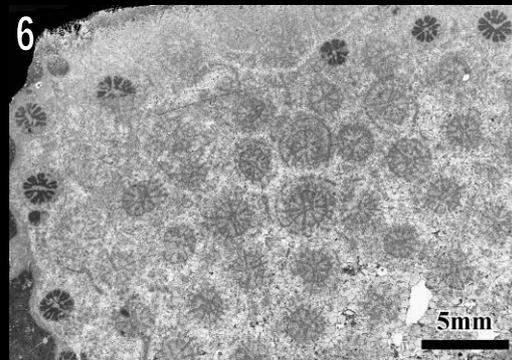
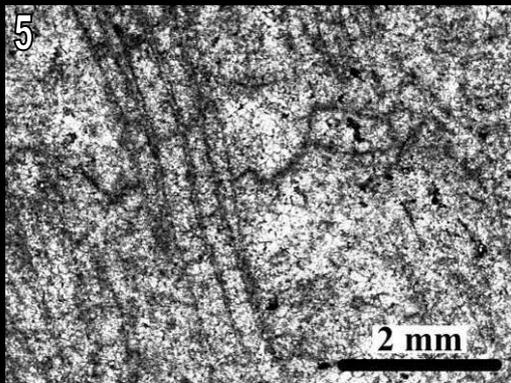
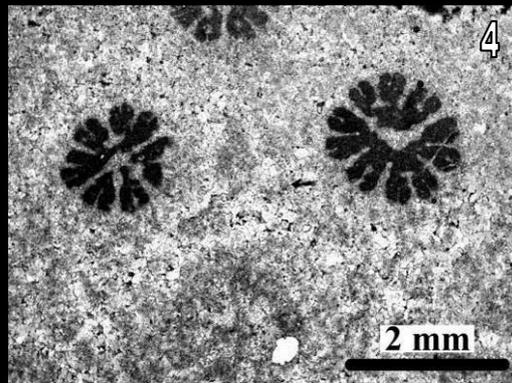
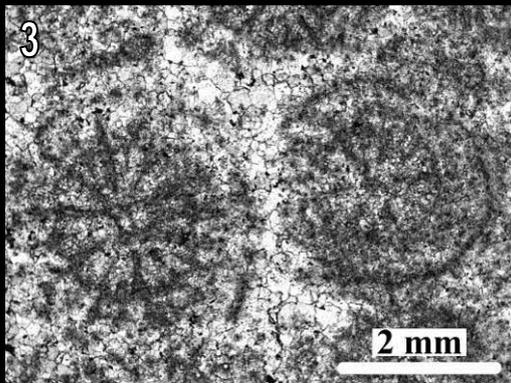
**3** : Sections transversales des calices et de la périthèque montrant l'étallonothèque épaisse et l'aspect des « côtes » intercalaires.

**4** : Section transversale des calices et de la périthèque montrant des septes S1 soudés à la columelle.

**5 et 7** : Sections longitudinales des calices et de la périthèque montrant le caractère tabulaire de l'endothèque (lié à la présence de planchers minces) et de la périthèque (lié à la présence de couches trabéculaires et de dissépiments).

**6** : Sections transversale de l'ensemble des calices montrant les calices serrés, la muraille épaisse, la périthèque par endroit développée et le bourgeonnement.

Planche 5



## Planche 6

*Heliocoenia variabilis* de Bonnevaux-le-Prieuré (Oxfordien moyen – BLP20.12)

**1 et 2** : Section transversale des calices et de la périthèque montrant l'étallonothèque plutôt anguleuse et plus épaisse aux angles et des septes soudés à la columelle.

**3-7** : Sections longitudinales des calices et de la périthèque.

**3** : Section longitudinale légèrement oblique du calice montrant l'étallonothèque (zone blanche au contact du calice marquée par des flèches), les couches trabéculaires et les vésicules dans la périthèque.

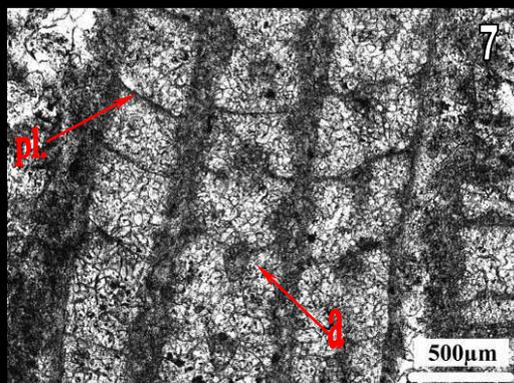
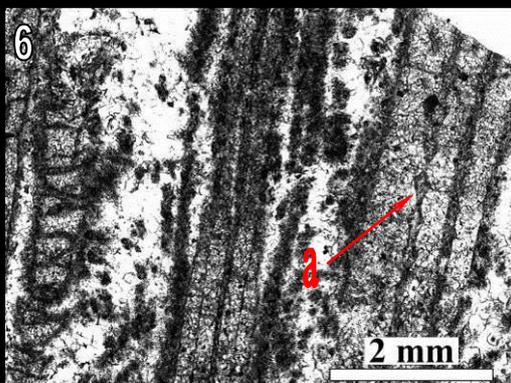
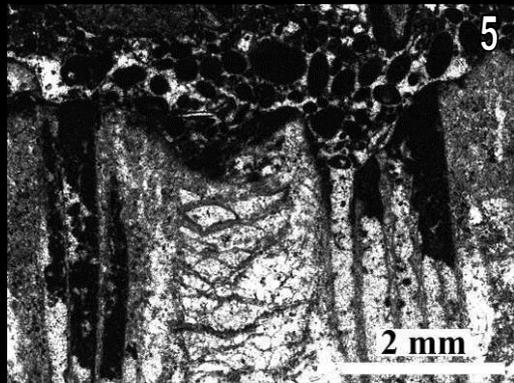
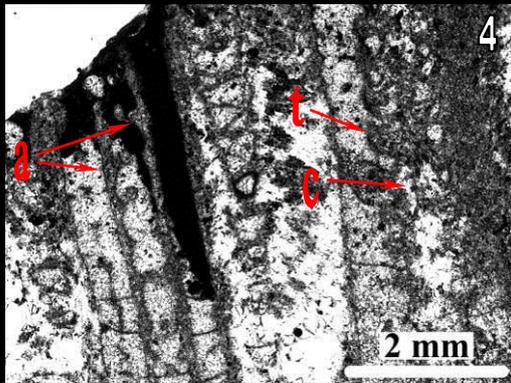
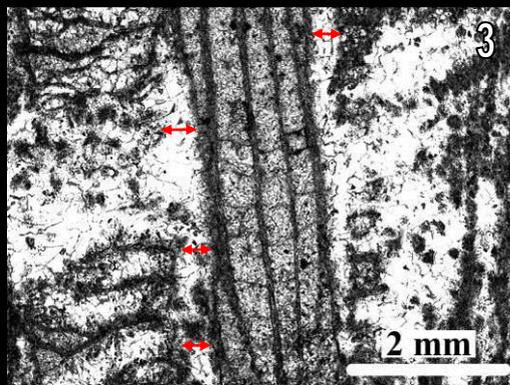
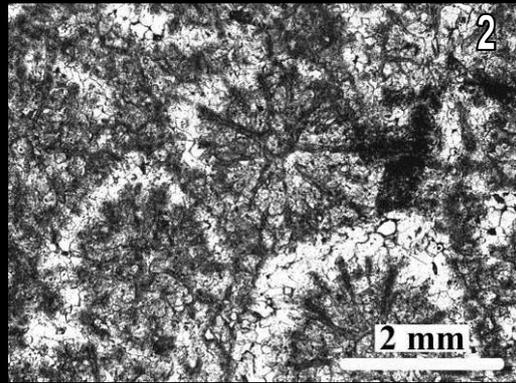
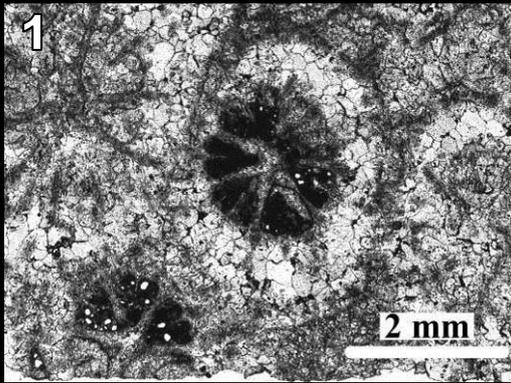
**4** : Section longitudinale de deux calices et de la périthèque intercalée. Vue latérale des auricules (a) et section longitudinale de la columelle (c) et les tigelles (t). La mince périthèque entre les deux calices est matérialisée par les couches de vésicules superposées.

**5** : Section longitudinale oblique des calices et de la périthèque.

**6** : Section longitudinale des calices et de la périthèque montrant les auricules dans le calice de droite.

**7** : Section longitudinale de l'endothèque montrant les planchers minces concaves (pl.) et les auricules (a).

Planche 6



## Planche 7

*Heliocoenia variabilis* de Bonnevaux-le-Prieuré (Oxfordien moyen – BLP20.2 A)

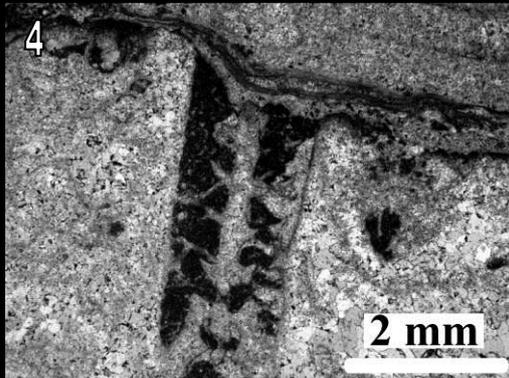
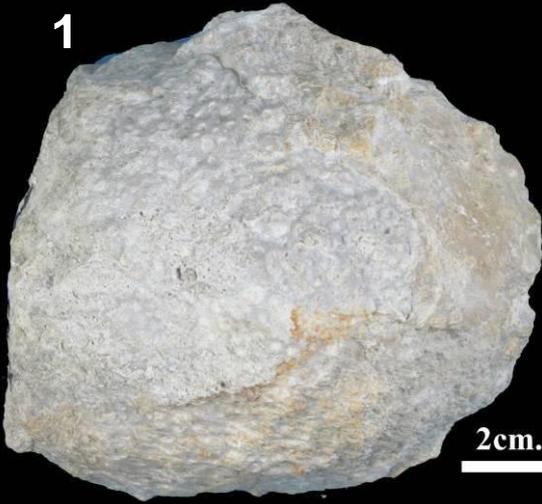
**1 et 2** : Colonie massive d'*Heliocoenia variabilis*. **1** : vue d'en haut de la colonie. **2** : vue latérale de la colonie.

**3** : Photographie de la surface de la colonie montrant les polypiérites saillants et la périthèque étroite. La surface de la colonie est finement granulée.

**4** : Section longitudinale d'un calice faisant apparaître la columelle avec ses connections aux septes.

**5** : Section longitudinale de la colonie montrant les calices et la périthèque.

Planche 7



## Planche 8

*Heliocoenia gracilis* de Sorcy (Oxfordien moyen – SOR130)

**1** : Section transversale d'un calice montrant la soudure à la columelle des deux septes opposés, faisant apparaître la symétrie bilatérale de part et d'autre du plan ainsi formé et l'allongement de la columelle. Les structures trabéculaires secondaires (prenant l'aspect de «côtes» intercalaires), les rangées de granules autour du calice, les granules dispersés dans la périthèque et les couches trabéculaires autour du calice sont remarquables.

**2** : Détail des éléments trabéculaires secondaires.

**3** : Détail des granules de la microstructure, des éléments radiaires et des rangées de granules dispersées dans la périthèque.

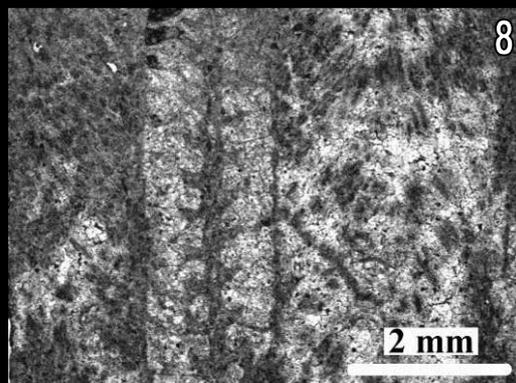
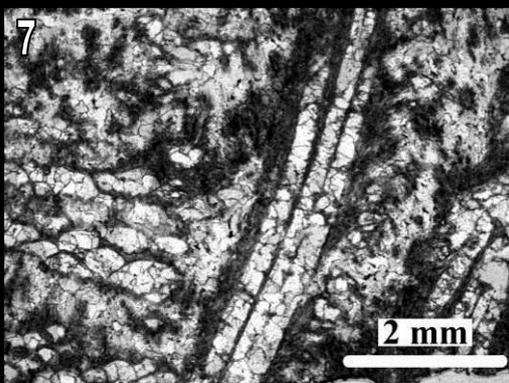
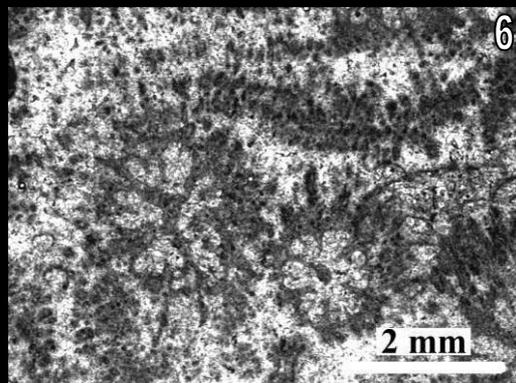
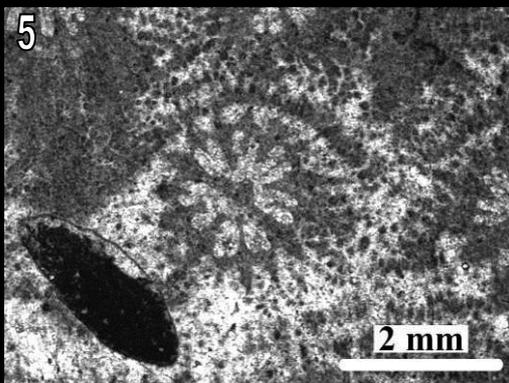
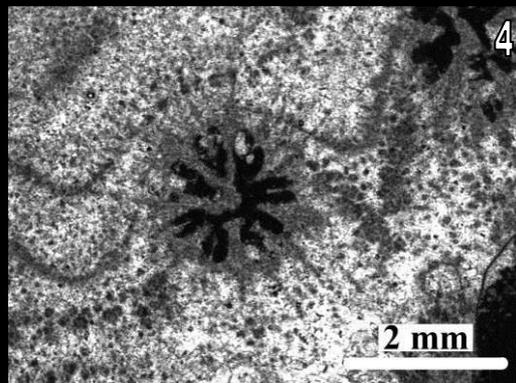
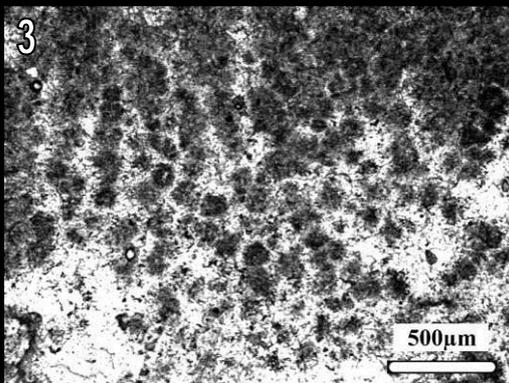
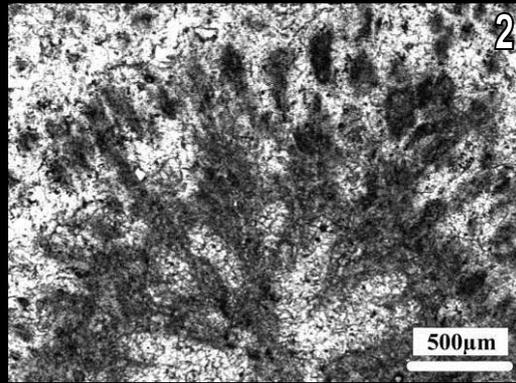
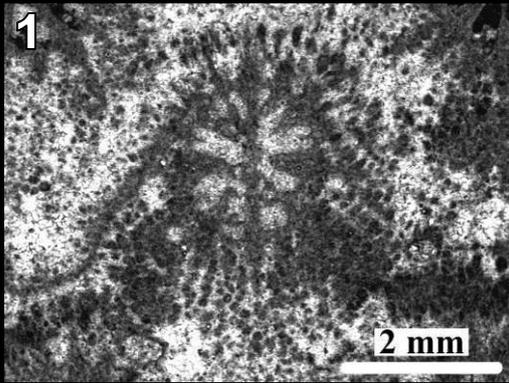
**4-6** : Section transversale des calices et de la périthèque environnante. Les couches trabéculaires autour du calice et les granules dispersés dans la périthèque sont remarquables.

**7 et 8** : Sections longitudinales des calices et des périthèques.

**7** : Section longitudinale de l'endothèque et de la périthèque. Les planchers sont rares dans l'endothèque. Les couches trabéculaires et les vésicules remplissent la périthèque.

**8** : Coupe d'un calice et de sa columelle avec ses connections latérales avec les septes S1.

Planche 8



## Planche 9

*Heliocoenia gracilis* de Liesberg (Oxfordien moyen – POL LIE 16)

**1-4** : Sections transversales des calices.

**1 et 3**: Exemples de septes soudés à la columelle.

**2** : L'étallonothèque (partie blanche désignée par les flèches autour des calices)

**4** : Vue rapprochée montrant la columelle styloforme et la symétrie radiale.

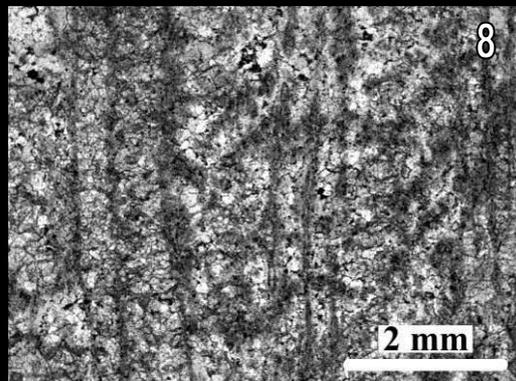
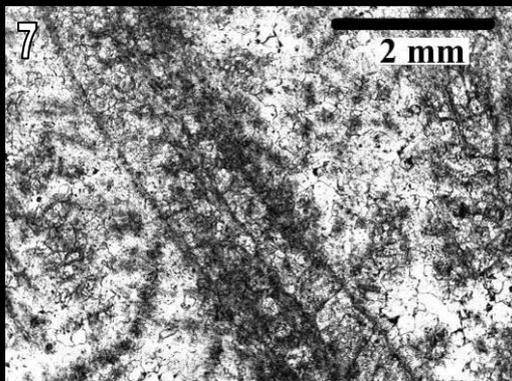
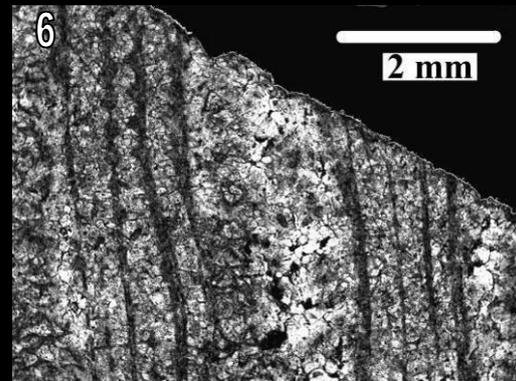
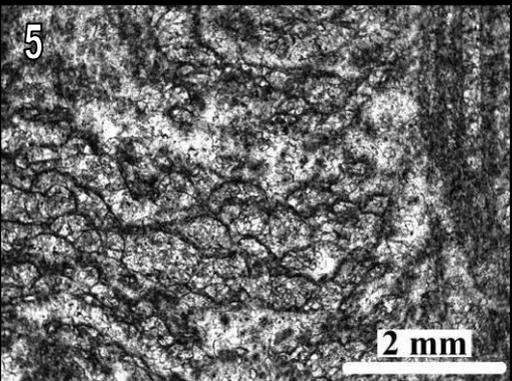
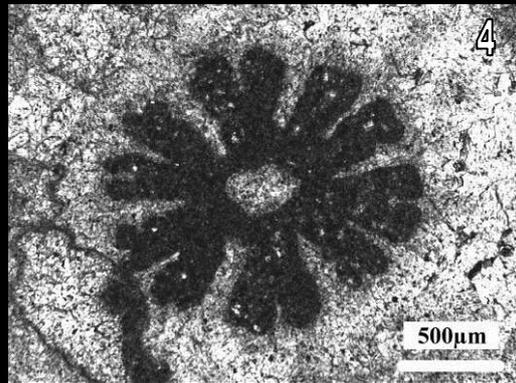
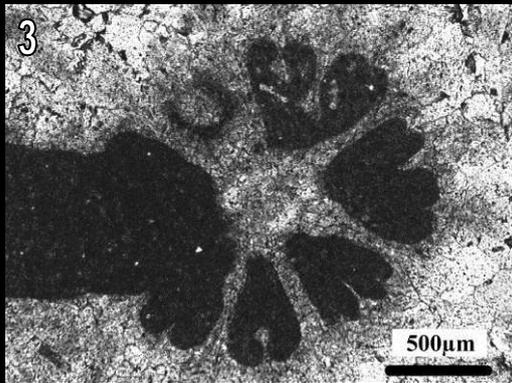
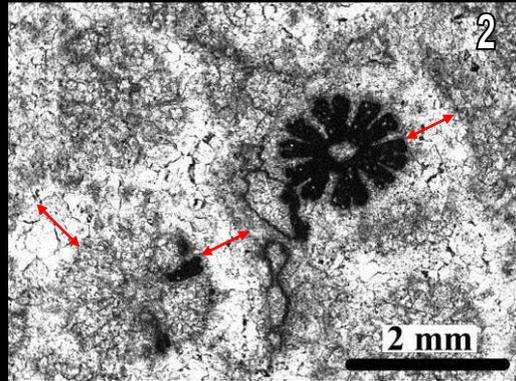
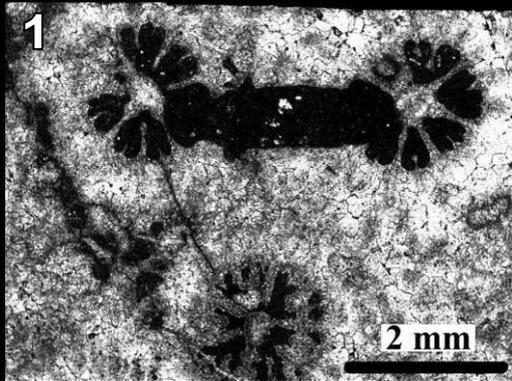
**5** : Section longitudinale montrant les couches de trabécules et les vésicules dans la périthèque.

**6** : Section longitudinale des calices et de la périthèque. Les sections des auricules sont visibles sur les septes.

**7** : Section longitudinale d'un calice et de sa columelle latéralement connectée à un septes S1.

**8** : Section longitudinale des calices et de la périthèque avec ses couches trabéculaires.

Planche 9



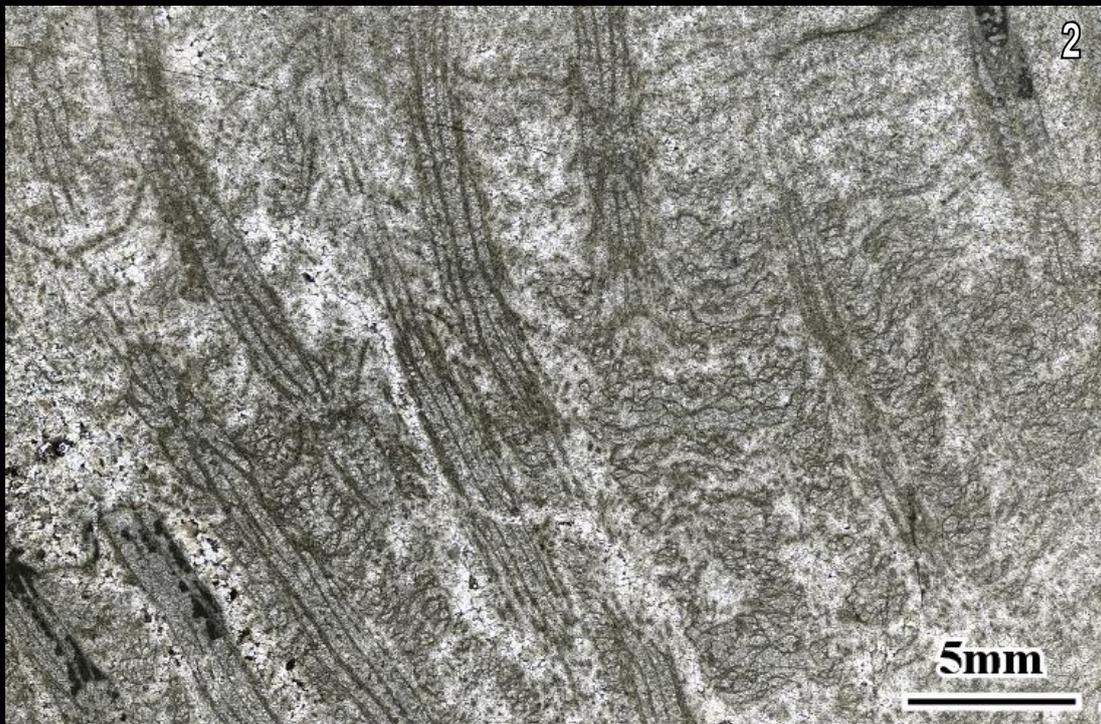
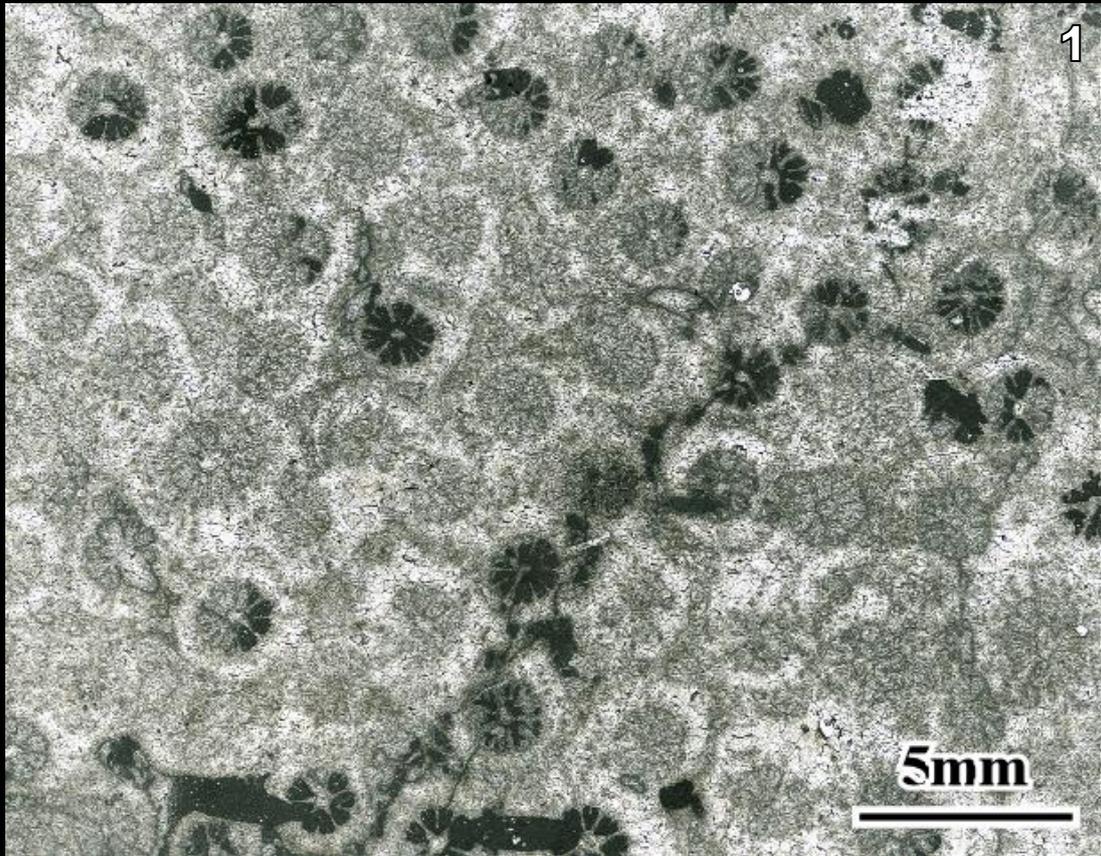
## **Planche 10**

*Heliocoenia gracilis* de Liesberg (Oxfordien moyen – POL LIE 16)

**1** : Section transversale de la colonie. L'étallonothèque épaisse et la périthèque d'épaisseur variable sont remarquables.

**2** : Section longitudinale de la colonie. Les couches trabéculaires et les espaces vésiculeux développés dans les cavités de la périthèque sont remarquables.

Planche 10



## **Planche 11**

*Heliocoenia gracilis* de Liesberg (Oxfordien moyen – LIE MTO 1)

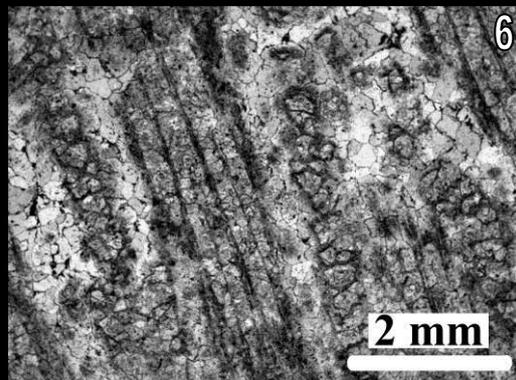
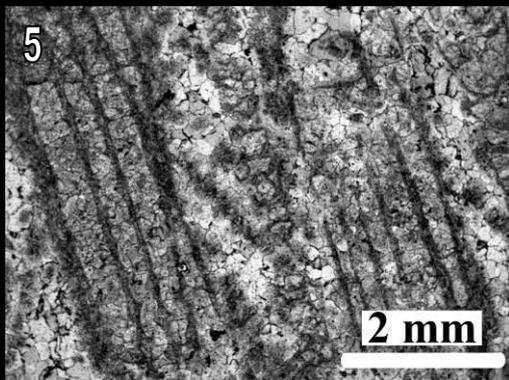
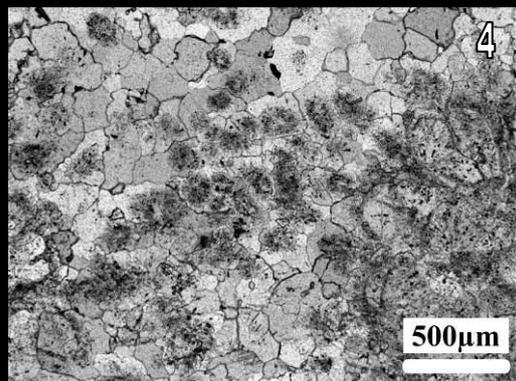
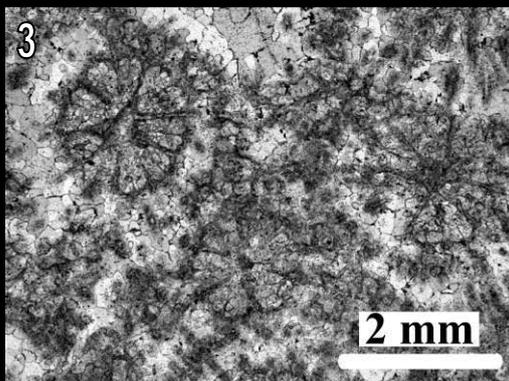
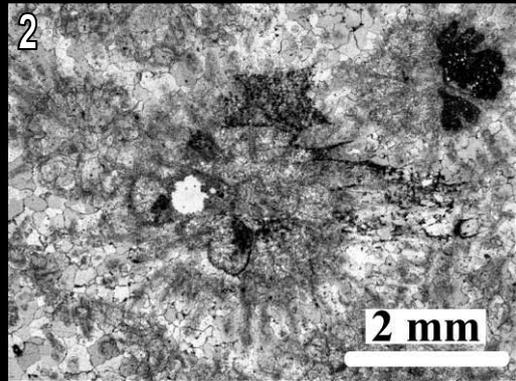
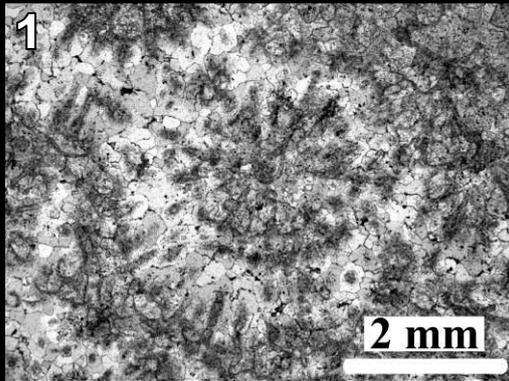
**1-4** : Sections transversales des calices.

**1-3**: Exemples de soudure des septes à la columelle. Les côtes sont bien développées et l'étallonothèque épaisse montre des éléments trabéculaires (comme on peut en observer dans les «côtes» intercalaires).

**4** : Section transversale des granules dans l'étallonothèque près du calice et entre les côtes.

**5-7** : Sections longitudinales des calices et de la périthèque montrant l'endothèque rare et tabulaire et les sections des auricules sur les septes S1. La périthèque est composée de couches trabéculaires et de dissépiments vésiculeux.

Planche 11



## Planche 12

*Heliocoenia gracilis* de Pagny-sur-Meuse (Oxfordien moyen – PAG6)

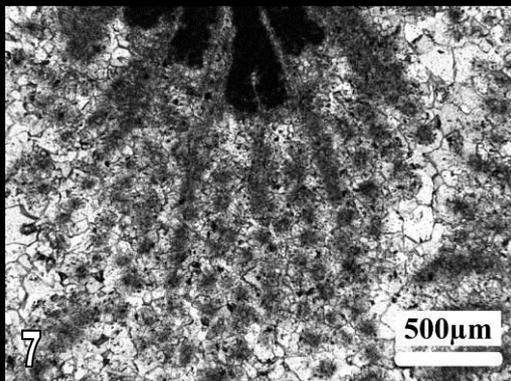
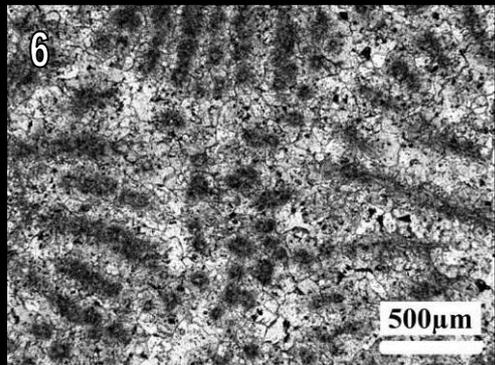
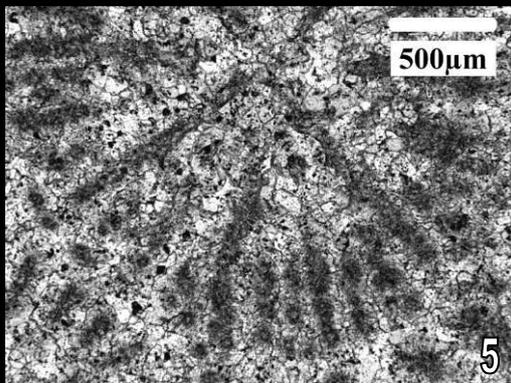
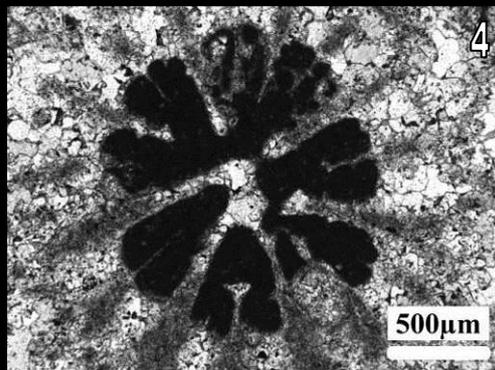
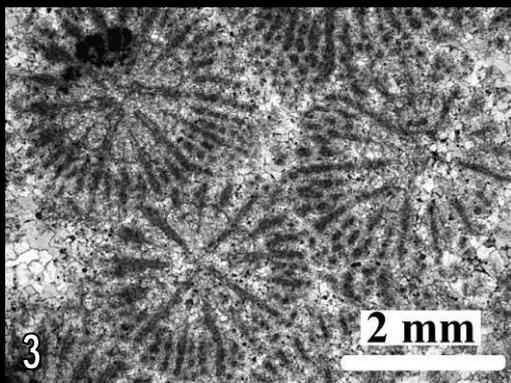
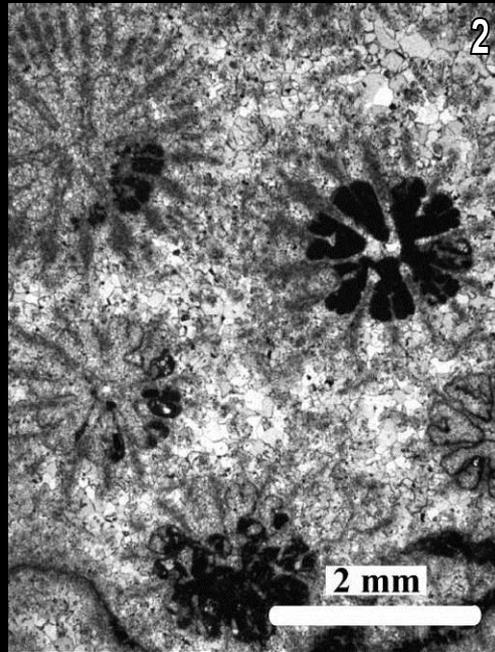
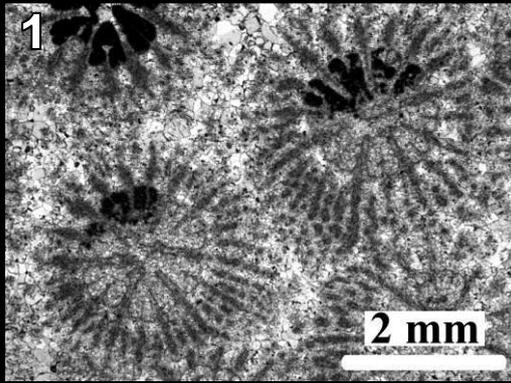
**1-4** : Sections transversales des calices.

**4** : Détail montrant trois septes arrivant à la columelle aplatie. Les auricules des septes S1 sont rhopaloïdes/claviformes. Les septes S2 portent des auricules à section en T ou podoïdes. Les côtes sont plus fortes que les septes et se développent loin du calice.

**5 et 7** : Sections transversales des parties murales montrant les rangées de granules en continuité avec les côtes ou entre les côtes.

**6** : Sections transversales de la partie périthécale montrant les granules dispersés entre les calices.

Planche 12

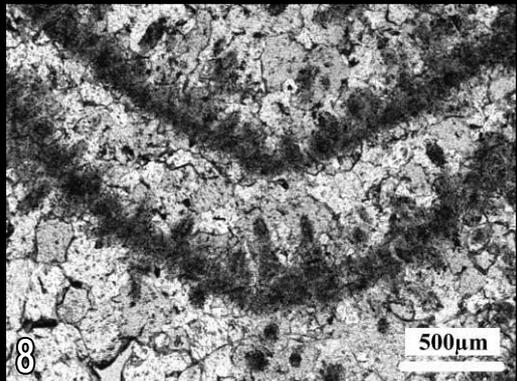
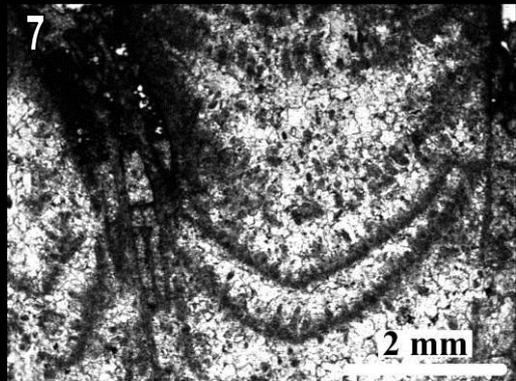
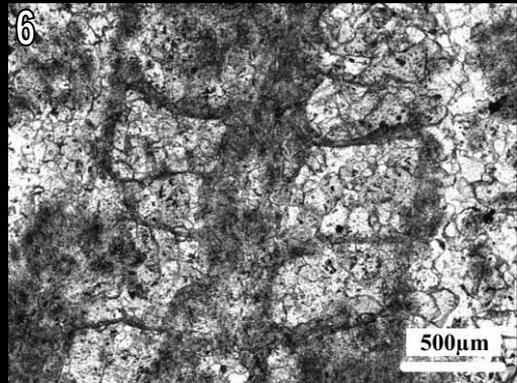
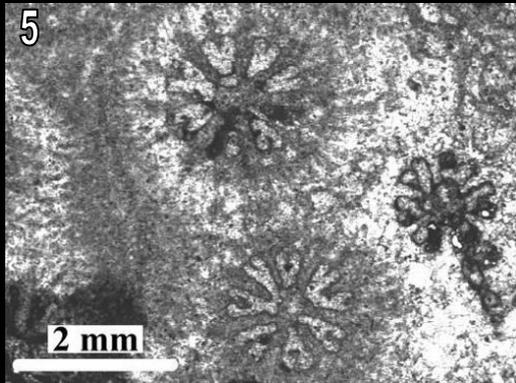
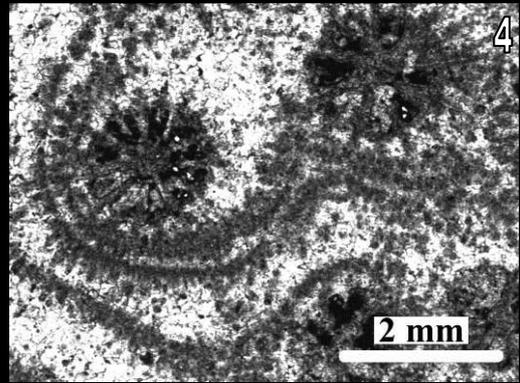
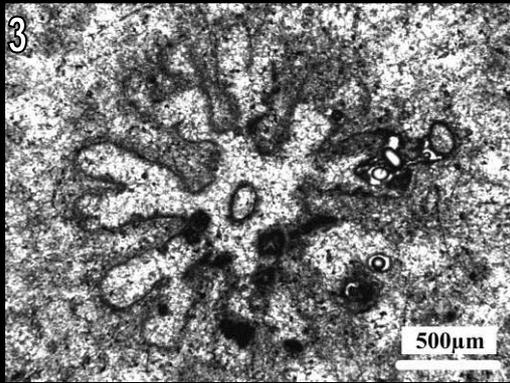
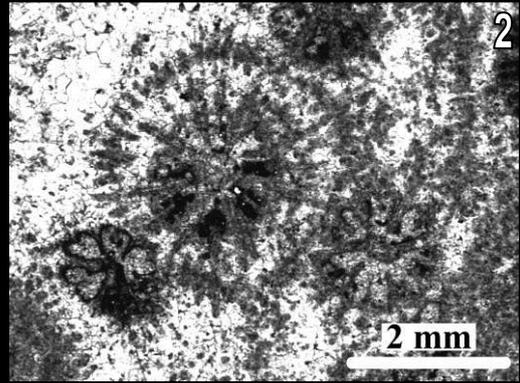


### Planche 13

*Heliocoenia gracilis* de Dompcevrin (France, Oxfordien moyen – DOM2)

- 1 : Surface de la colonie.
- 2 : Section transversale d'un calice avec ses structures trabéculaires discontinues au bord de la muraille (à aspect de «côte » intercalaire).
- 3 : Section transversale d'un calice avec sa columelle styliforme et libre, ses septes forts et épais, ornés par des auricules rhopaloïdes/claviformes.
- 4 : Section transversale des calices et des couches trabéculaires avec leurs épines périthécales redressées autour des calices.
- 5 : Section transversale des calices montrant les septes de premier cycle soudés à la columelle.
- 6 : Section longitudinale d'un calice et aspect subtabulaire de son endothèque, lié à la présence de planchers.
- 7 : Section longitudinale des calices et de la périthèque avec ses couches trabéculaires et ses épines.
- 8 : Détail de la Figure 7 montrant les couches trabéculaires périthécales et leurs épines.

Planche 13



## **Planche 14**

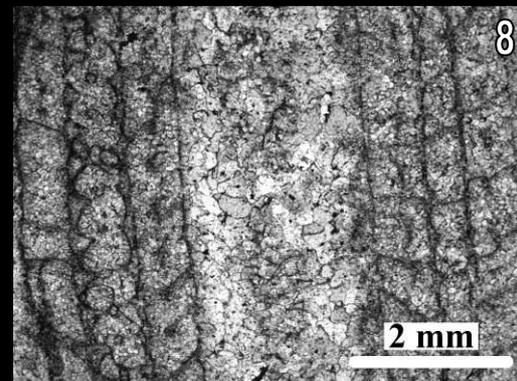
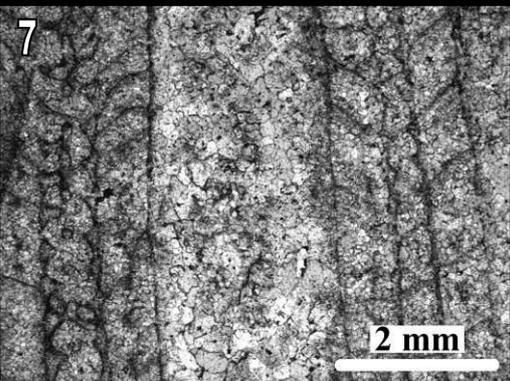
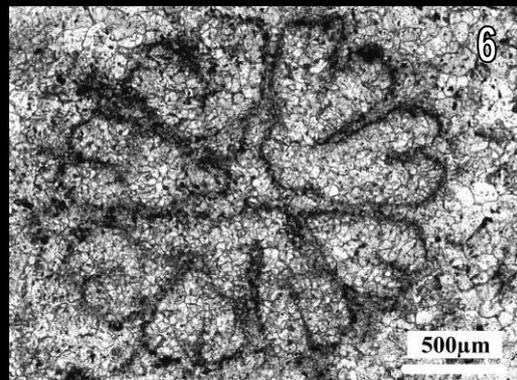
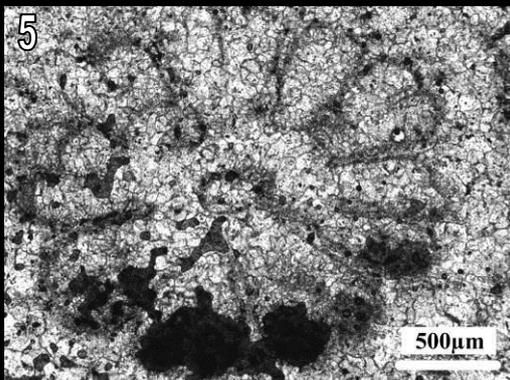
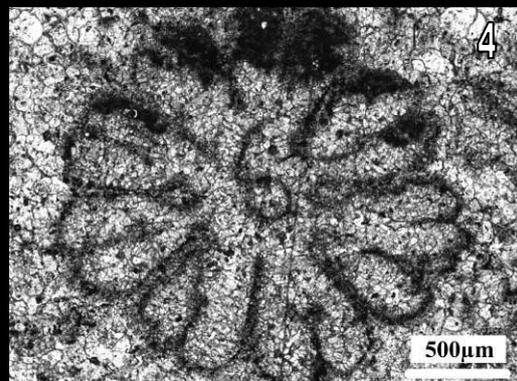
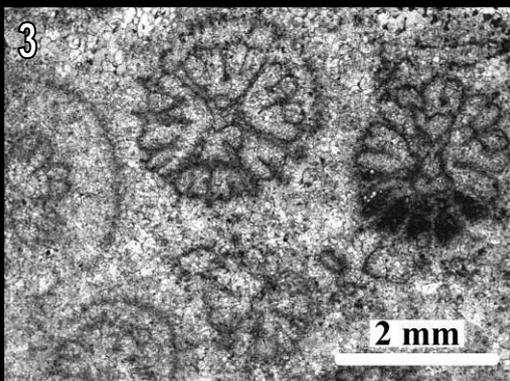
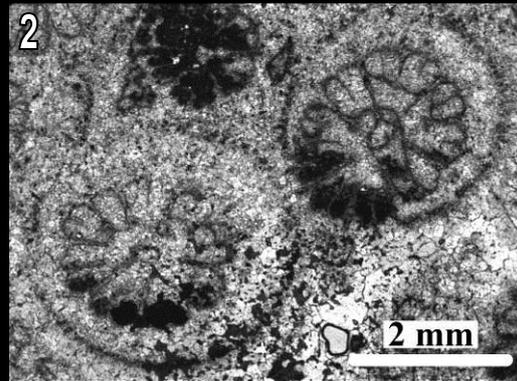
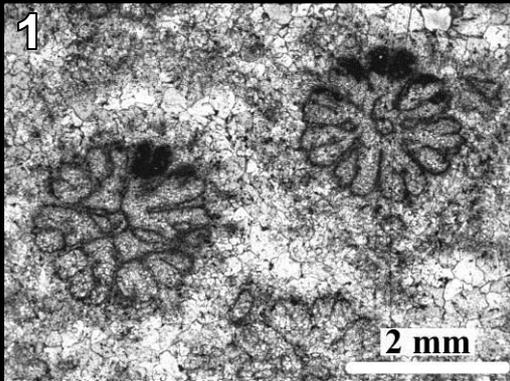
*Heliocoenia decora* de Mailly-le-Château (Oxfordien supérieur – MLC19)

**1-3**: Sections transversales de calices montrant l'étallonothèque épaisse, avec les structures trabéculaires discontinues au bord de la muraille (ayant l'aspect de «côtes » intercalaires). La périthèque est d'épaisseur variable.

**4-6** : Détails des calices.

**7 et 8** : Sections longitudinales des calices et de la périthèque.

Planches 14

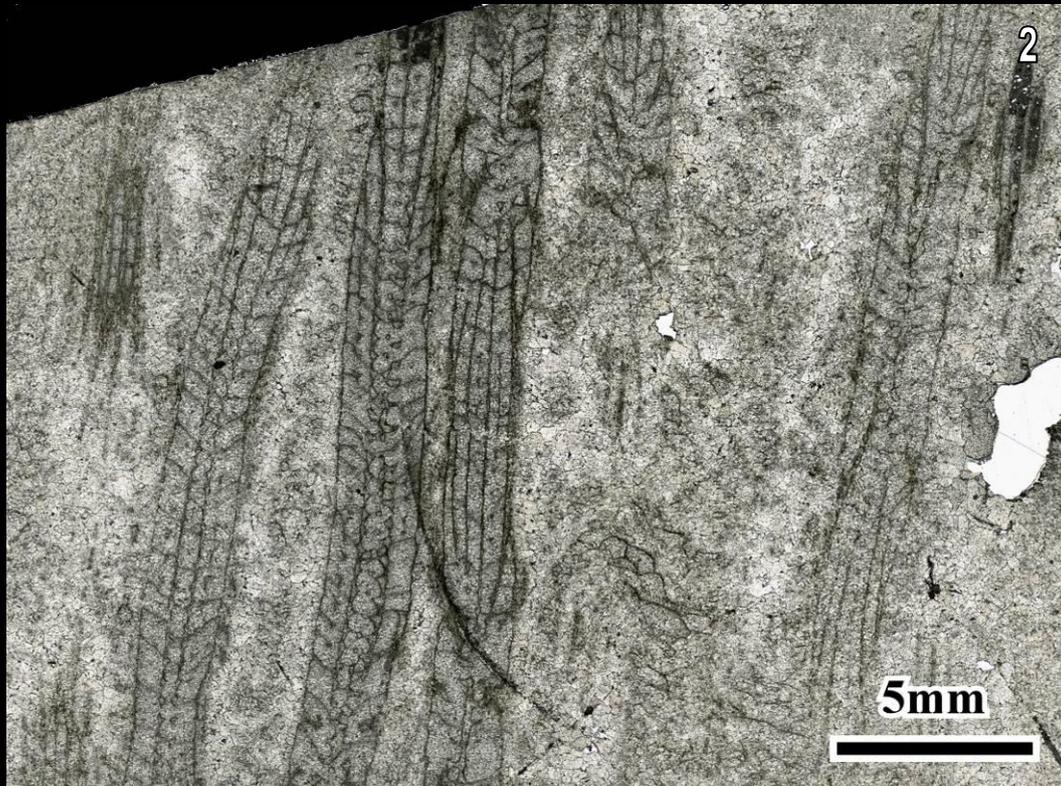


## **Planche 15**

*Heliocoenia decora* de Mailly-le-Château (Oxfordien supérieur – MLC19)

- 1** : Section transversale des calices et de la périthèque.
- 2** : Section longitudinale des calices et de la périthèque.

Planche 15

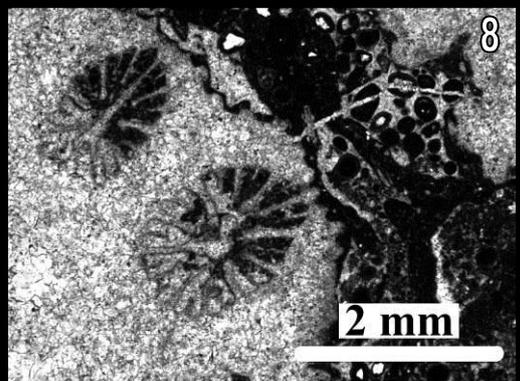
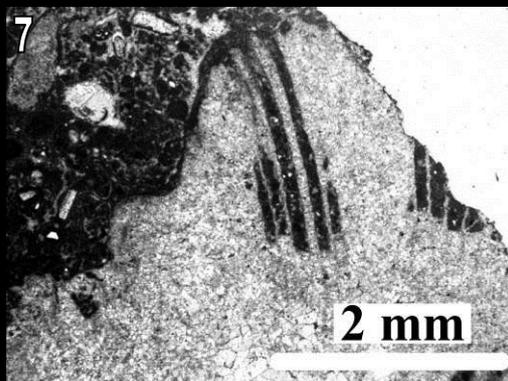
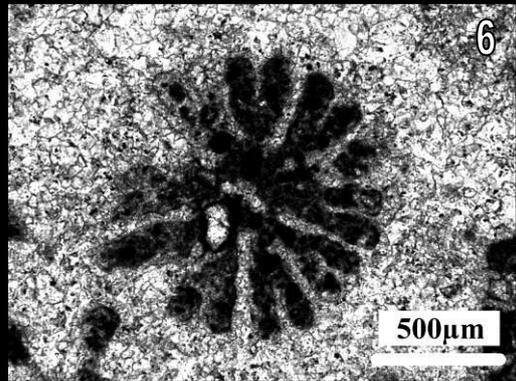
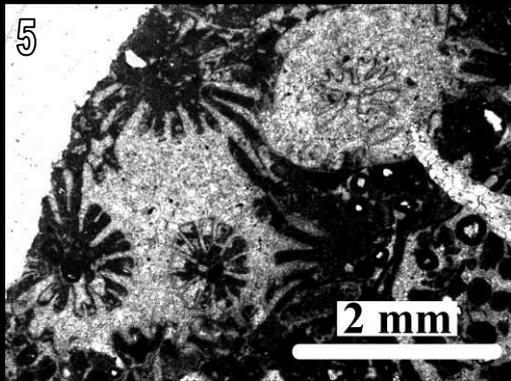
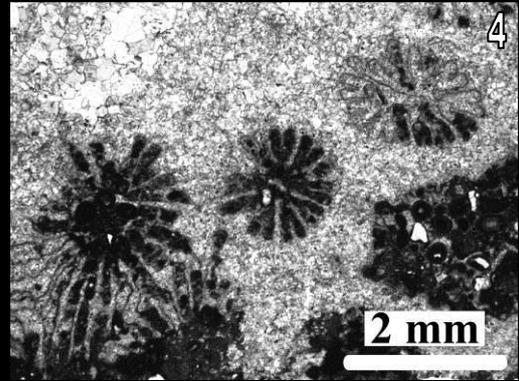


## Planche 16

*Heliocoenia sp.* de Betioky (Madagascar, Dogger – BET50)

- 1: Vue d'ensemble de la partie supérieure de la colonie. Les polypiérites sont groupés en bouquets.
- 2 : Vue latérale de la colonie.
- 3 : Détail d'un bouquet de polypiérites.
- 4, 5 et 8: Sections transversales et obliques des calices et de la périthèque.
- 6 : Détail d'un calice avec sa columelle lamellaire.
- 7 : Section longitudinale des calices et de la périthèque montrant l'endothèque dans sa partie la plus distale et le remplissage sédimentaire des calices.

Planche 16



## Planche 17

*Stylina dubia* de Bure (Meuse, France – PPA1074C2)

- 1 : Section transversale des calices et périthèque.
- 2 : Vu de détail de l'extrémité des côtes sortant de la muraille.

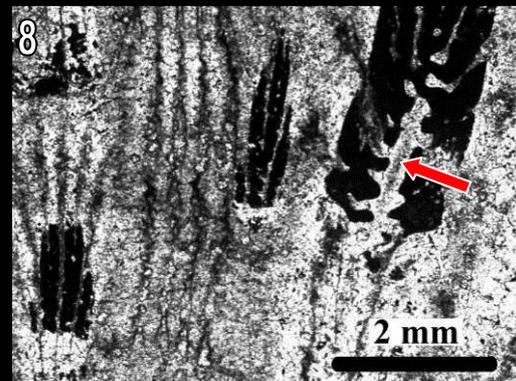
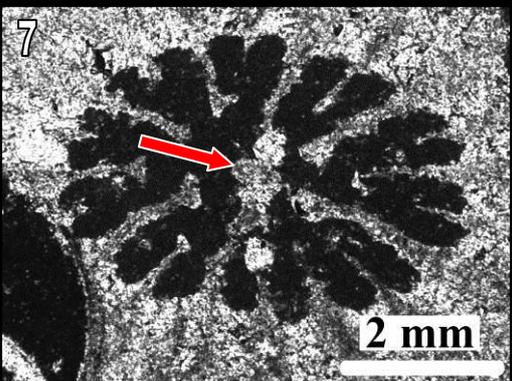
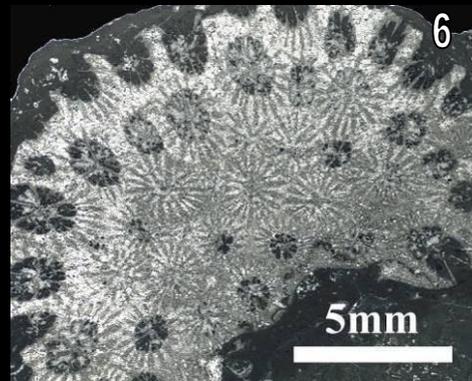
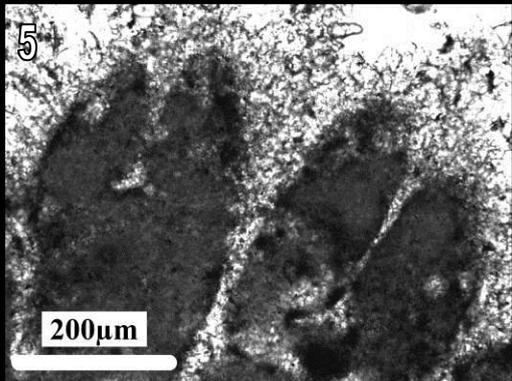
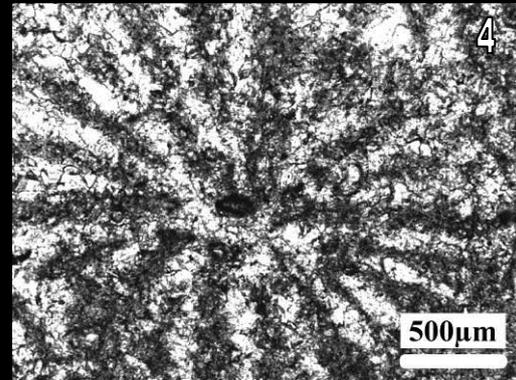
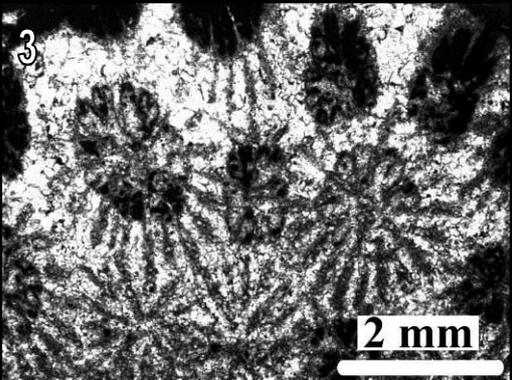
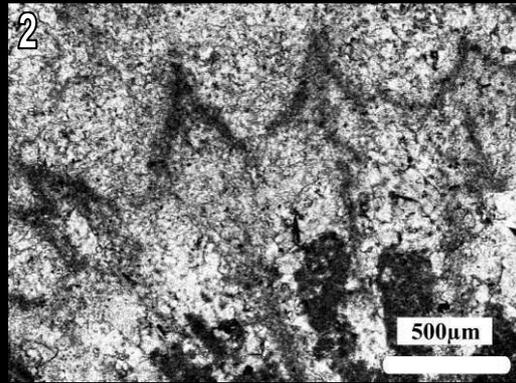
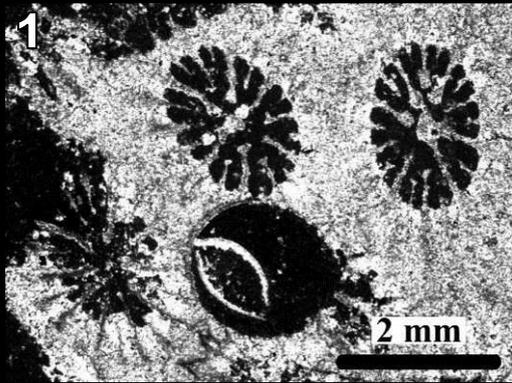
*Stylina dubia* de Bure (Meuse, France – PPA1073H)

- 3 : Section transversale des calices, éléments radiaires et périthèque.
- 4 : Section transversale d'un calice avec columelle comprimée et libre.
- 5 : Vu de détail des auricules koutaliformes aux bords internes des septes S2.
- 6 : Section transversale au centre et oblique à la périphérie d'un ensemble de calices et de la périthèque associée.

*Stylina dubia* de Bure (Meuse, France – PPA1074D)

- 7 : Section transversale d'un calice. La flèche montre la columelle comprimée et libre au milieu du périmètre qui la circonscrit.
- 8 : Section longitudinale un peu oblique des calices et de la périthèque. Le flèche montre la columelle libre au milieu du périmètre qui la circonscrit.

Planche 17



## Planche 18

*Stylina dubia* de Bure (Meuse, France – PPA1074AF)

**1** : Section transversale des calices, des éléments radiaires et de la périthèque costulée par des côtes développées, fortes et longues.

**2 et 3** : Sections transversales des calices. La columelle chez les deux coupes des calices est comprimée-styliforme et libre circonscrite par des éléments endothécaux (planchers incomplets ou dissépiments) les septes proprement dits n'atteignant pas la columelle.

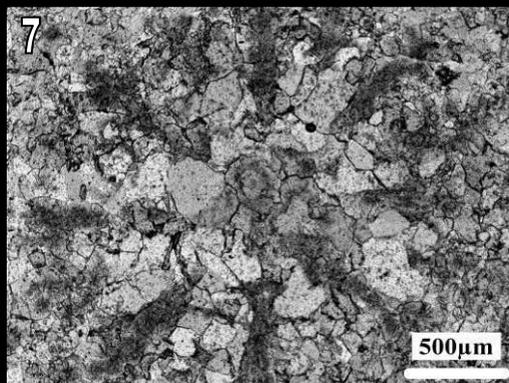
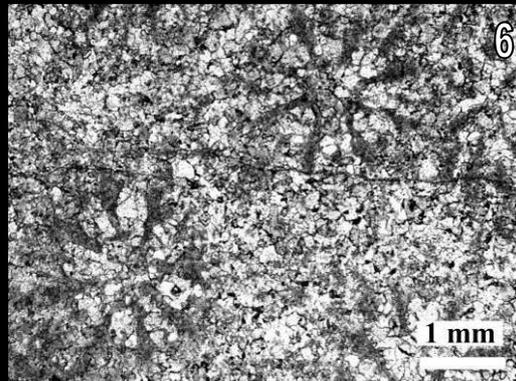
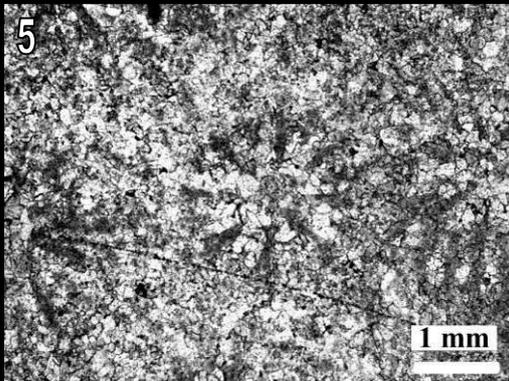
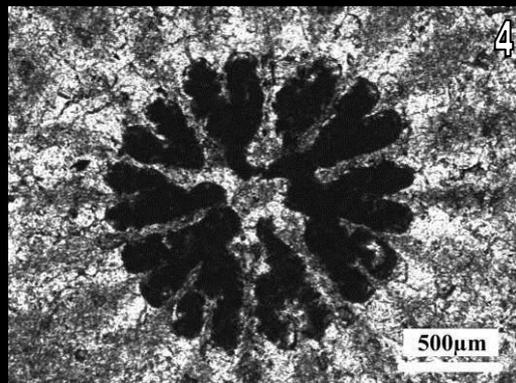
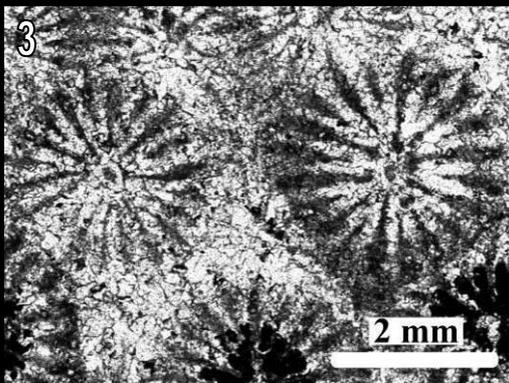
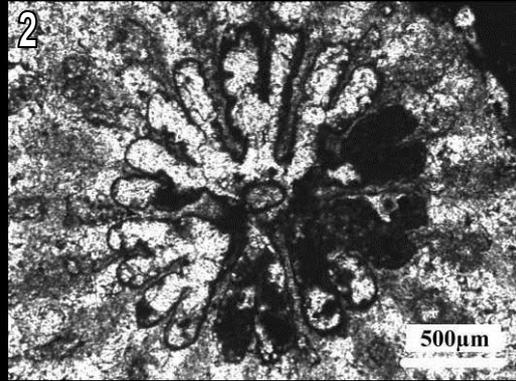
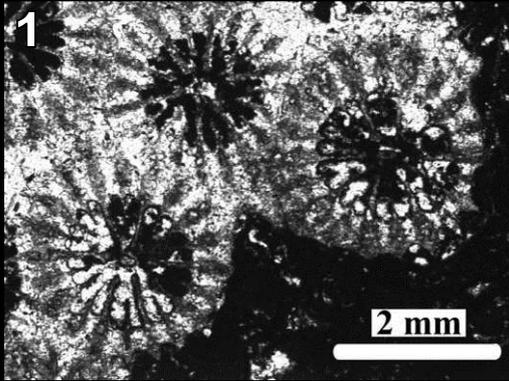
**4** : Section transversales d'un calice, avec ses éléments radiaires et la columelle styliforme-comprimée et libre.

*Stylina stellata* de Bure (Meuse, France – PPA1154P)

**5 et 6** : Sections transversales des calices et de la périthèque.

**7** : Vu détaillée d'un calice et de sa columelle styliforme et libre.

Planche 18



## **Planche 19**

*Stylina hourcqi* de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar – BET 24B)

**1**: Vue supérieure de la colonie.

**2 et 3** : Vues latérales de la colonie.

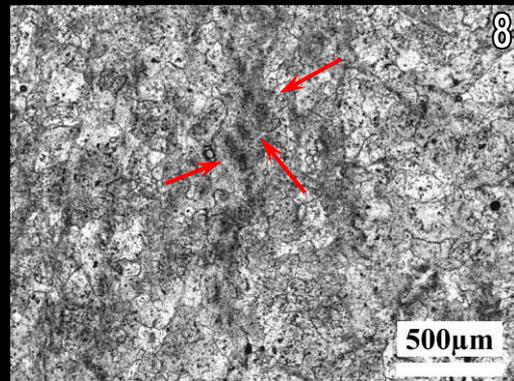
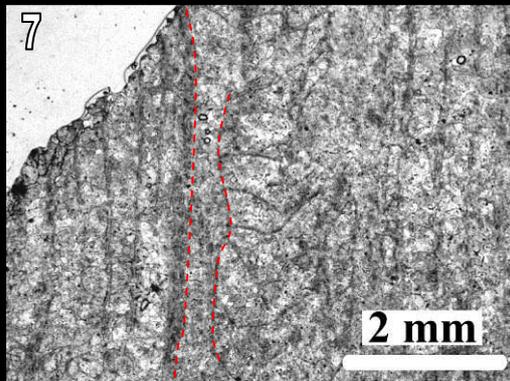
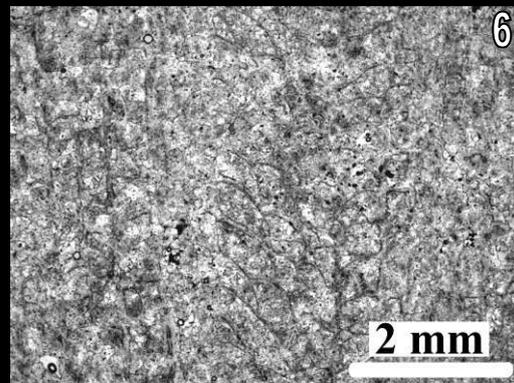
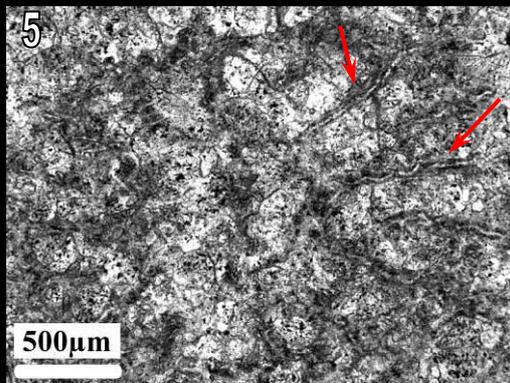
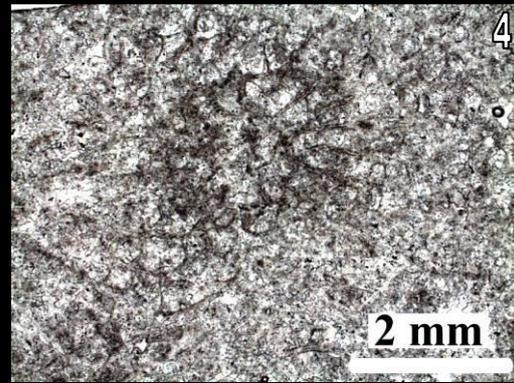
**4** : Section transversale d'un calice.

**5** : Microstructure des éléments radiaires. Des lignes claires aux milieux des septes sont indiquées par les flèches rouges.

**6 et 7** : Sections longitudinales de l'endothèque, muraille et périthèque. Dans la photo 7, la muraille est séparée de l'endothèque et de la périthèque par les lignes tiretées rouges.

**8** : Microstructure d'un septé composé par des trabécules rangés périodiquement et zigzag.

Planche 19

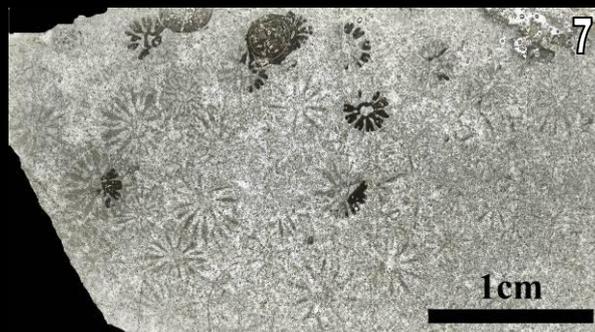
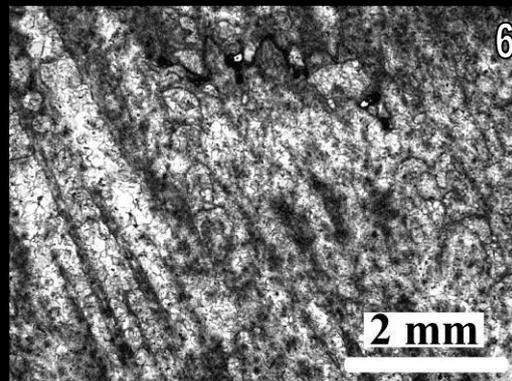
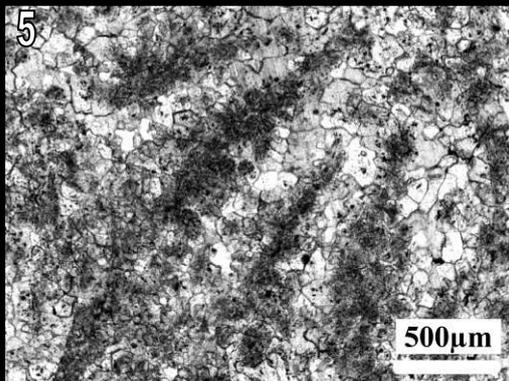
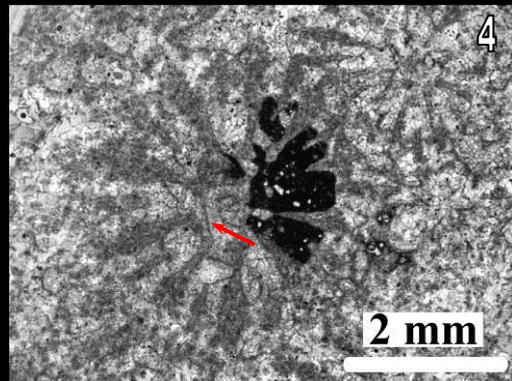
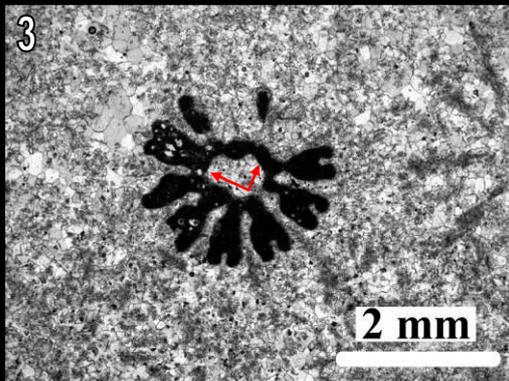
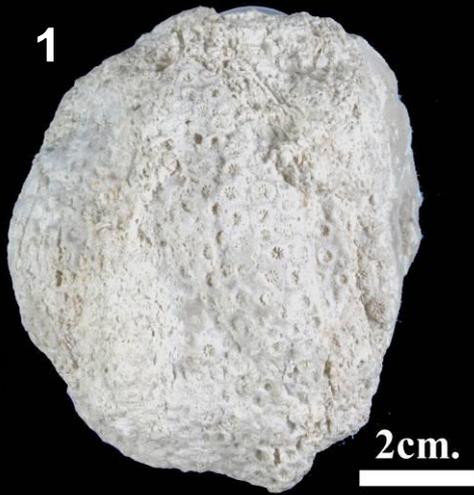


## Planche 20

*Stylina decemradiata* de Sorcy (Meuse, France – SOR132)

- 1 : Vue supérieure de la colonie.
- 2 : Vu de détail de la surface de la colonie, des polypiérites et de la périthèque.
- 3 et 4 : Sections transversales des calices. Les flèches rouges montrent les planchers ou dissépiments autour de la columelle libre, les septes ne se soudant pas à la columelle.
- 5 : Microstructure des éléments radiaires pas bien distincte ou par endroit constituée par des grains sombres, section des axes trabéculaires plus ou moins verticaux).
- 6 : Section longitudinale montrant endothèque, muraille et périthèque.
- 7 : section transversale de l'ensemble des calices et la périthèque associée.

Planche 20



## Planche 21

*Stylina decemradiata* de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE E)

**1** : Vue supérieure de la colonie coupée.

**2** : Vue de détail de la surface de la colonie, les polypiérites et la surface de la périthèque costulée.

**3 et 4** : Sections transversales des calices.

*Stylina aff. ceriomorpha* de Ankotoboka (Betioky, Madagascar – BET 6-22)

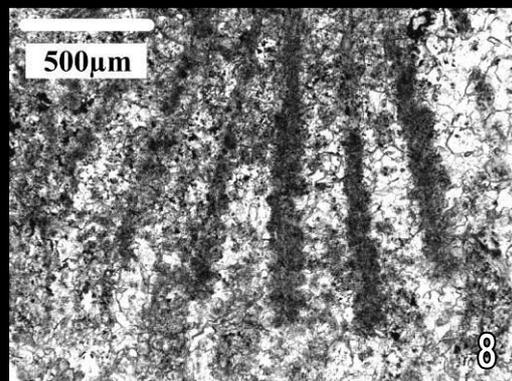
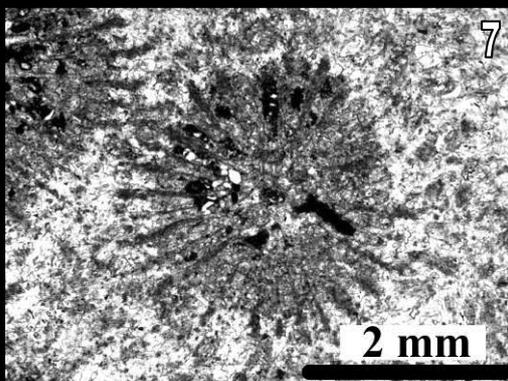
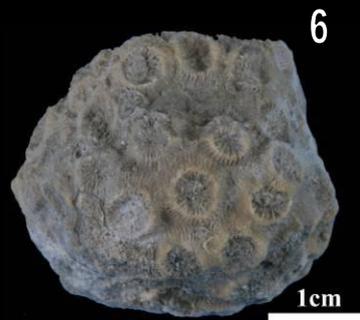
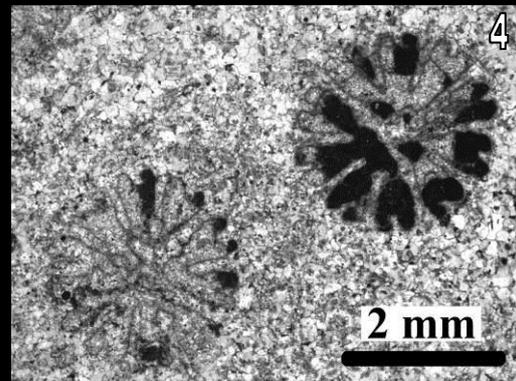
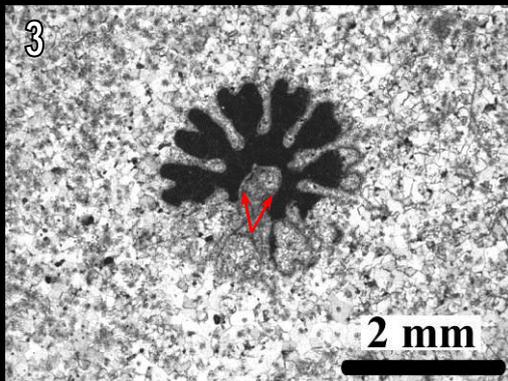
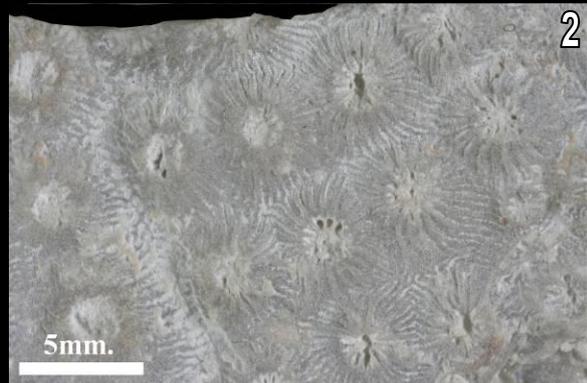
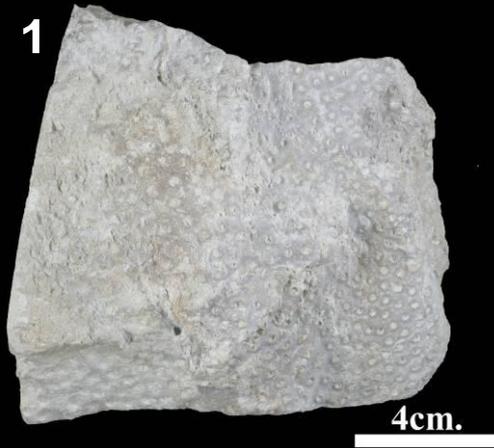
**5**: Vue supérieure de la colonie.

**6** : Vue latérale de la colonie.

**7** : Section transversale d'un calice.

**8** : Microstructure des éléments radiaires.

Planche 21



## Planche 22

*Stylina girodi* de Bure (France, Oxfordien, moyen)

PPA1074A :

**1 - 4** : Sections transversales de calices qui présentent un périmètre semi-circulaire ou polygonal autour de la columelle plus ou moins délimité par des planchers incomplets ou des dissépiments.

**5** : Section longitudinale d'un calice montrant des auricules.

PPA1074C3 :

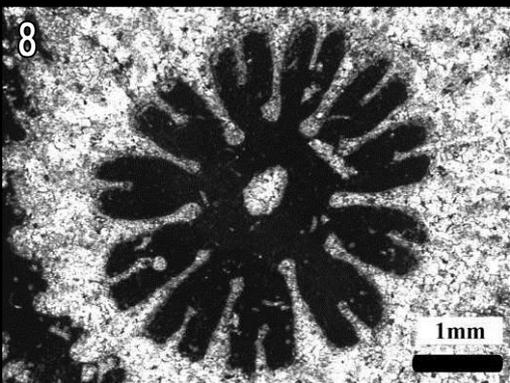
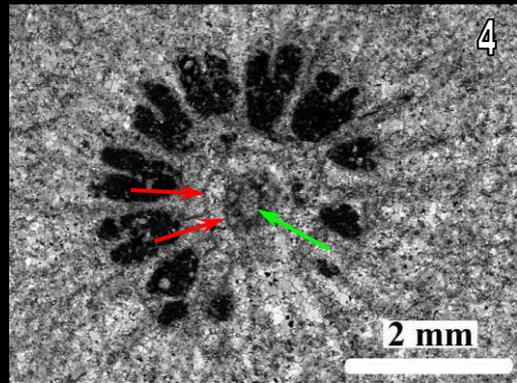
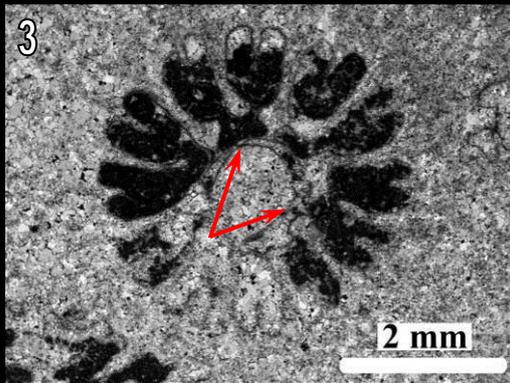
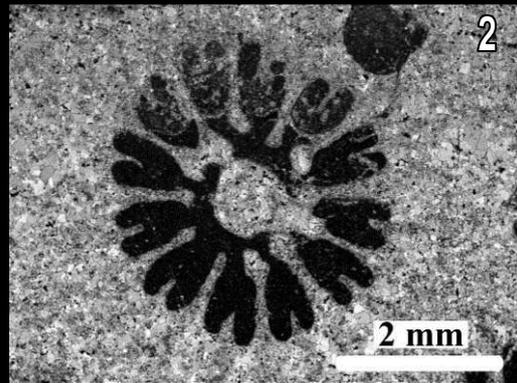
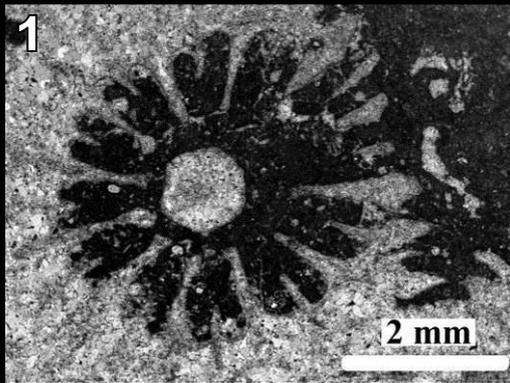
**6** : Vue de la colonie sectionnée.

**7** : Vu de détail de la surface de la colonie, des polypiérites et de la surface de la périthèque costulée.

PPA1074C4 :

**8** : Section transversale distale d'un calice avec une columelle parfaitement libre.

Planche 22



## Planche 23

*Stylina girodi* de Bure (France, Oxfordien, moyen)

PPA1074C :

**1** : Section transversale d'un calice. Les flèches rouges montrent les auricules à section lancéolée et en forme de T.

**2** : Détail des septes et de l'auricule à section lancéolée (flèche rouge).

PPA1074F :

**3** : Section transversale d'un calice. La flèche rouge montre l'auricule à section flabelloïde.

PPA1074G :

**4** : Section transversale d'un calice montrant une columelle styliforme et libre (flèche rouge).

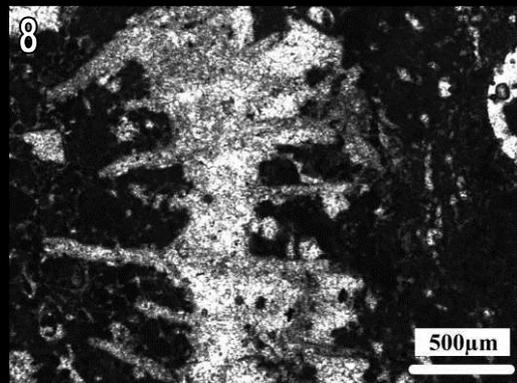
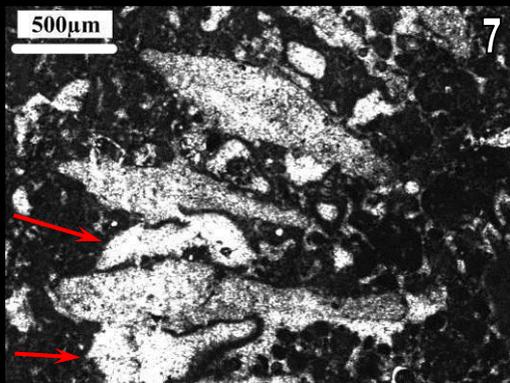
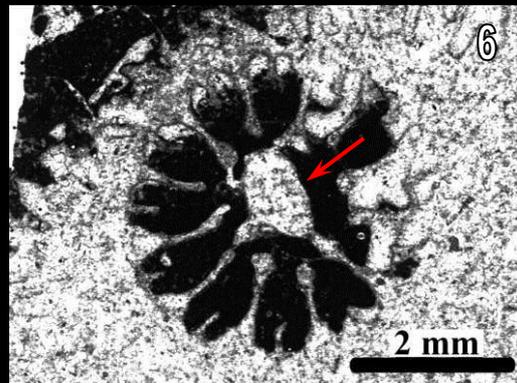
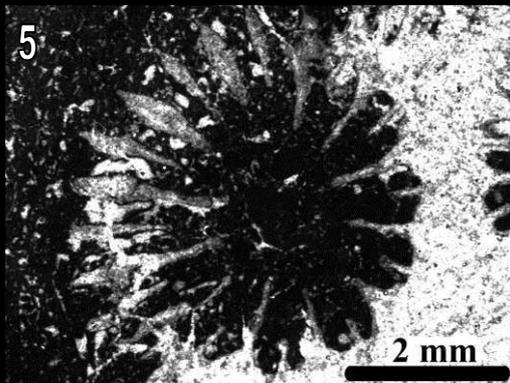
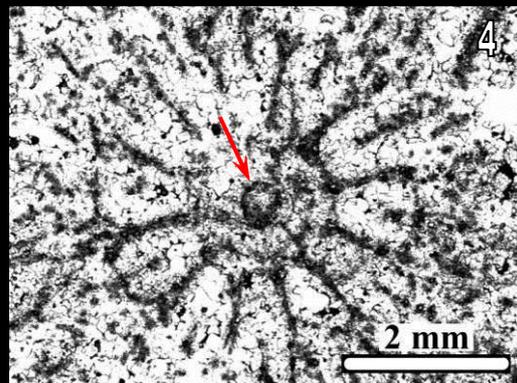
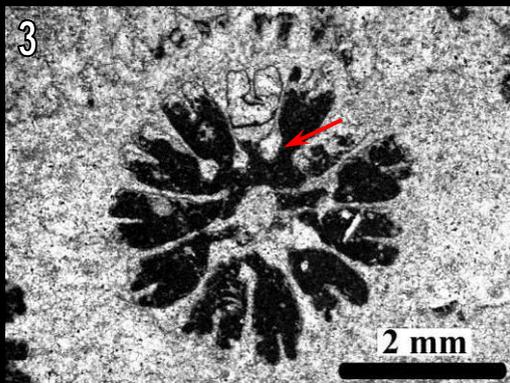
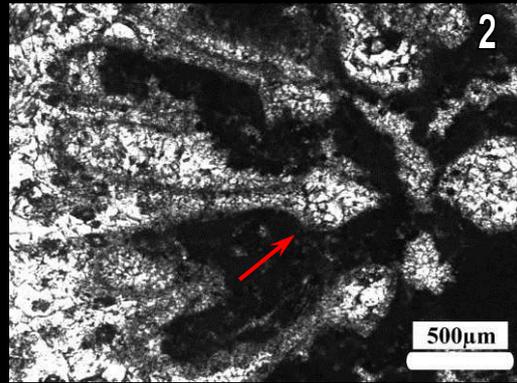
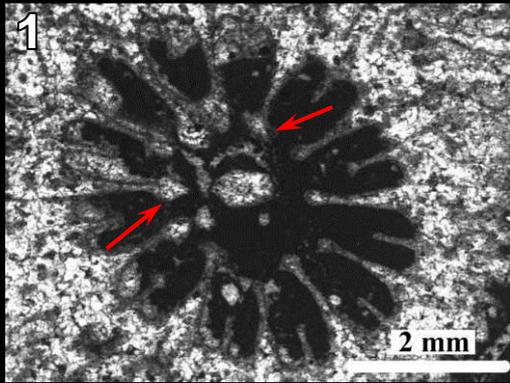
**5** : Section transversale très distale d'un calice montrant les éléments radiaires bicunéiformes.

**6** : Section transversale d'un calice montrant la grande structure endothécale irrégulière dans la cavité centrale, autour de la columelle (flèche rouge).

**7** : Section transversale des éléments radiaires montrant la muraille parathécale entre les éléments radiaires (flèche rouge).

**8** : Section transversale de la muraille paraseptothécale.

Planche 23



## Planche 24

*Stylina girodi* de Bure (France, Oxfordien, moyen)

PPA1072E :

**1-3** : Sections transversales des calices. Les flèches rouges montrent la columelle libre styliforme ou comprimée).

**4** : Section longitudinale de l'endothèque et de la périthèque. Les flèches rouges montrent les auricules.

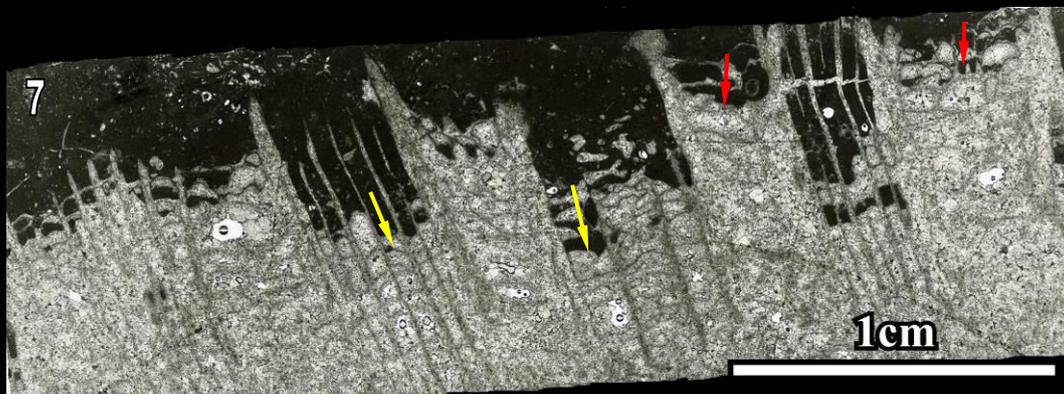
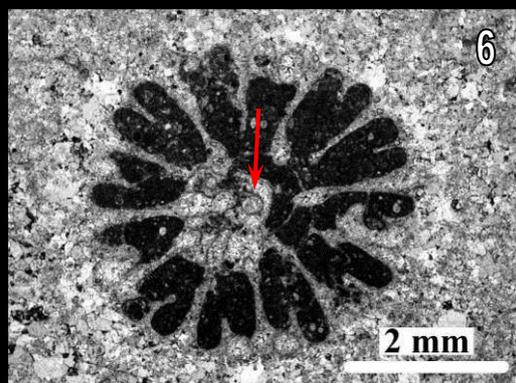
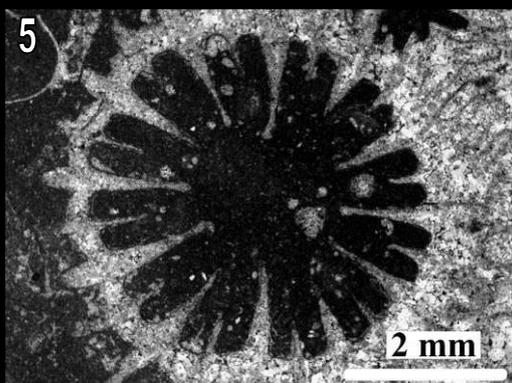
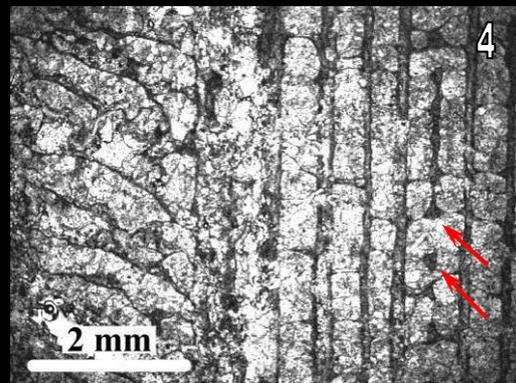
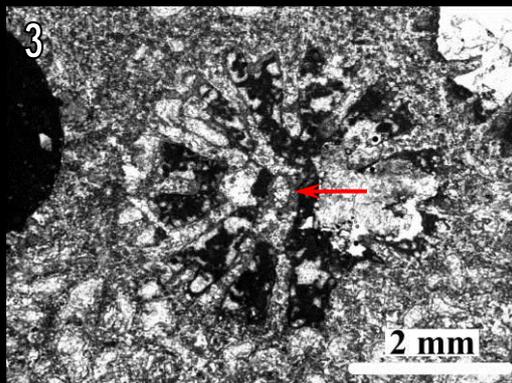
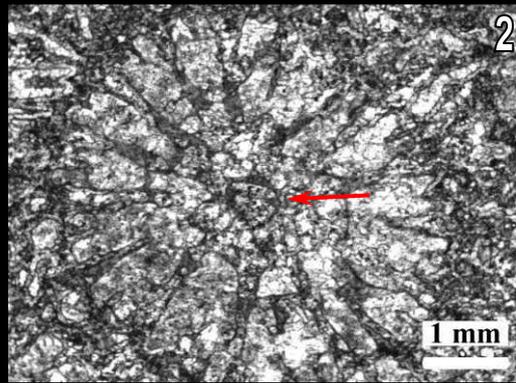
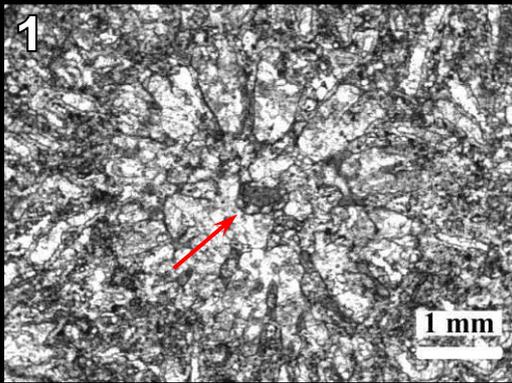
BURE1 :

**5** : Section transversale d'un calice. L'absence de columelle dans le calice est due à la proximité de la section avec la surface de la colonie.

**6** : Section transversale d'un calice de la même colonie qui montre la présence de la columelle (flèches rouge) styliforme et libre dans le calice.

**7** : Section longitudinale d'une série de calices montrant la périthèque (flèches rouge : dissépiments) et l'endothèque (flèches jaunes : planchers ou dissépiments).

Planche 24



## Planche 25

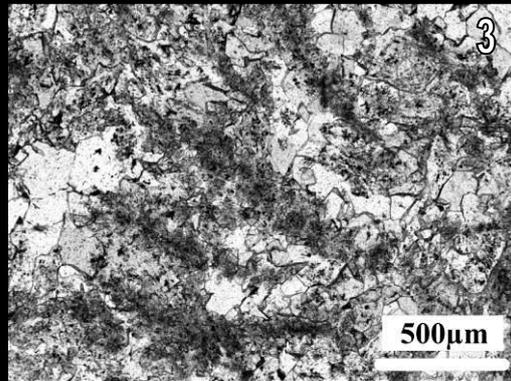
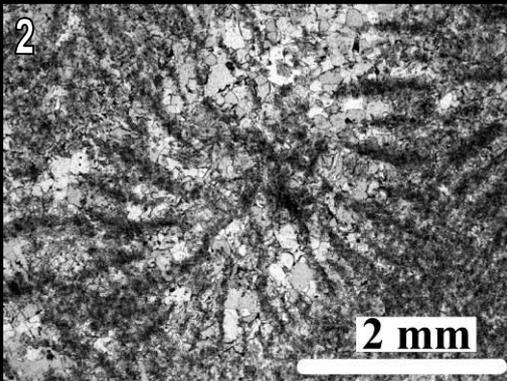
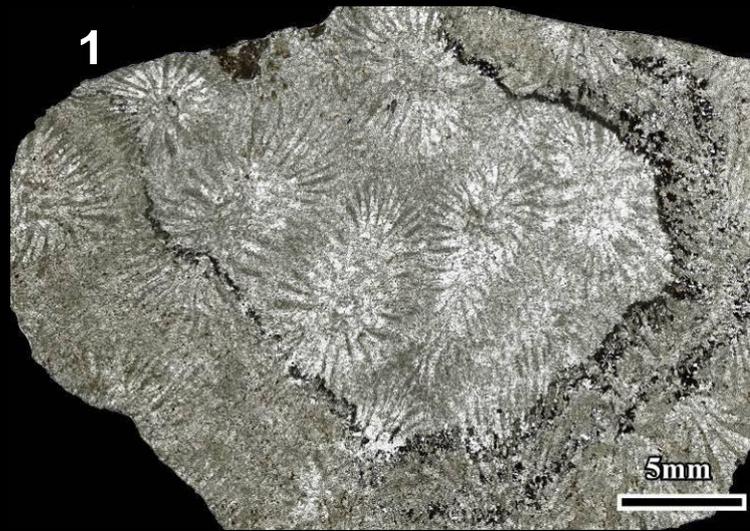
*Stylina aff. ceriomorpha* d'Ankotoboka (Betioky, Madagascar – BET 5-1)

- 1: Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque.
- 2 : section transversale d'un calice.
- 3 : Microstructure des éléments radiaires.

*Stylina aff. ceriomorpha* d'Ankotoboka (Betioky, Madagascar –6-24)

- 4 : Partie supérieure de la colonie, vue d'ensemble.
- 5 et 6 : Vues latérales de la colonie.

Planche 25



## Planche 26

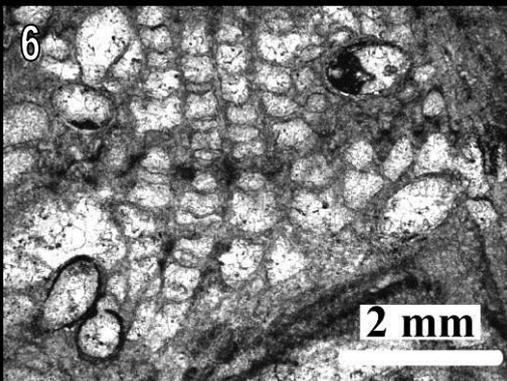
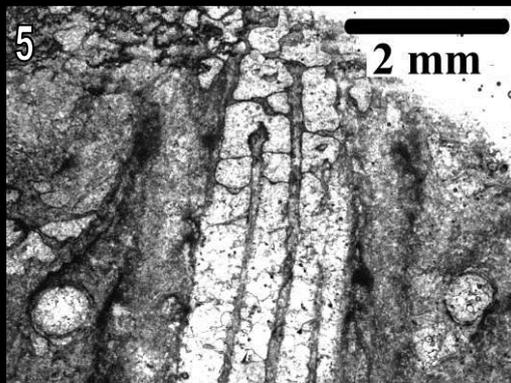
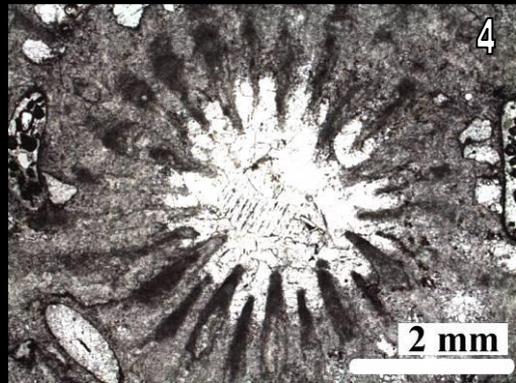
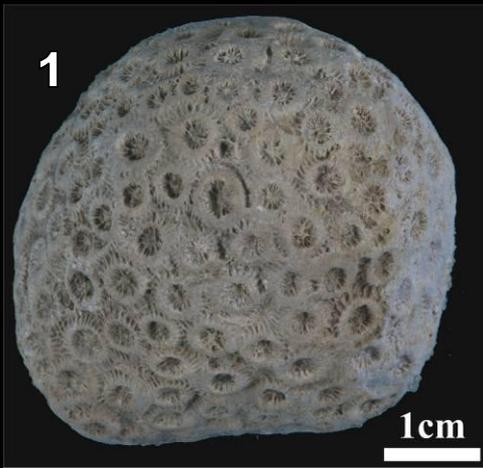
*Stylina sp. 1* de Betioky (Madagascar – BET 37-9)

- 1 : Partie supérieure de la colonie, vue d'ensemble.
- 2 : Vue latérale de la colonie.
- 3 : Détail de la surface de la colonie. Les calices sont circonscrits par des murailles épaisses et saillantes, les côtes subconfluentes ou confluentes sont remarquables.
- 4 : Section transversale distale d'un calice montrant les éléments radiaires et la périthèque.
- 5 : Section longitudinale d'un calice montrant la périthèque et l'endothèque. Les bioimmurations des vers sont remarquables dans la périthèque.
- 6 : Section longitudinale peu oblique de la périthèque. Les bioimmurations des vers sont remarquables dans la périthèque.

*Stylina sp. 2* de Caquerelle (Jura Suisse– CAQ A)

- 7 : Vue latérale de la colonie.
- 8 : Section longitudinale de la colonie.

Planche 26

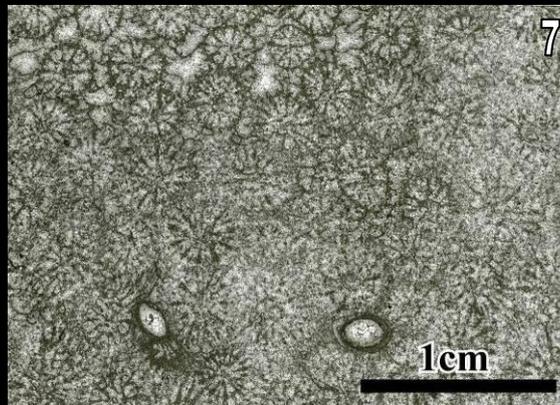
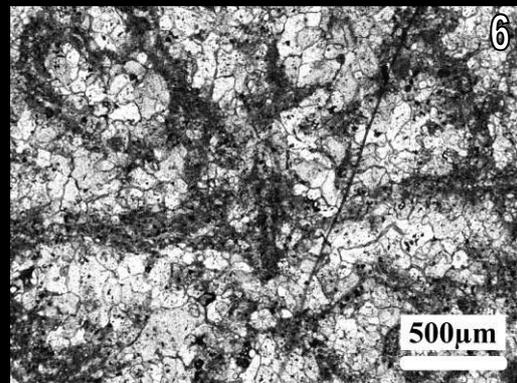
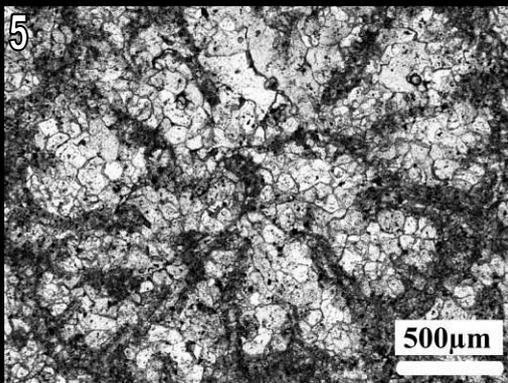
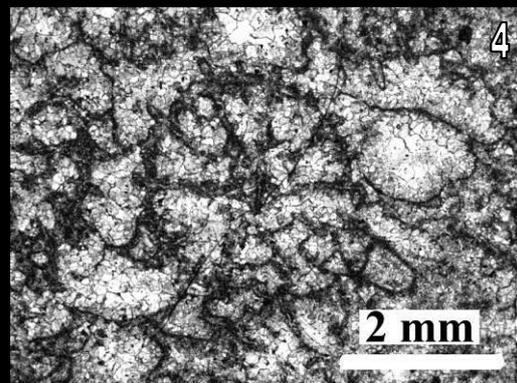
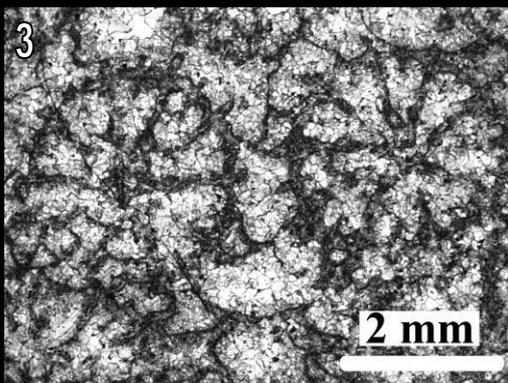


## **Planche 27**

*Pseudocoeniopsis longiseptata* de Mailly-le-Château (Bourgogne, France – MLC)

- 1** : Vue de la surface tronquée de la colonie montrant les calices et la périthèque.
- 2** : Détail de la surface de la colonie.
- 3 et 4** : Sections transversales des calices et de la périthèque.
- 5 et 6** : Détails des calices, des éléments radiaires et de la columelle.
- 7** : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque. Remarquer les deux traces de cryptobiontes indéterminés.

Planche 27



## **Planche 28**

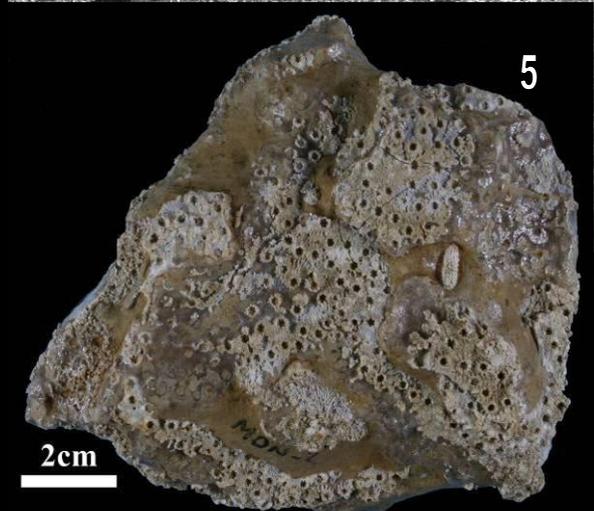
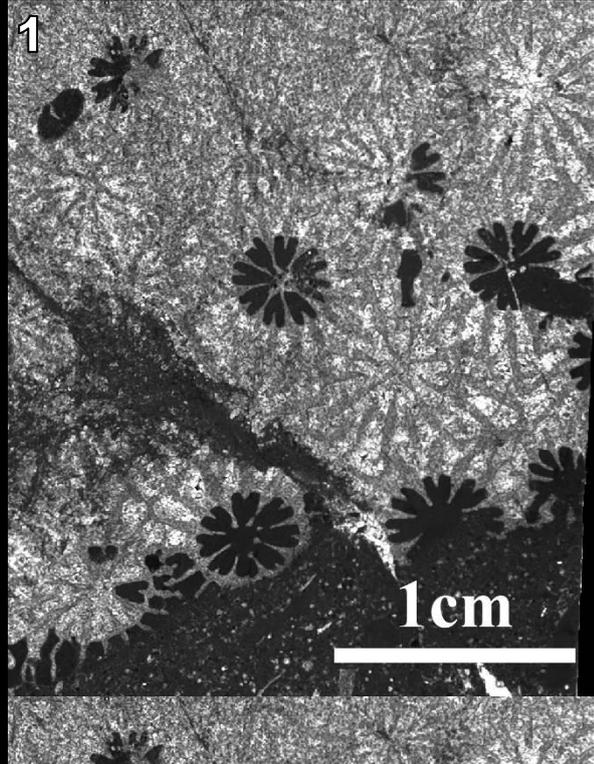
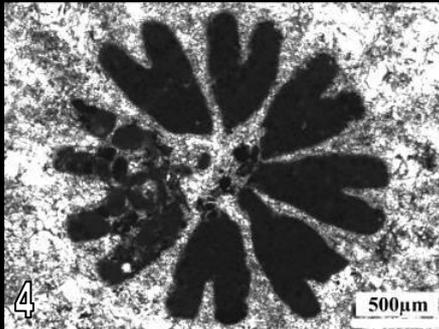
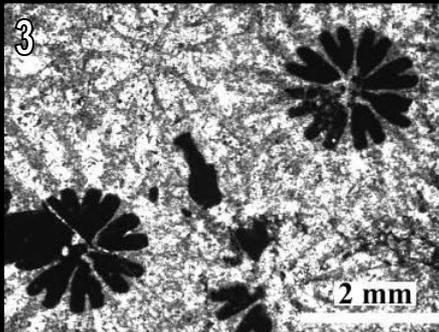
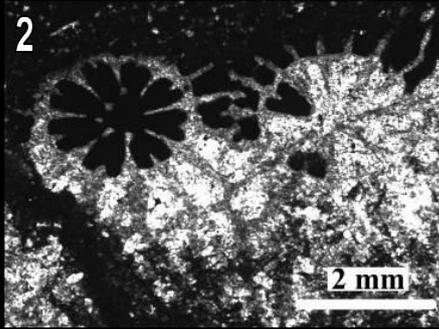
*Pseudocoeniopsis* sp. de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France – BLP 22.33)

- 1** : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque.
- 2 et 3** : Sections transversales des calices.
- 4** : Section transversale d'un calice montrant une columelle pariétale.

*Pseudocoenia fallax* de Montfaucon 2 (Jura Suisse – CGH-E V1 3)

- 5** : Vue de la surface supérieure de la colonie.
- 6** : Détail de la surface supérieure de la colonie montrant une périthèque costulée.
- 7** : Section transversale d'un groupe de calices sur la surface supérieure de la colonie.

Planche 28

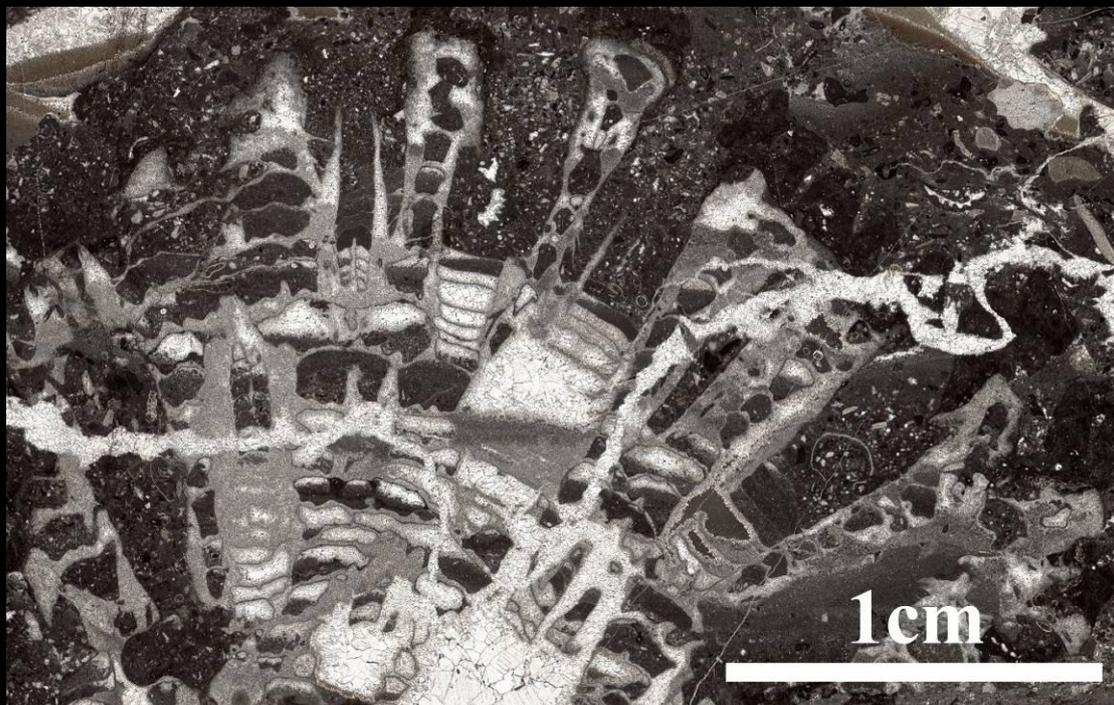
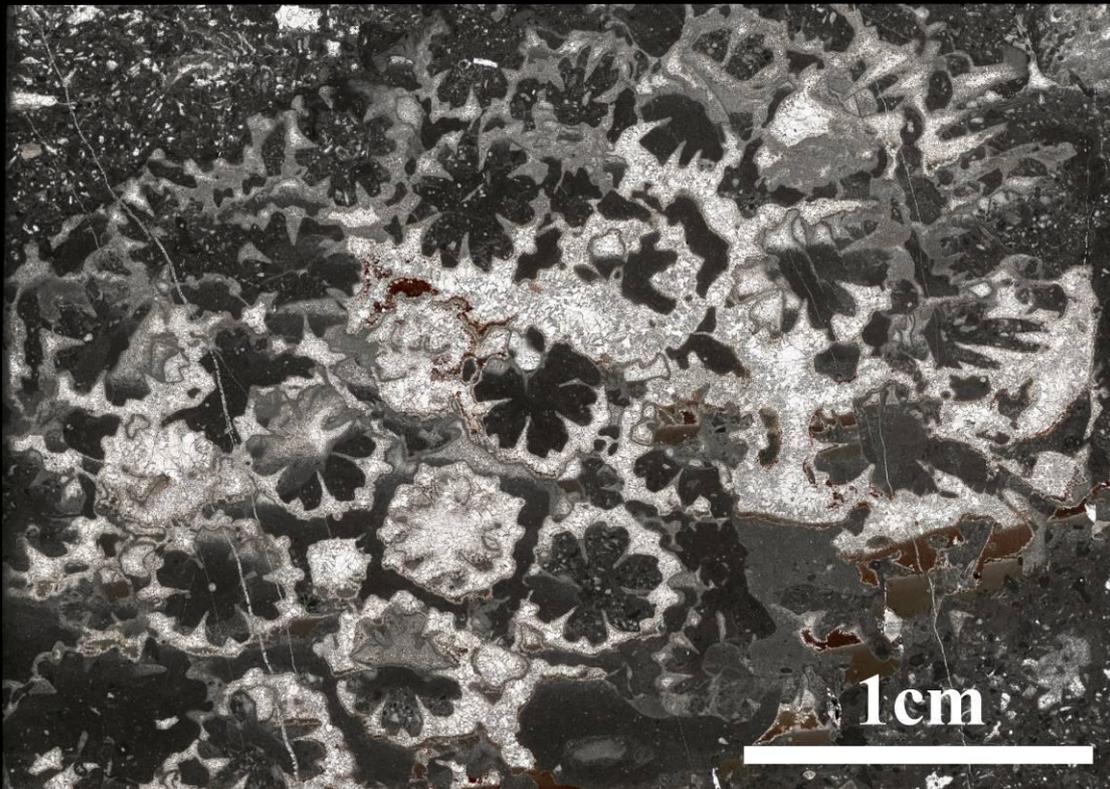


## **Planche 29**

*Pseudocoenia hexaphyllia* de Cap Ghir (Maroc – CGH-E V1 3)

- 1** : Section transversale d'un groupe de calices et de leur périthèque.
- 2** : Section longitudinale d'un groupe de calices montrant l'endothèque tabulaire, les murailles et la périthèque également tabulaire.

Planche 29



### **Planche 30**

*Pseudocoenia limbata* de Dompcevrin (Meuse, France – DOM9)

**1 et 2** : Vues latérales de la colonie.

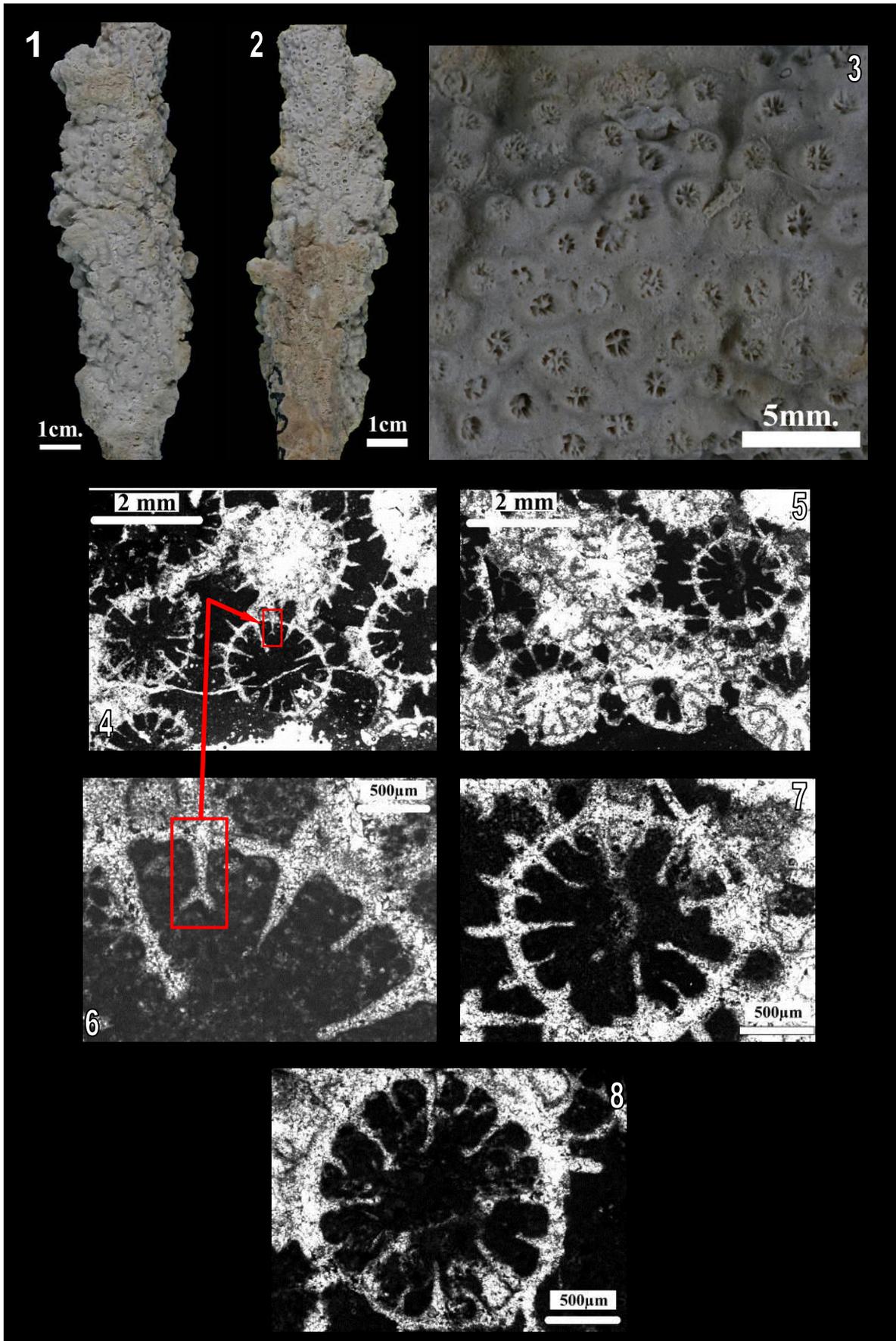
**3** : Surface de la colonie montrant les polypiérites et la périthèque.

**4 et 5** : Sections transversales des calices. La présence d'auricule fourchu en section transversale est rare chez *Pseudocoenia*. (cadres rouges)

**6** : Détail de la photo 4 montrant des septes S1 à bords latéraux granulés et bords internes ornés d'auricules de forme rhopaloïde/claviforme. Notez la présence (rare chez *Pseudocoenia*) de l'auricule koutaliforme sur le bord interne d'un septes S2 et les chambres interseptales en forme de boîte.

**7 et 8** : Sections transversales des calices avec les septes S1 ornées aux bords internes par les auricules en section rhopaloïde/claviforme ou podoïde. La muraille semble être une paraseptothèque.

Planche 30



### **Planche 31**

*Pseudocoenia limbata* de Pagny-sur-Meuse (Meuse, France – PAG14)

**1 et 2** : Sections transversales des calices et de la périthèque.

*Pseudocoenia limbata* de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGE 5a)

**3 et 4** : Sections transversales des calices et de la périthèque.

*Pseudocoenia limbata* de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France – BLP22.27)

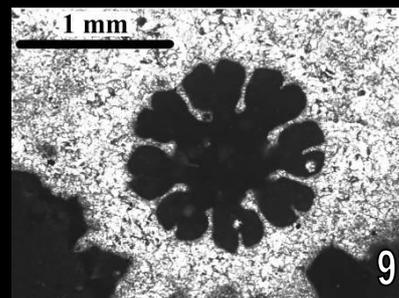
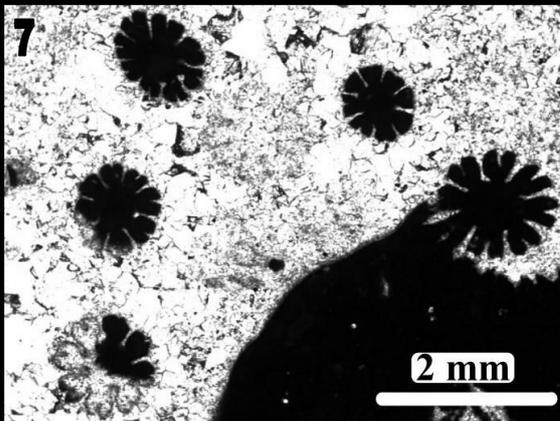
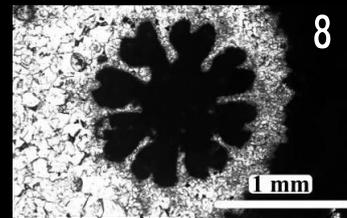
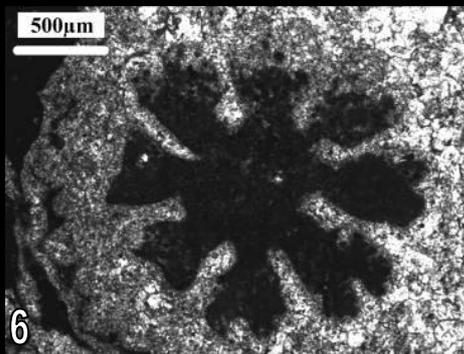
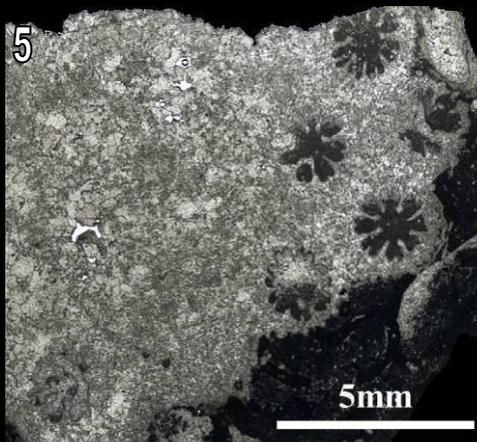
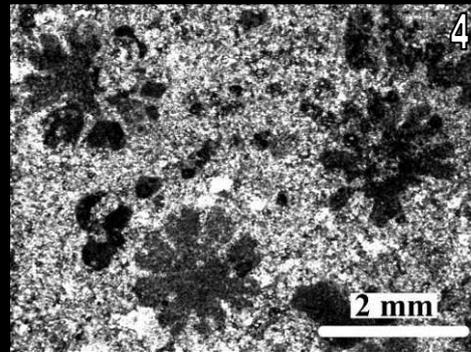
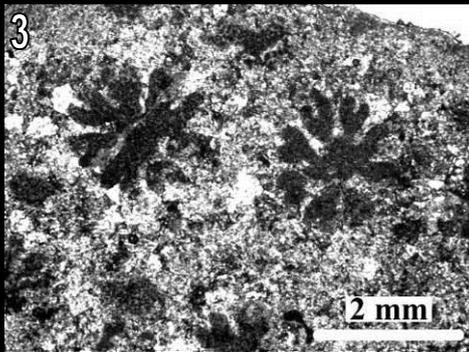
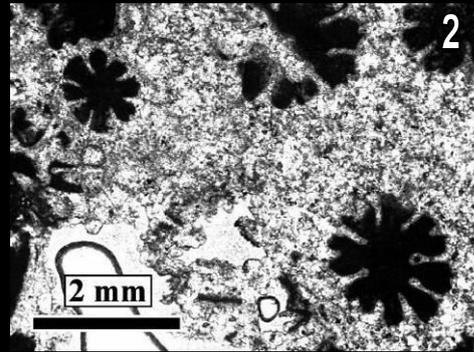
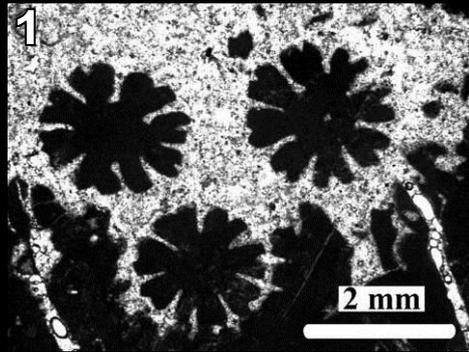
**5 et 6** : Sections transversales d'un groupe de calices et détail d'un de ces calices.

*Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France – PPA1194O)

**7** : Sections transversales d'un groupe de calices.

**8 et 9** : Sections transversales des calices.

Planche 31



## **Planche 32**

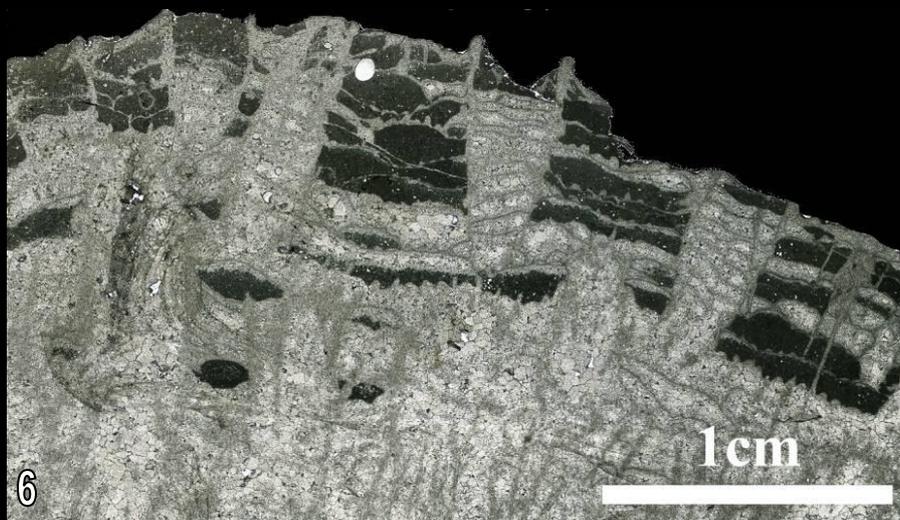
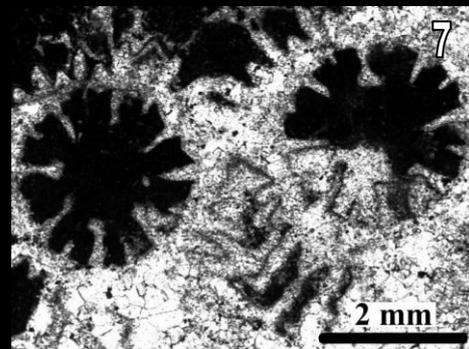
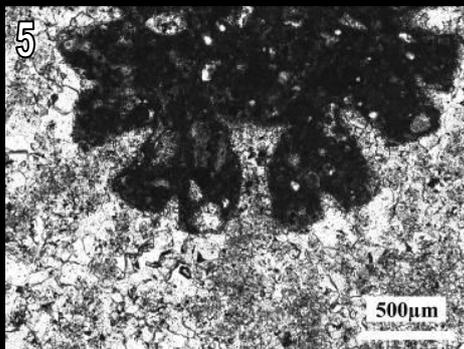
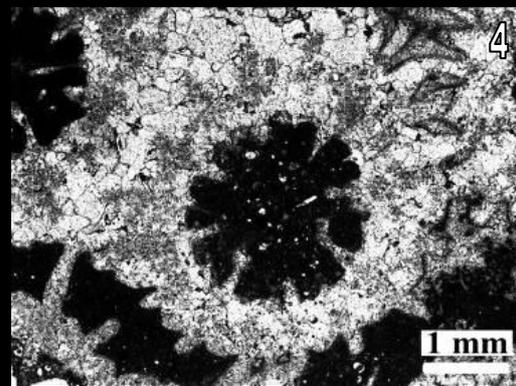
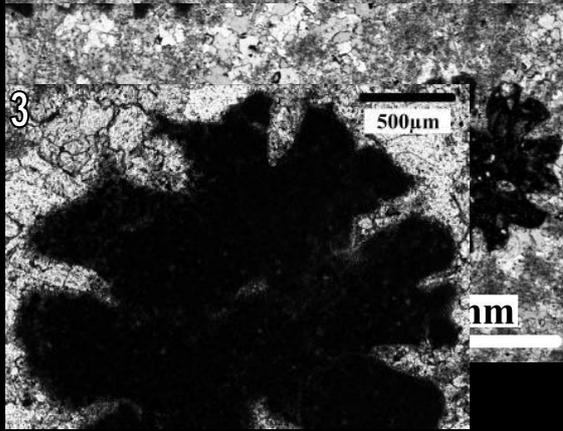
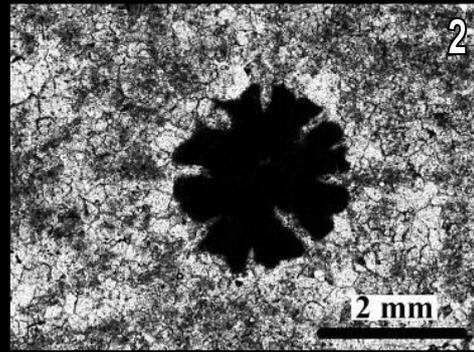
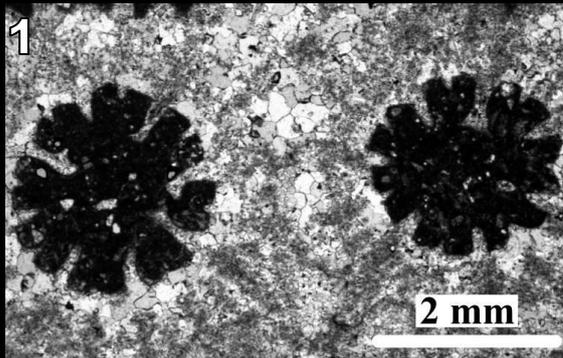
*Pseudocoenia decipiens* de Sorcy, (Meuse, France – SOR101)

- 1** : Sections transversales des calices.
- 2** : section transversale d'un calice montrant des septes et des chambres interseptales de forme particulière.
- 3** : Détail du même calice.
- 4** : Section transversale d'un calice montrant une muraille paraseptothécale épaisse.
- 5** : Détail de la section transversale d'un calice avec l'auricule en forme de T et les chambres interseptales en forme de boîtes.
- 6** : Section longitudinale d'un groupe de calices et de leur périthèque.

*Pseudocoenia decipiens* de Sorcy, (Meuse, France – SOR125)

- 7** : Section transversale des calices et de la périthèque.

Planche 32



### Planche 33

*Pseudocoenia decipiens* de Sorcy, (Meuse, France – SOR125)

**1** : Section longitudinale d'un groupe de calices et de leur périthèque.

*Pseudocoenia decipiens* de Saint-Germain-sur-Meuse (Meuse, France – SGEd1b)

**2 et 3** : Sections transversales des calices.

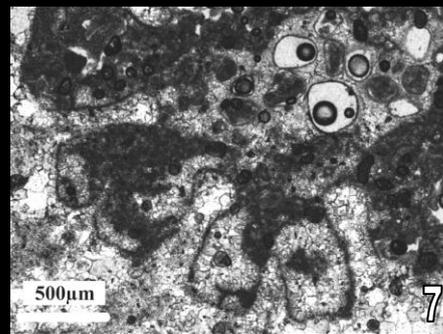
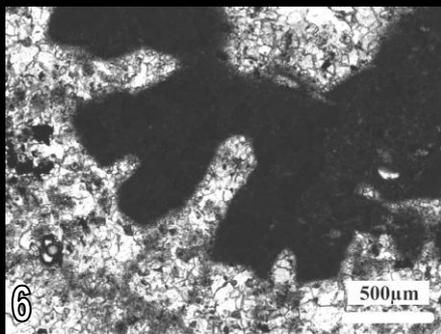
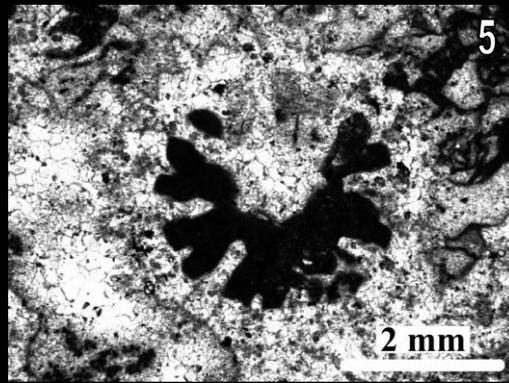
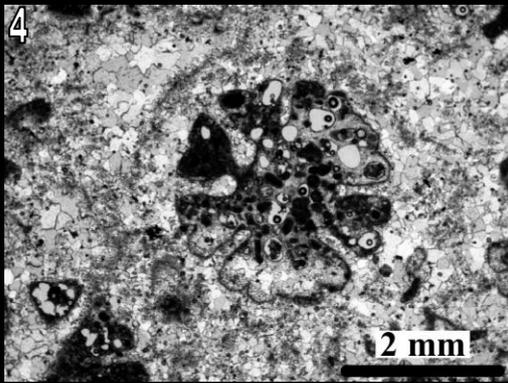
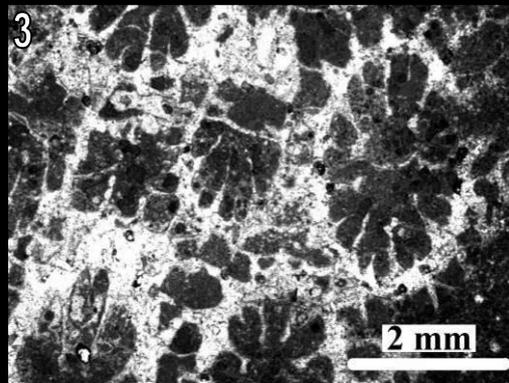
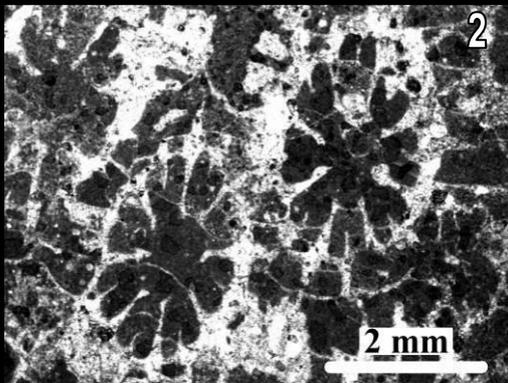
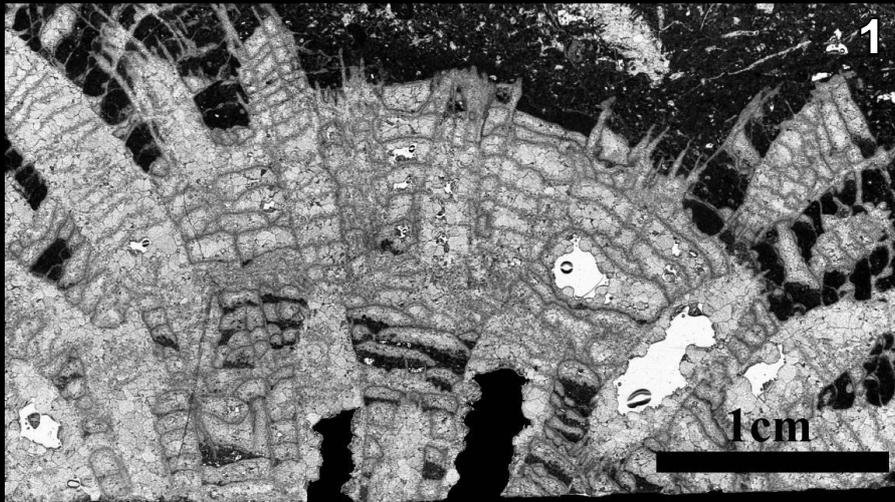
*Pseudocoenia decipiens* de Dompcevrin (Meuse, France – DOM1)

**4 et 5** : Sections transversales des calices. Notez les chambres interseptales réunies dans la photo 4.

**6** : Septe S1 orné d'une auricule lancéolée.

**7** : Septes S1 ornés sur leurs bords internes par des auricules rhopaloïdes.

Planche 33

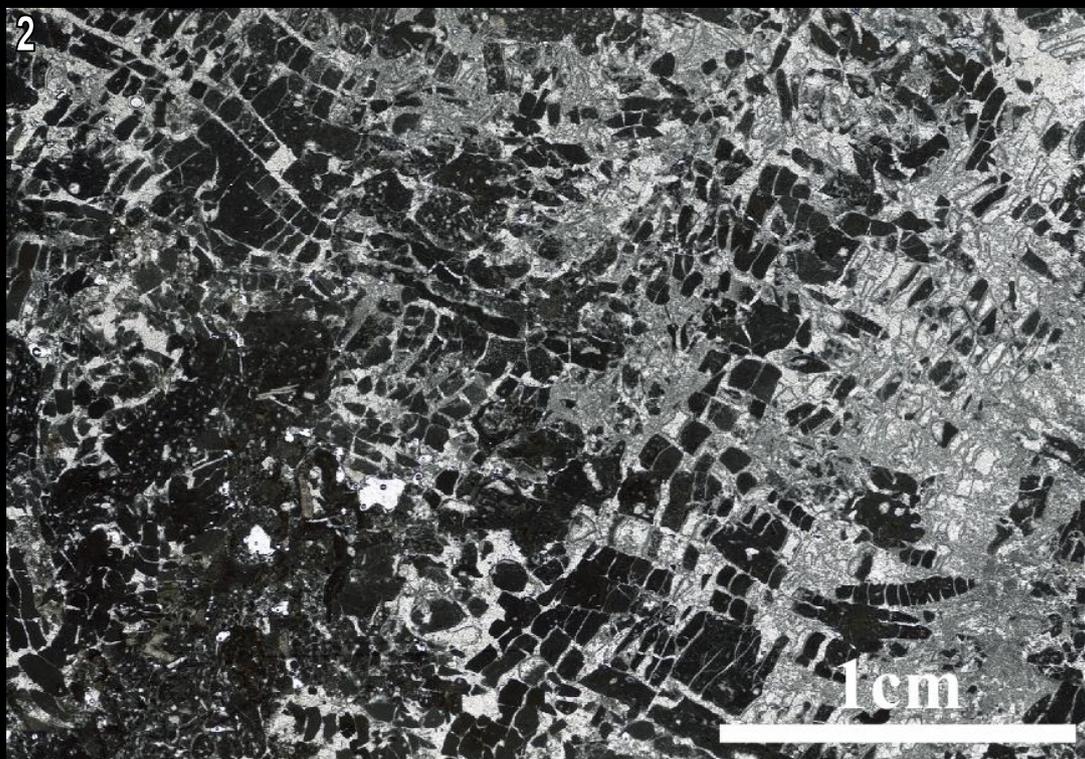
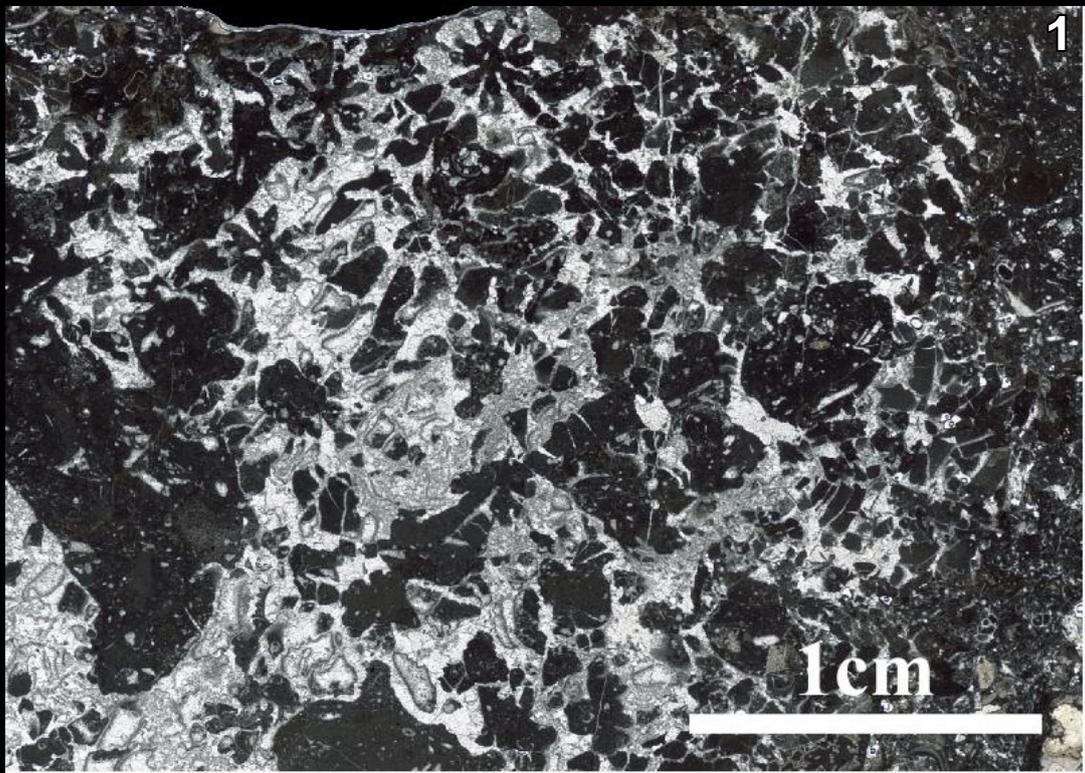


### **Planche 34**

*Pseudocoenia decipiens* de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, France – BLP15B.28)

- 1 : Section transversale d'un groupe de calices.
- 2 : section longitudinale d'un groupe de calices.

Planche 34

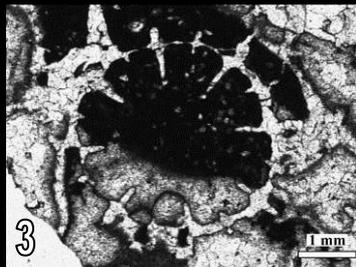
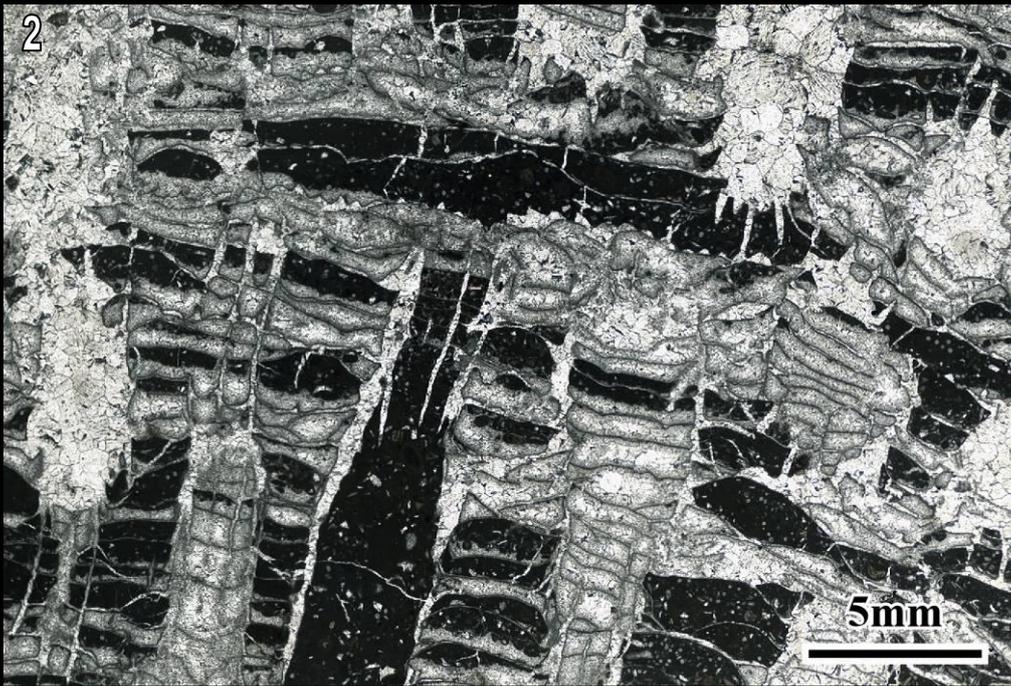
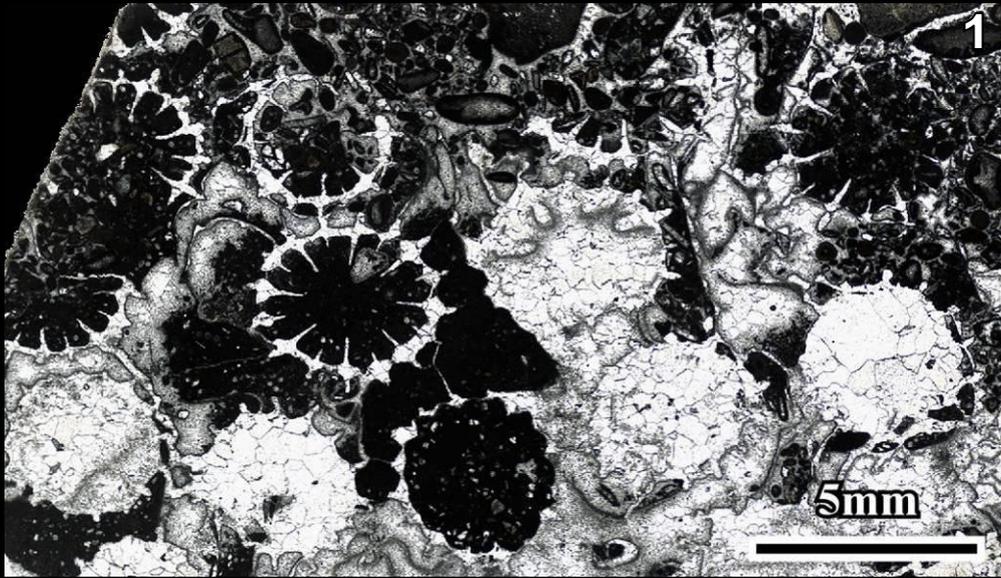


### **Planche 35**

*Pseudocoenia fromenteli* de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France – BLP17Q)

- 1** : Section transversale d'un groupe de calices.
- 2** : Section longitudinale d'un groupe de calices et de leur périthèque.
- 3** : Section transversale d'un calice.

Planche 35

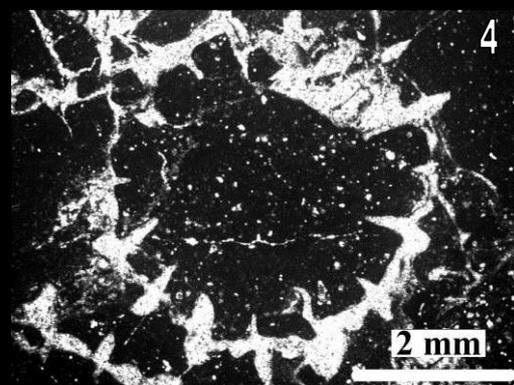
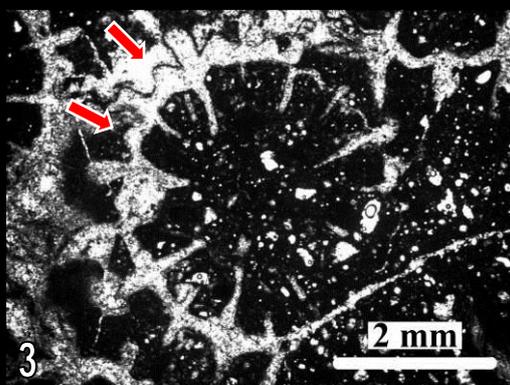
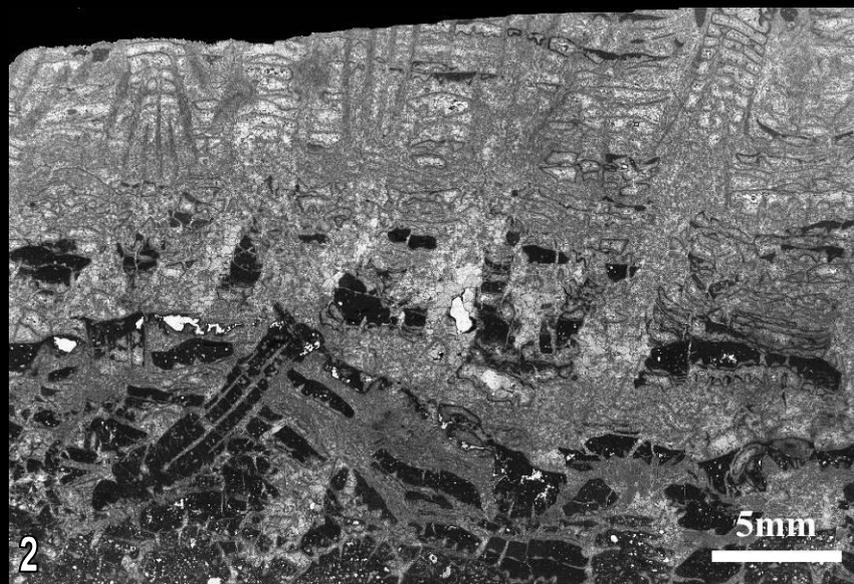
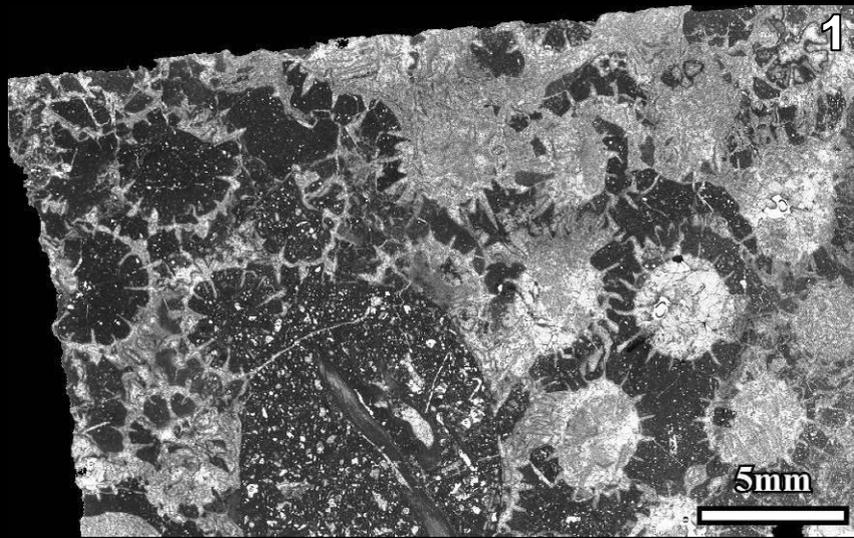


### **Planche 36**

*Pseudocoenia fromenteli* de Bure (Meuse, France – PPA1140AQ)

- 1** : Section transversale d'un groupe de calices et de leur périthèque.
- 2** : Section longitudinale d'un groupe de calices et de leur périthèque.
- 3 et 4** : Sections transversales des calices. Notez la présence des exocôtes entre les côtes (flèche rouge) et de la muraille paraseptothécale sur la photo 3.

Planche 36



### Planche 37

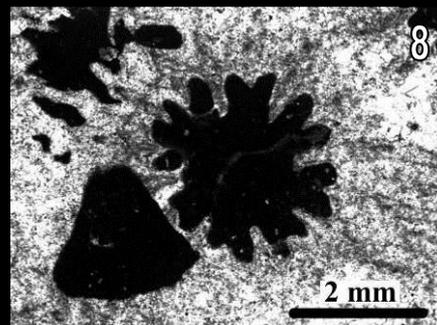
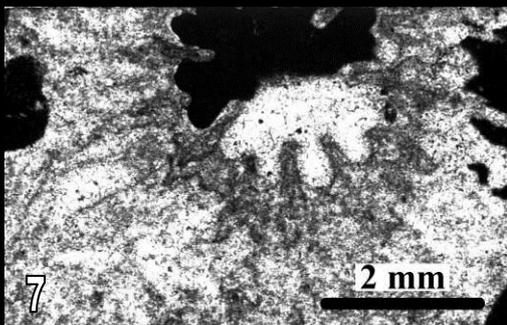
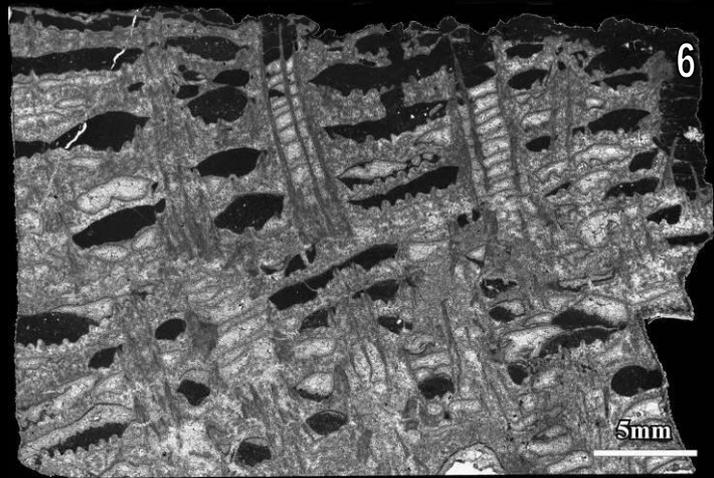
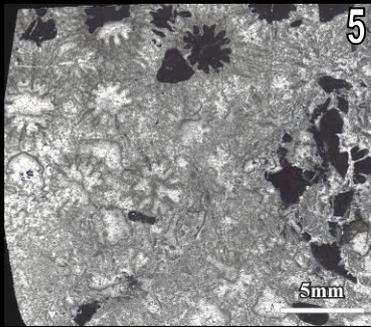
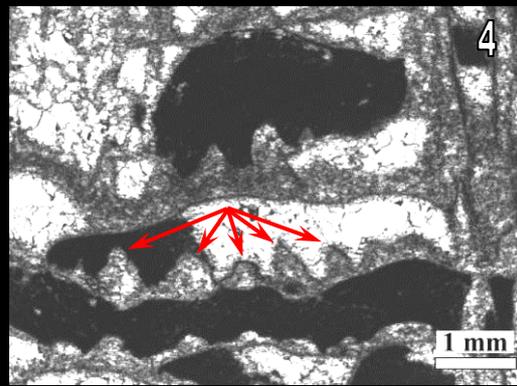
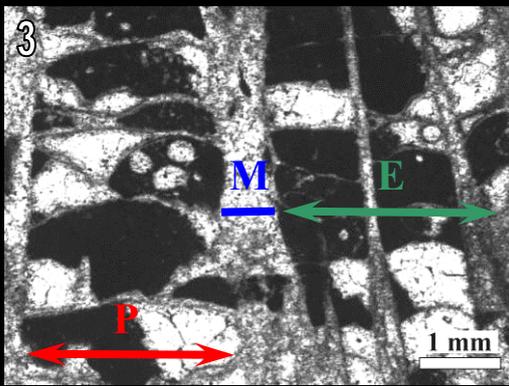
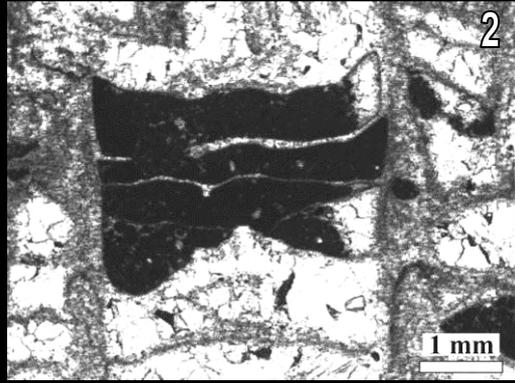
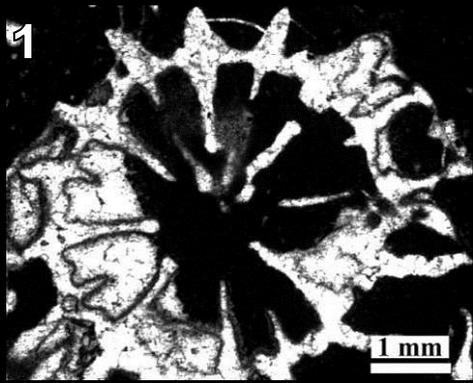
*Pseudocoenia fromenteli* de Bonnevaux-le-Prieuré (Doubs, Franche-Comté, France – BLP2036)

- 1 : Section transversale d'un calice.
- 2 : Section longitudinale de l'endothèque tabulaire, de la muraille et d'une petite partie de la périthèque.
- 3 : Section longitudinale d'une partie de l'endothèque, de la muraille et de la périthèque (avec dissépinements vésiculeux). (E : endothèque ; M : muraille ; P : périthèque)
- 4 : section longitudinale de la périthèque avec les planchers ondulés (costulée) par les côtes indiquées par les flèches rouge).

*Pseudocoenia baltovensis* de Sorcy-Saint-Martin (Meuse, France – SOR135)

- 5 : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque.
- 6 : Section longitudinale d'un groupe de calices et de la périthèque
- 7 et 8 : Détails des sections transversales des calices.

Planche 37



### Planche 38

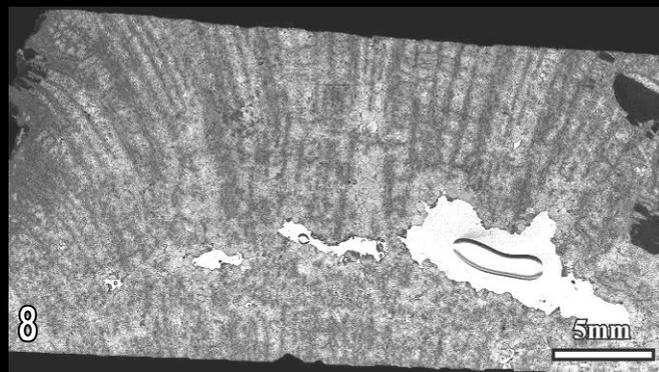
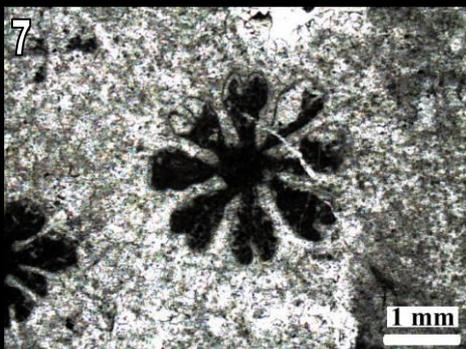
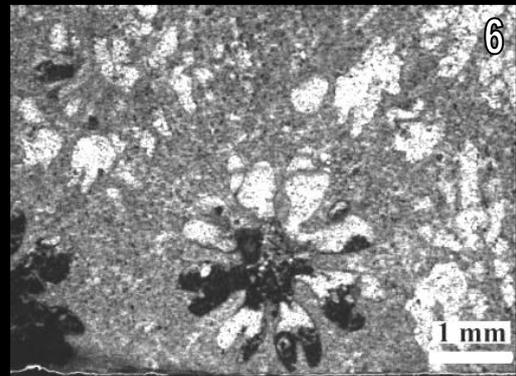
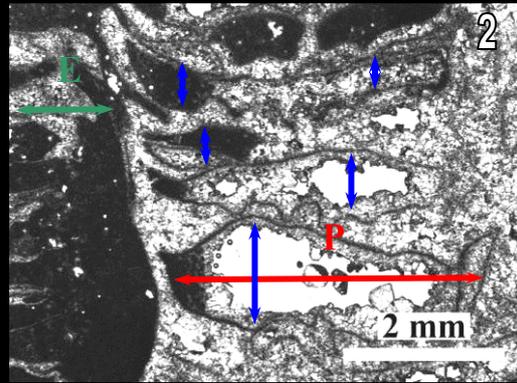
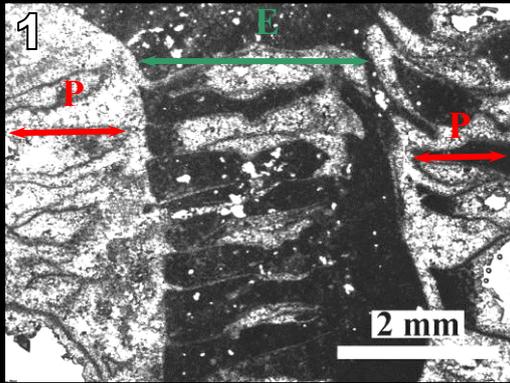
*Pseudocoenia fromenteli* de Euville (Meuse, France – EUV37)

- 1** : Section longitudinale de l'endothèque et de la périthèque. (E : endothèque ; P : périthèque)
- 2** : Section longitudinale de l'endothèque et de la périthèque. (Les flèches bleues montrent les hauteurs variables entre les planchers) (E : endothèque ; P : périthèque)

*Pseudocoenia* sp. de Dompcevrin (Meuse, France - DOM)

- 3** : Surface de la colonie, polypiérites et périthèque.
- 4** : Détail de la surface de la colonie.
- 5** : Détail d'un polypiérite.
- 6 et 7** : sections transversales des calices montrant les éléments radiaires et les auricules hastiformes.
- 8** : Section longitudinale d'un groupe de calices et de la périthèque.

Planche 38



### **Planche 39**

*Pseudocoenia* sp. de Dompcevrin (Meuse, France - DOM)

**1 et 2** : Sections transversales de calices montrant les éléments radiaires et des parties de la périthèque entre les calices. Les côtes fortes et développées sont remarquables chez cette espèce. Des vestiges de microstructure septale montrent des axes trabéculaires multiples (points sombres).

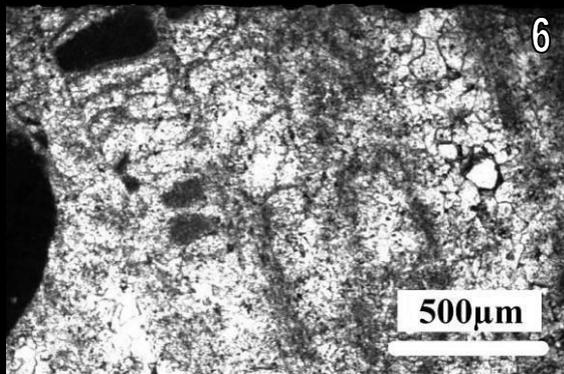
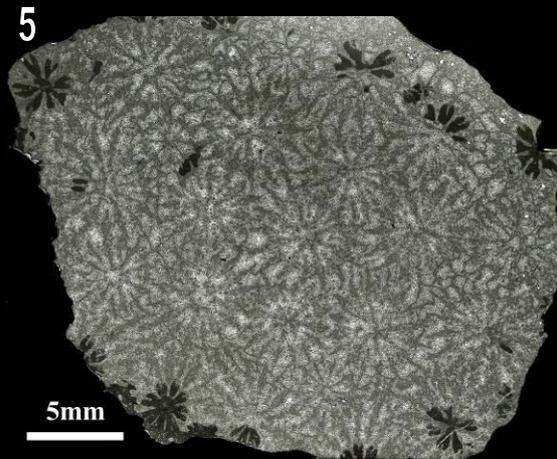
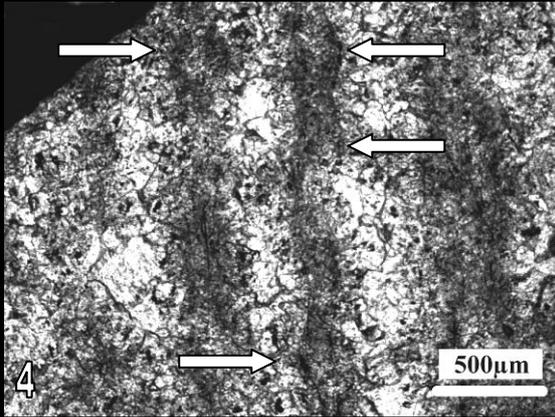
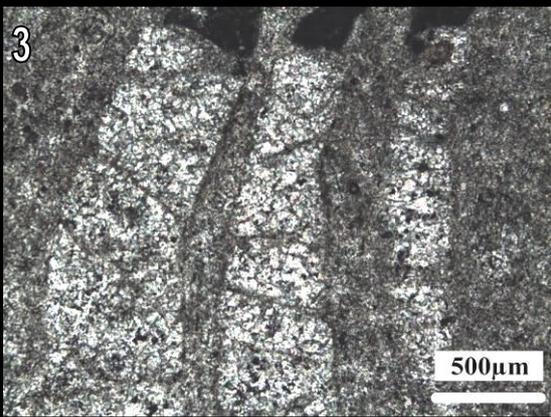
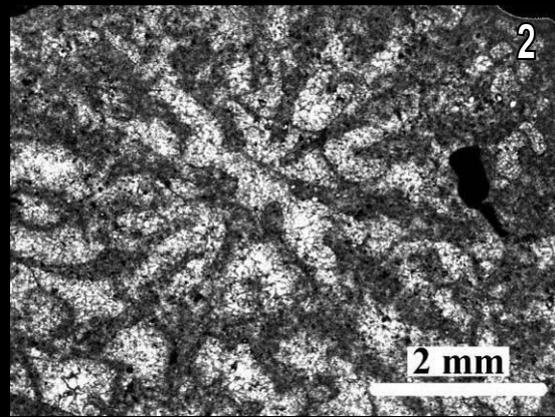
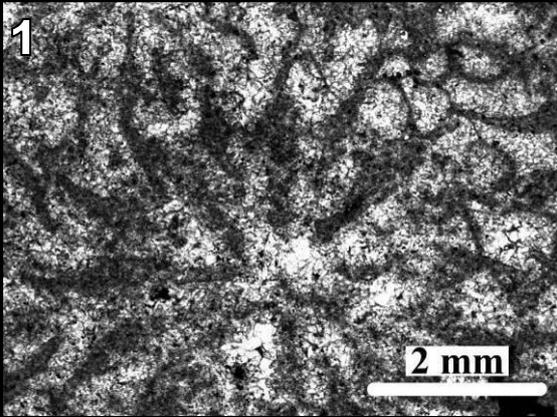
**3** : Section longitudinale de l'endothèque subtabulaire.

**4** : Section longitudinale des auricules hastiformes. Les flèches montrent les renflements périodiques (?).

**5** : Section transversale d'un groupe de calices.

**6** : Détail des calices et de la périthèque en section longitudinale.

Planche 39



## Planche 40

*Pseudocoenia* sp..de Bure (Meuse, France- PPA1158)

**1 et 2** : Sections transversales des calices. Les flèches montrent les bio-érosions des chambres interseptales qui peuvent être confondues chez ce spécimen avec des canaux.

**3** : Section longitudinale de l'endothèque subtabulaire d'un calice montrant la muraille et la périthèque constituées par des planchers et des vésicules de tailles variables. Les flèches montrent les coupes longitudinales des auricules hastiformes.

**4** : Section longitudinale de l'endothèque, de la muraille et de la périthèque.

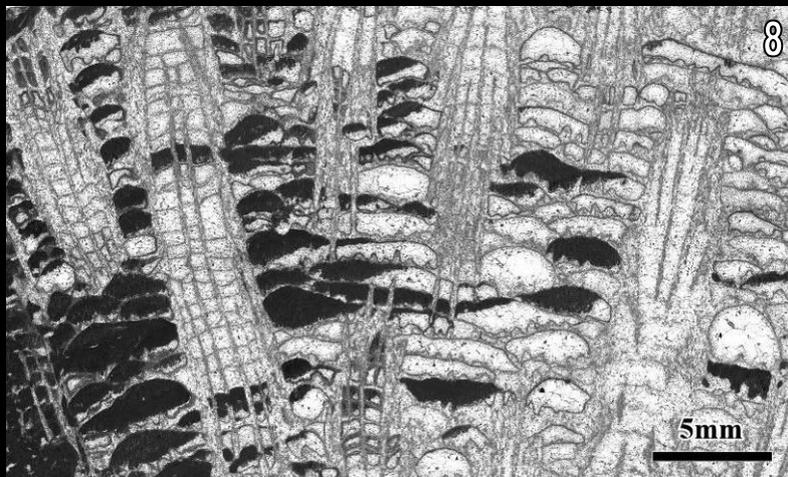
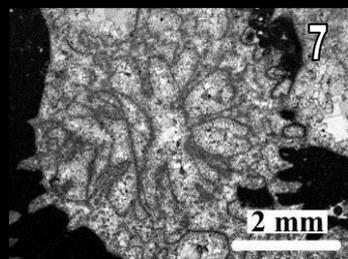
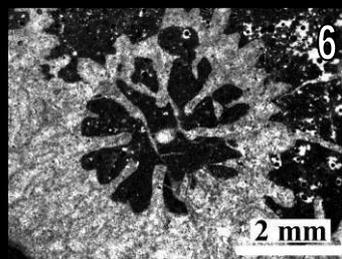
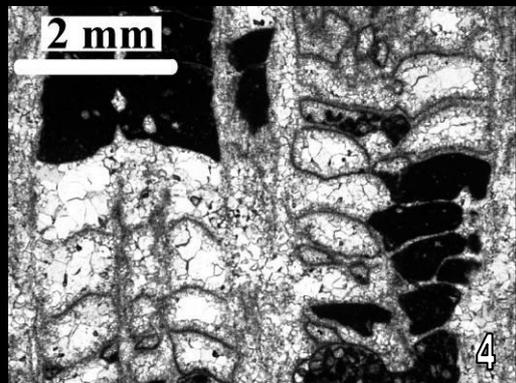
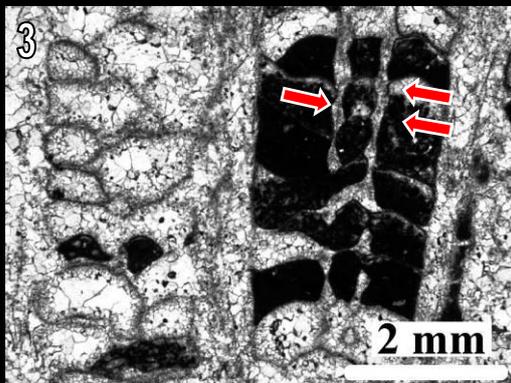
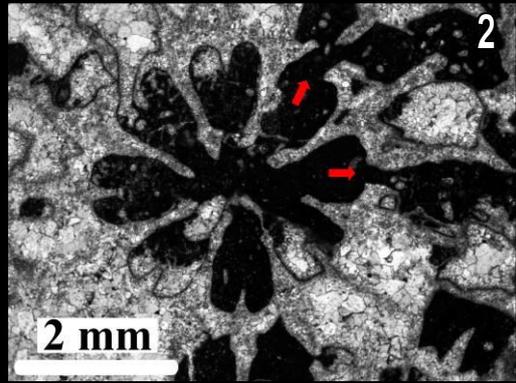
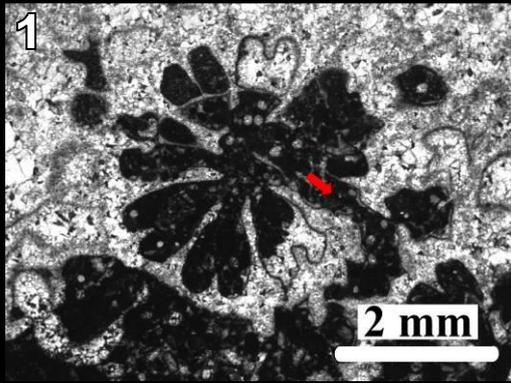
*Pseudocoenia suboctionis* de Roches-sur-Rognon (Haute Marne, Champagne-Ardenne, France – RSR L2A)

**5** : Surface de la colonie avec les côtes subconfluentes ou non-confluentes entre les calices.

**6 et 7** : Sections transversales des calices. Sur la photo 7, notez l'endothèque subtabulaire.

**8** : Section longitudinale d'un groupe de calices et de la périthèque.

Planche 40

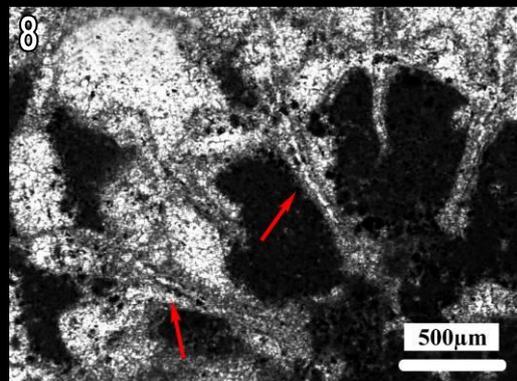
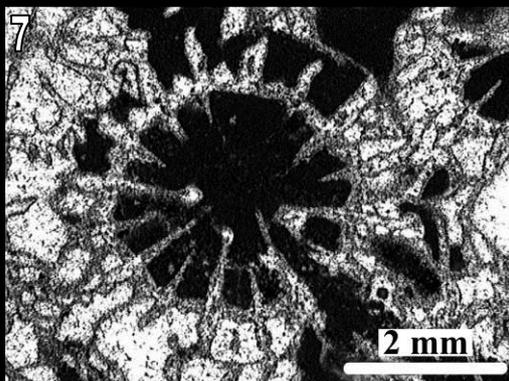
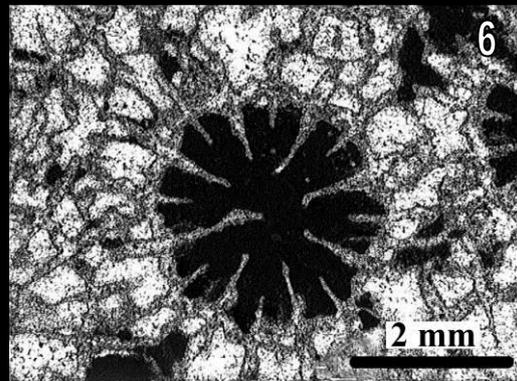
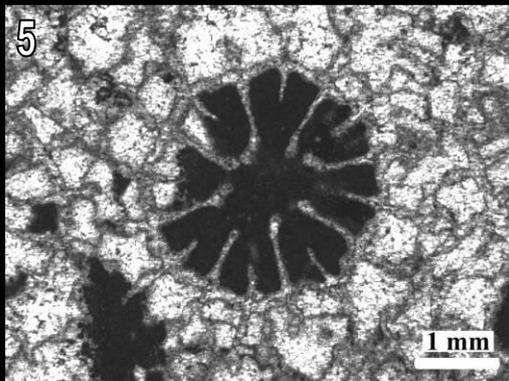
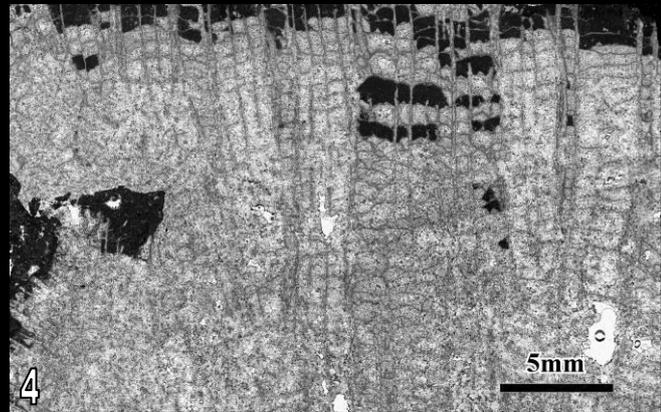
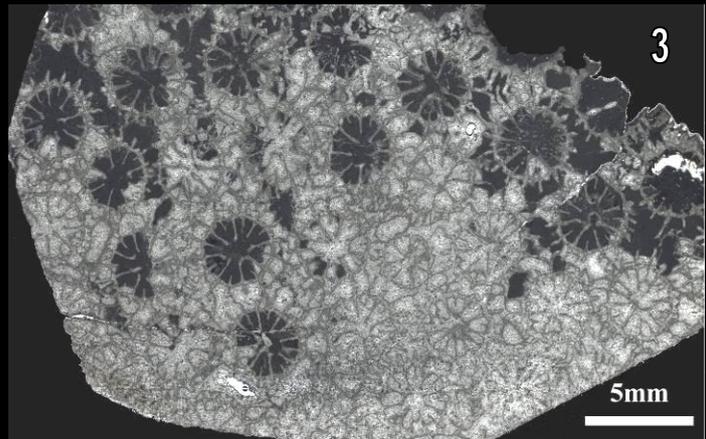
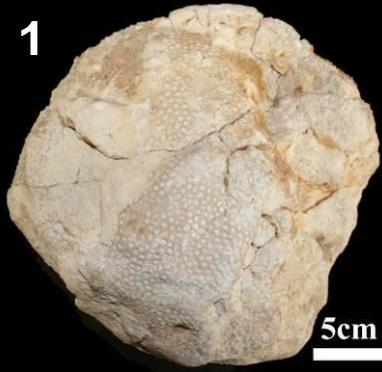


## Planche 41

*Pseudocoenia suboconis* de Sampigny (Meuse, France – SAM)

- 1 : Vue d'ensemble de la colonie.
- 2 : Détail de la surface de la colonie.
- 3 : Section transversales d'un groupe de calices et de la périthèque.
- 4 : Section longitudinale d'un groupe de calices (avec l'endothèque et les murailles) et de la périthèque.
- 5-7 : Sections transversales des calices. Sur la photo 5, notez le calice polygonal avec ses septes anastomosés. La photo 6 montre l'un des septes avec auricule de section podoïde.
- 8 : Détail de la section transversale d'un calice pourvu de septes montrant une ligne claire médiane.

Planche 41



## Planche 42

*Pseudocoenia suboconis* de Caquerelle (Jura Suisse – CAQB)

- 1 : Vue d'ensemble de la colonie.
- 2 : Détail de la surface de la colonie avec les polypiérites et la surface de la périthèque costulée.
- 3 : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque.
- 4 : Section longitudinale d'un groupe de calices (avec endothèque et muraille) et de la périthèque.

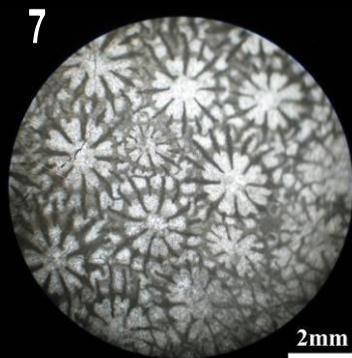
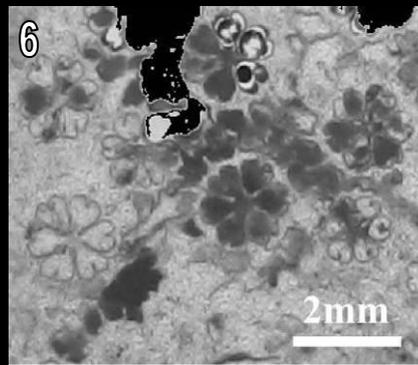
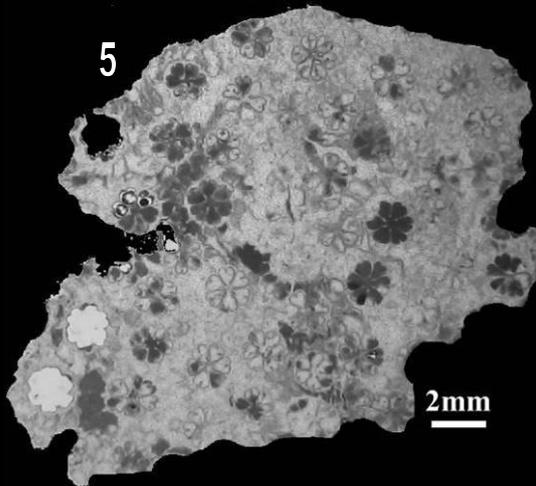
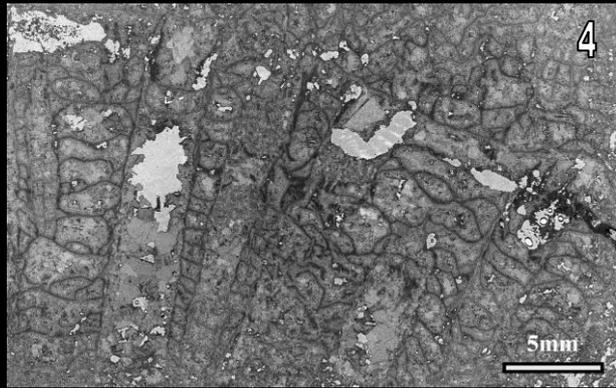
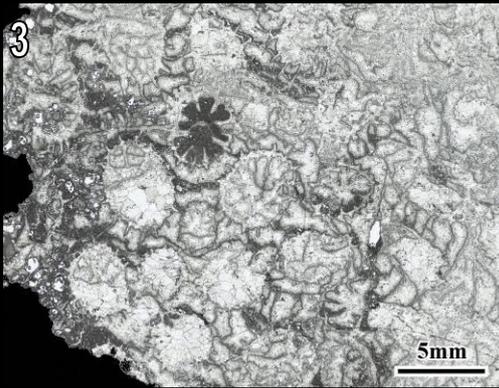
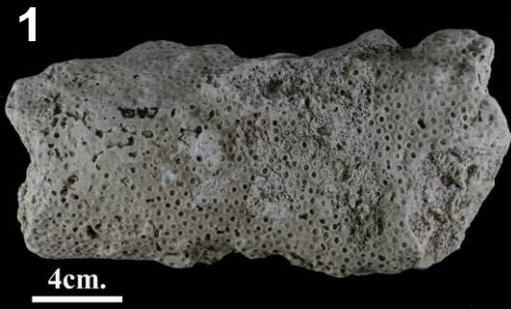
*Pseudocoenia slovenica* de Haushi (Oman – R 41308)

- 5 : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque.
- 6 : Détail de la section transversale des calices.

*Pseudocoenia radisensis* de Jibal Haghhab (Émirats Arabes Unis – R41994a)

- 7 : Section transversale des calices et de la périthèque.

Planche 42



### **Planche 43**

*Cyathophora bourgueti* de Caquerelle (Jura Suisse – CAQ J et CAQ C)

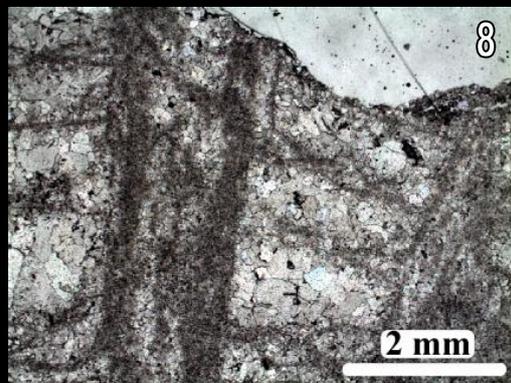
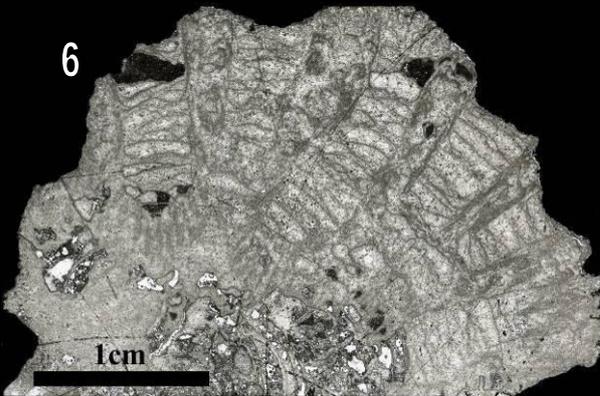
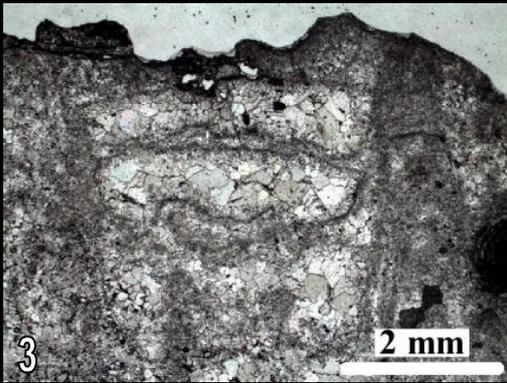
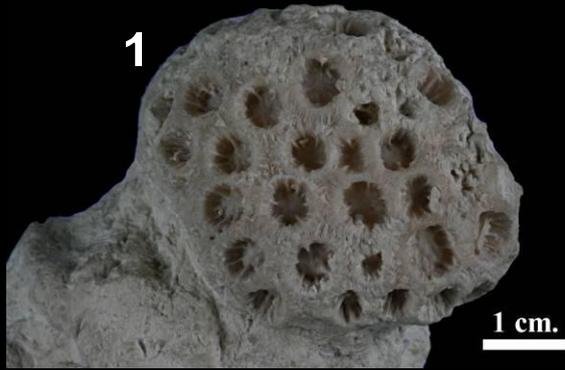
#### **CAQ J :**

- 1 : Vue de la partie supérieure de la colonie.
- 2 : Détail de la surface de la colonie montrant les calices, les éléments radiaires et la périthèque mince.
- 3 : Section longitudinale de l'endothèque tabulaire.

#### **CAQ C :**

- 4 : Vue de la partie supérieure de la colonie.
- 5 : Vue de la partie inférieure de la colonie.
- 6 : section longitudinale d'un groupe de calices (avec endothèque et muraille) et de leur mince périthèque.
- 7 : Détail de l'endothèque tabulaire en section longitudinale.
- 8 : Détail de l'endothèque, de la muraille et de la périthèque en section longitudinale.

Planche 43



## **Planche 44**

*Solenocoenia sexradiata* de Bure (Meuse, France – PPA1154E)

**1 et 2** : Sections transversales des calices.

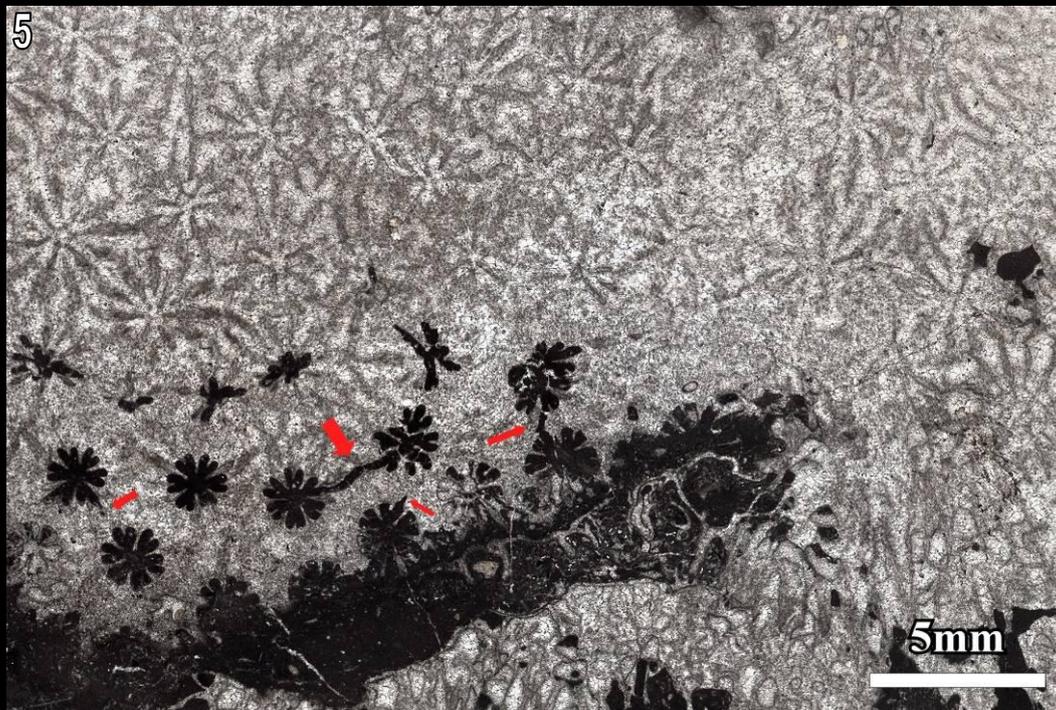
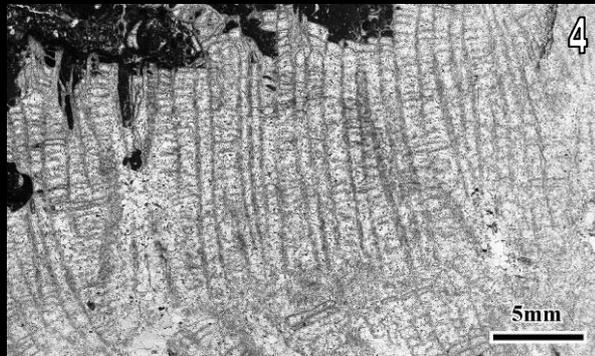
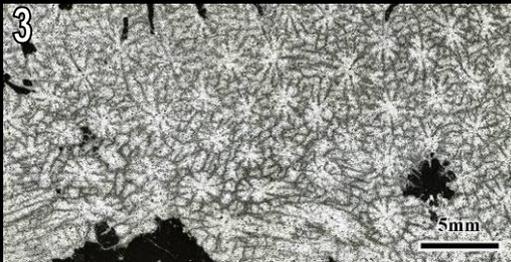
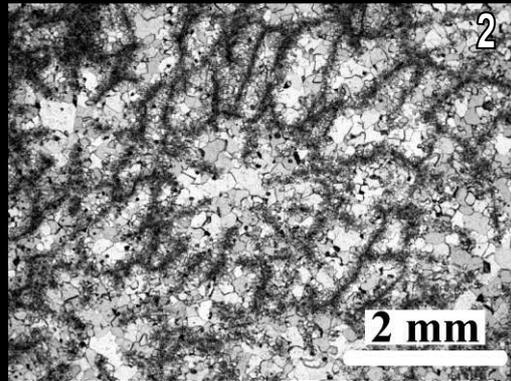
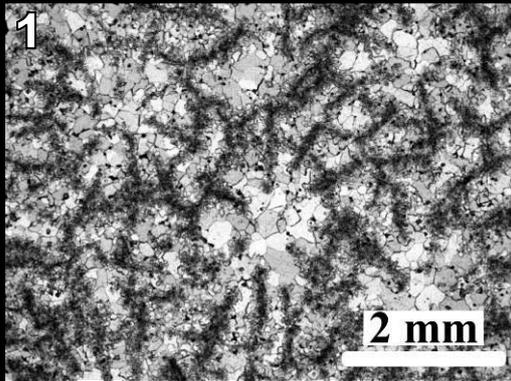
**3** : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque.

**4** : Section longitudinale d'un groupe de calices (avec endothèque et muraille) et de la périthèque.

*Solenocoenia gracilis* de Zwingen (Suisse Jura, Suisse – ZWI)

**5** : Section transversale d'un groupe de calices et de la périthèque. Les flèches montrent les canaux ou leurs amorces à la sortie des chambres interseptales.

Planche 44



## **Planche 45**

*Diplocoenia sp.1* de Saint-Ursanne (Jura Suisse – SURA3)

**1 et 2** : Sections transversales des calices.

**3** : Vue détaillée des septes et de l'endothèque subtabulaire montrant des planchers formant des anneaux.

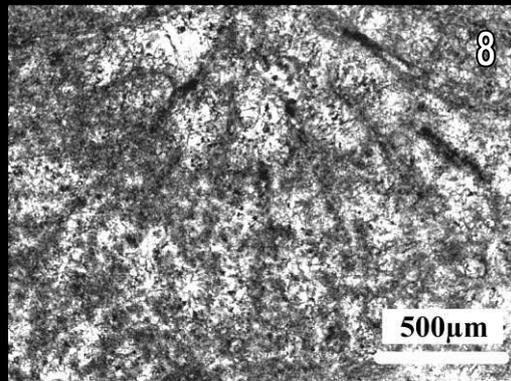
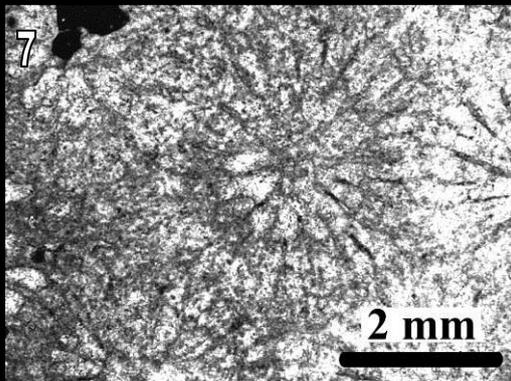
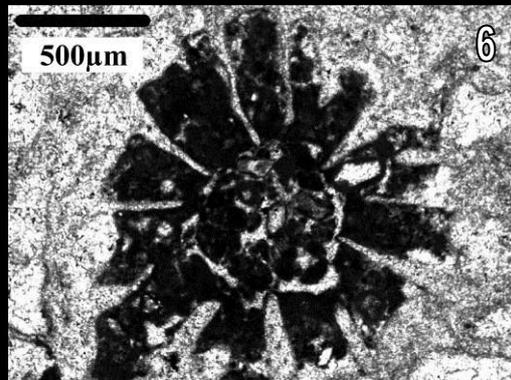
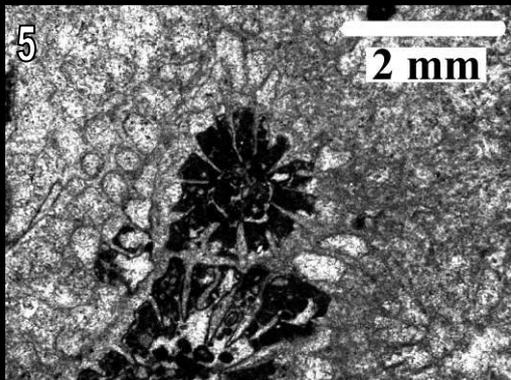
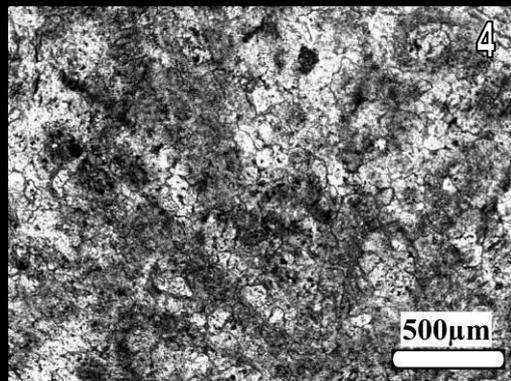
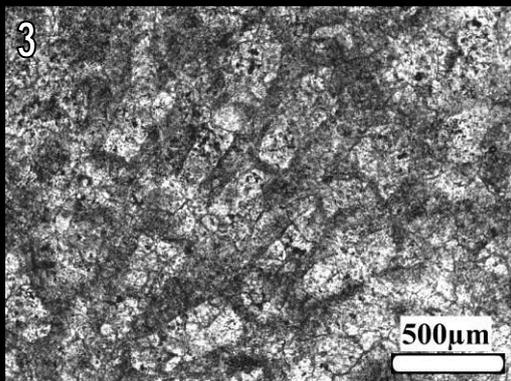
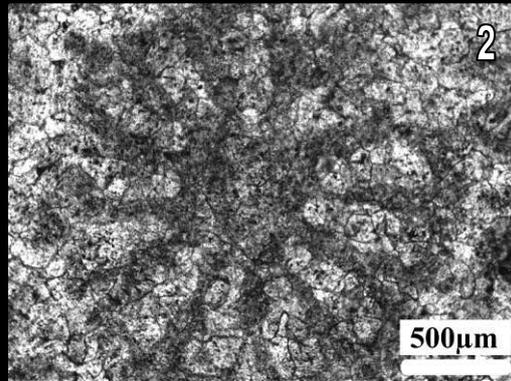
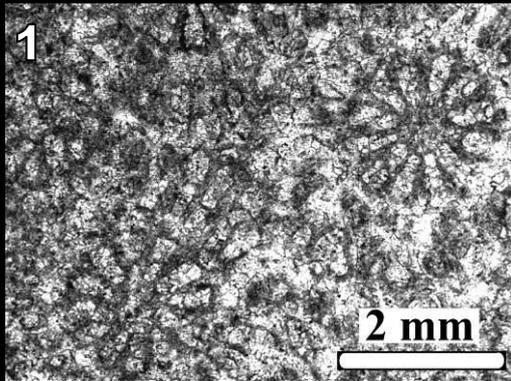
**4** : Vestiges de microstructure des éléments radiaires (?).

*Diplocoenia varia* de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar – BET24)

**5-7** : Sections transversales des calices.

**8** : Vestiges de microstructure des éléments radiaires.

Planche 45



## **Planche 46**

*Diplocoenia sp.2* de Ankotoboka (Betioky, Madagascar – BET6-36)

**1** : Vue de la partie supérieure de la colonie.

**2** : Vue latérale de la colonie.

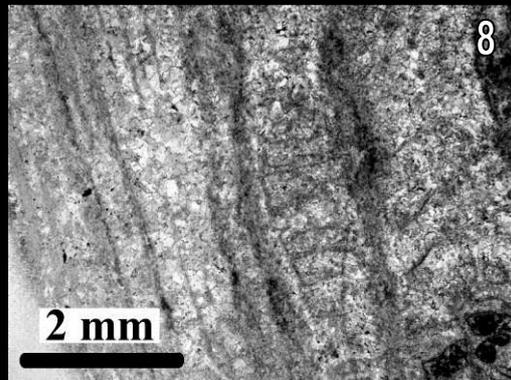
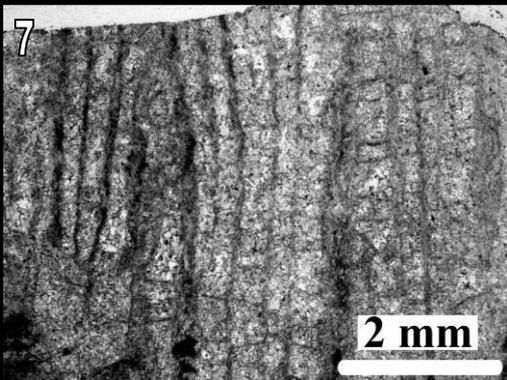
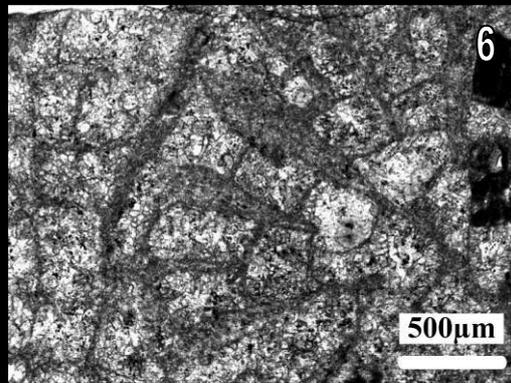
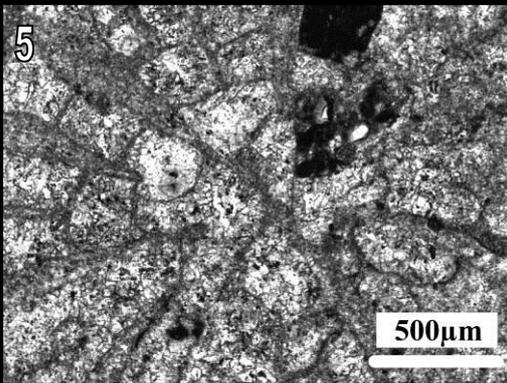
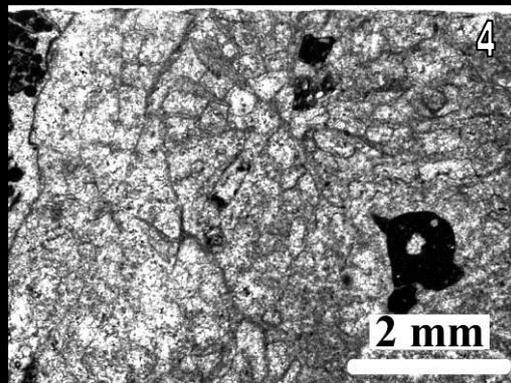
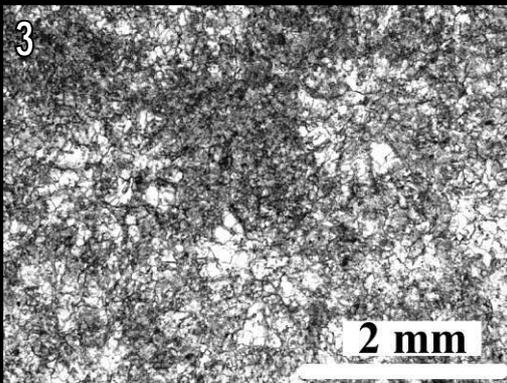
**3 et 4** : Sections transversales des calices.

**5** : Détail d'une section transversale montrant l'endothèque, la columelle et des éléments radiaires.

**6** : Détail de la partie située à l'extérieur de l'anneau endothécale de la photo précédente.

**7 et 8** : Sections longitudinales des calices.

Planche 46



## **Planche 47**

*Ironella rutimeyeri* de Dompcevrin (France, Oxfordien moyen – DOM49)

**1** : Surface de la colonie.

**2** : Détail de la surface de la même colonie.

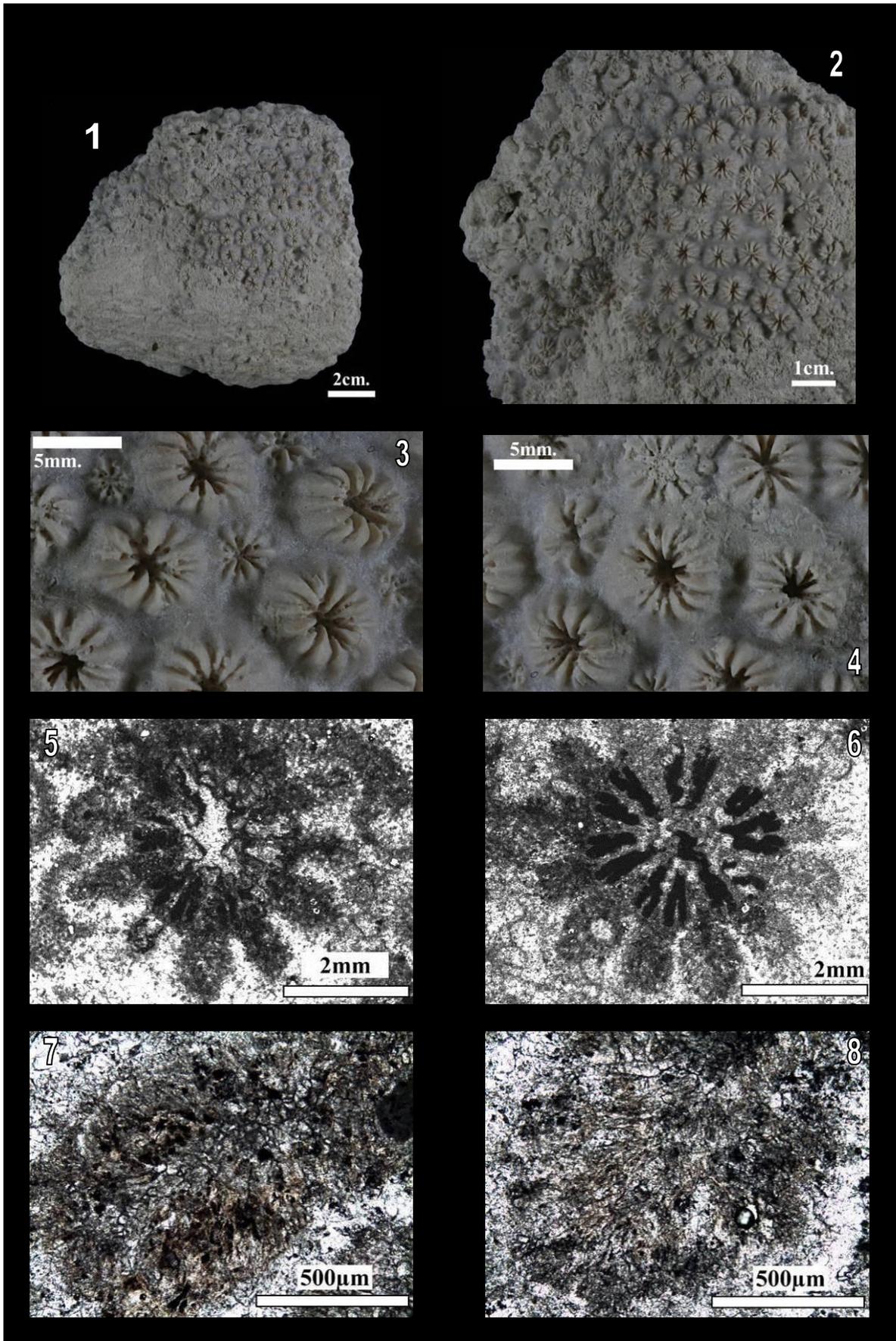
**3 & 4** : Détails montrant les polypiérites saillants sur la surface de la colonie et leurs côtes fortes.

**5** : Section transversale d'un calice sans columelle apparente et montrant des côtes plus fortes que les septes ainsi que des couches trabéculaires et des sections des épines périthécales autour du calice.

**6** : Section transversale d'un calice avec des côtes plus fortes que les septes.

**7 & 8** : Détail d'une côte montrant la microstructure avec les trabécules ramifiées autour d'un axe central.

Planche 47



## Planche 48

*Ironella rutimeyeri* de Dompcevrin (France, Oxfordien moyen – DOM49)

**1 & 2** : Sections transversales des calices.

**3** : Sections transversales et détail des septes de deuxième et troisième cycles visibles sur la photographie 1. Le sept de deuxième cycle est privé d'auricule mais montre des épines (ou granules) symétriques. Les septes de troisième cycle montre des auricules rhopaloïdes/claviformes.

**4** : Vue détaillée des septes de premier, deuxième et troisième cycles de la photographie 2. Le sept de premier cycle montre une auricule en forme de T. Le sept de deuxième cycle est pourvu d'auricule flabelliforme tandis que les septes de troisième cycles n'ont pas d'auricules. Les septes sont soudés à la columelle.

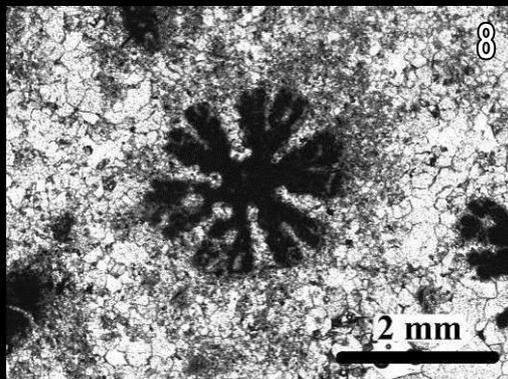
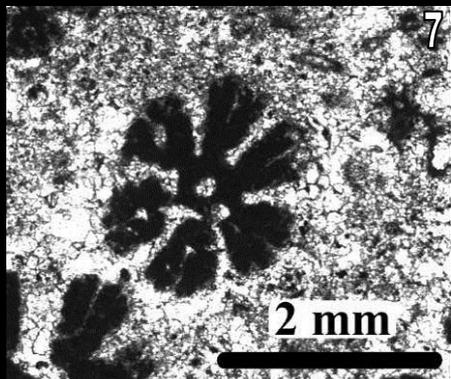
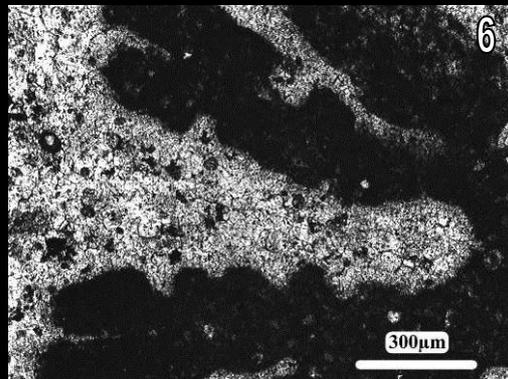
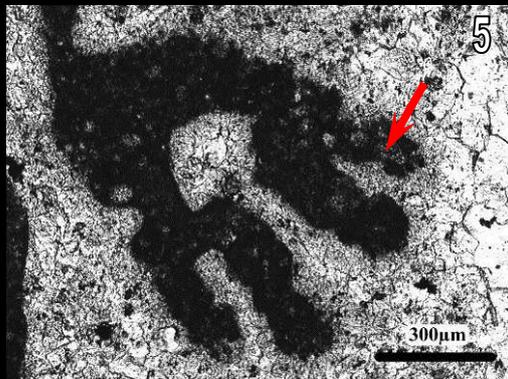
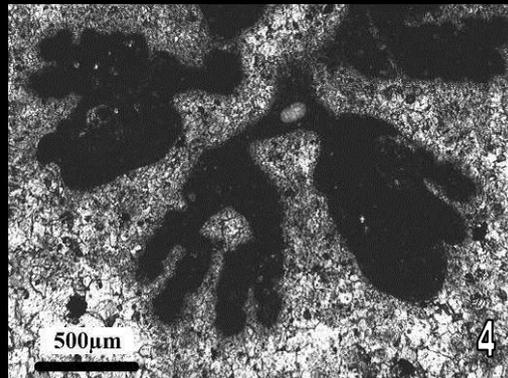
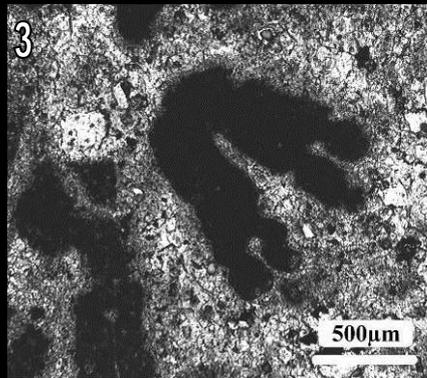
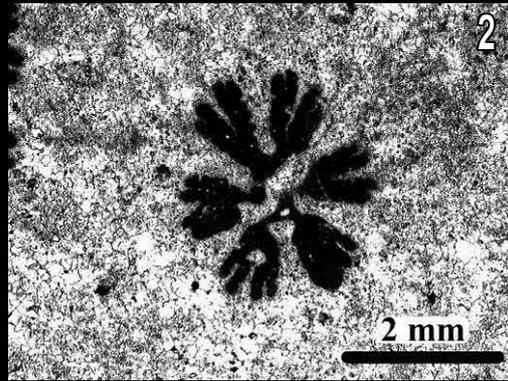
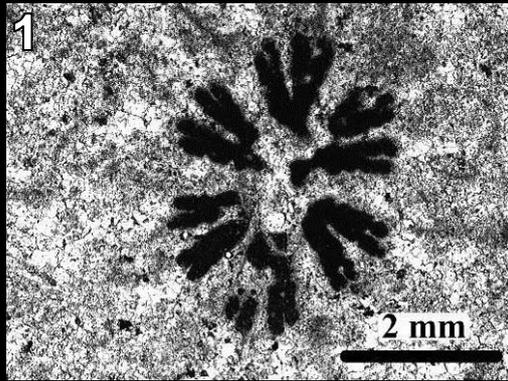
**5** : Détail d'une auricule flabelliforme en section transversale tiré des figures 2 et 4. L'un de septes de troisième cycle (flèche rouge) est pourvu d'épines (ou de granules symétriques).

**6** : Détail d'un sept de la Figure 2 montrant les épines (ou les granules) quasi régulièrement rangées sur l'un des côtés et irrégulièrement rangées sur l'autre.

**7** : Section transversale d'un calice jeune avec la columelle styliforme.

**8** : Section transversales d'un calice sans columelle.

Planche 48

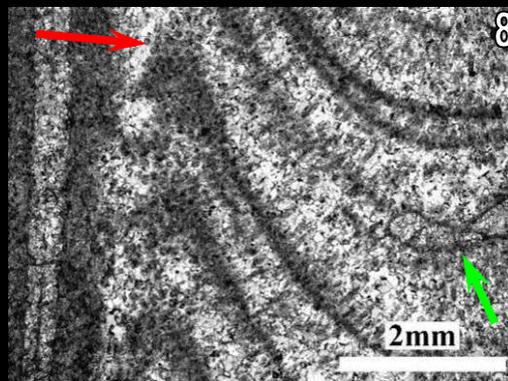
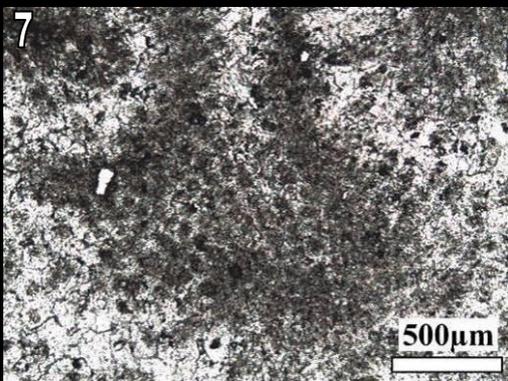
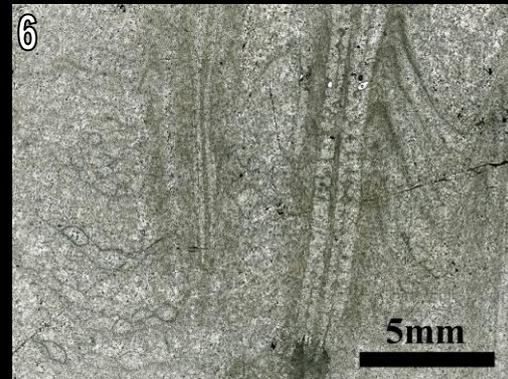
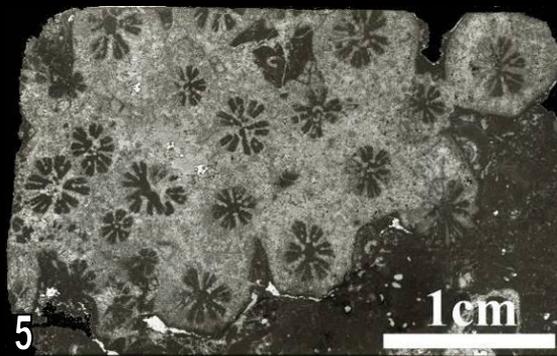
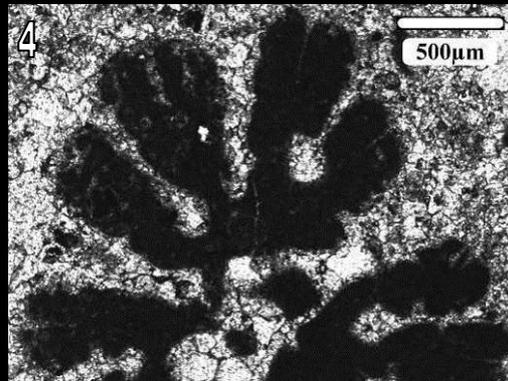
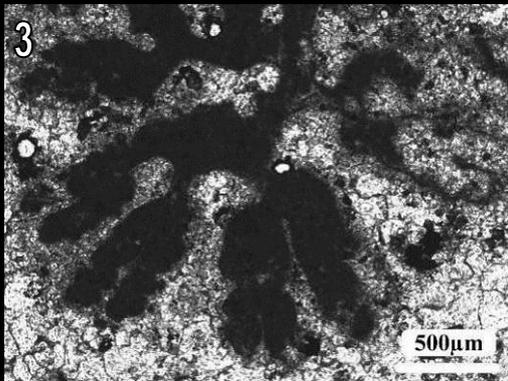
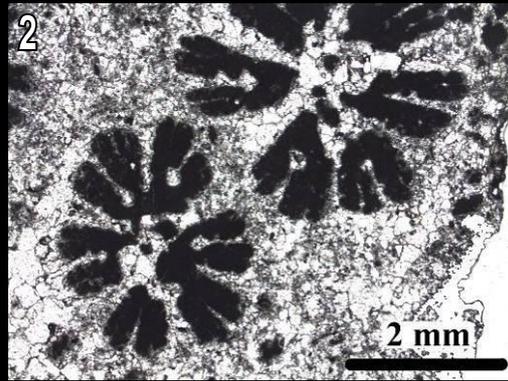
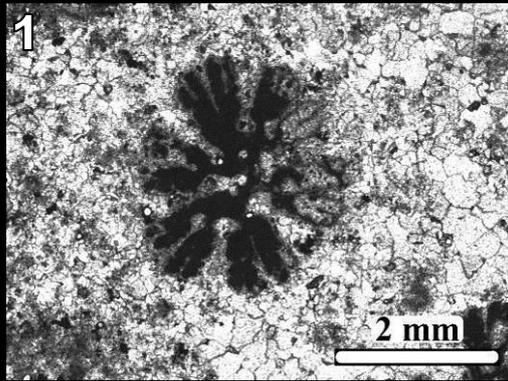


## Planche 49

*Ironella rutimeyeri* de Dompcevrin (France, Oxfordien moyen – DOM49)

- 1** : Section transversale d'un calice montrant des auricules flabelliformes sur les septes de premier et deuxième cycles.
- 2** : Sections transversales de calices pourvus de columelles pariétales.
- 3 & 4** : Détail des septes de premier et deuxième cycles montrant les auricules flabelliformes et les faces granulées des septes.
- 5** : Section transversale d'un groupe de calice en lame mince.
- 6** : Section longitudinale d'un groupe de calices en lame mince.
- 7** : Section transversale montrant les granules périthécaux entre les calices.
- 8** : Section longitudinale montrant les axes trabéculaires secondaires des côtes (flèche rouge) et les couches trabéculaires dans la périthèque, leurs épines et les rares dissépiments entre les couches trabéculaires (flèche verte).

Planche 49

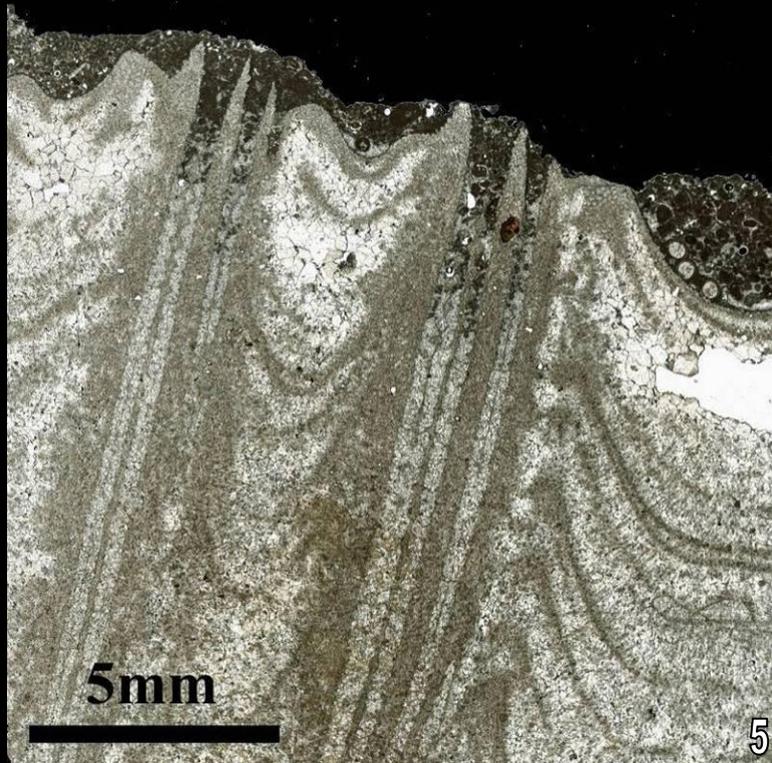
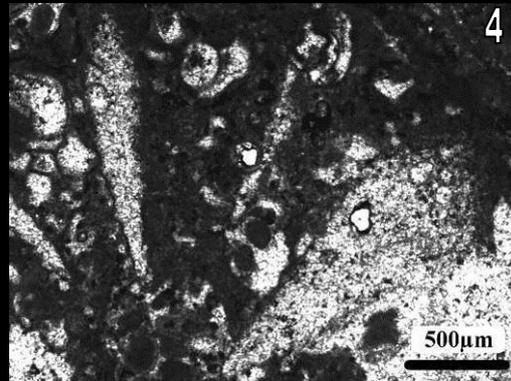
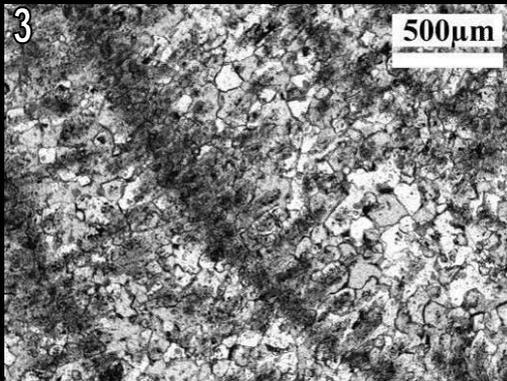
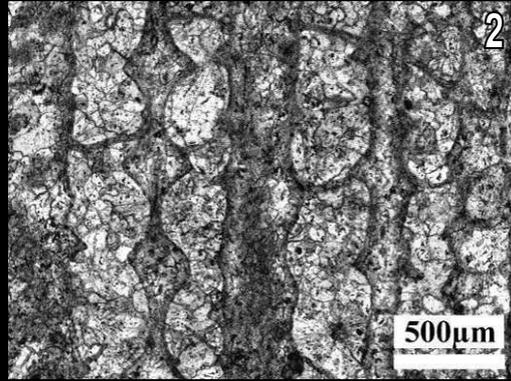
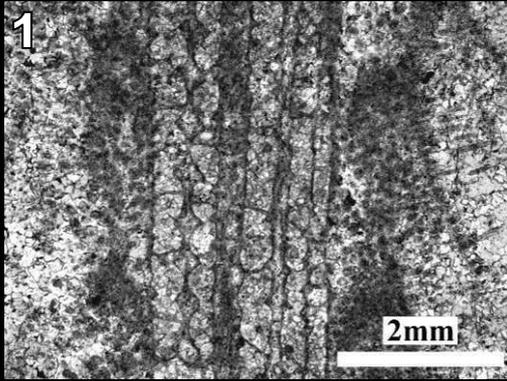


## Planche 50

*Ironella rutimeyeri* de Dompcevrin (France, Oxfordien moyen – DOM49)

- 1 : Section longitudinale d'un calice avec ses côtes et sa périthèque. Dans cette orientation, les auricules flabelliformes prennent l'aspect de losanges équidistants.
- 2 : Détail des auricules flabelliformes de la Figure 1.
- 3 : Détail (en section longitudinale) des couches trabéculaires dans la périthèque et les épines périthécale.
- 4 : Section transversale des éléments radiaires bicunéiformes d'*Ironella rutimeyeri*.
- 5 : Section longitudinale des calices et de leur périthèque.

Planche 50



## **Planche 51**

*Ironella rutimeyeri* de Mailly-le-Château (France, Oxfordien supérieur – MLC3)

**1** : Section transversales d'un calice adulte.

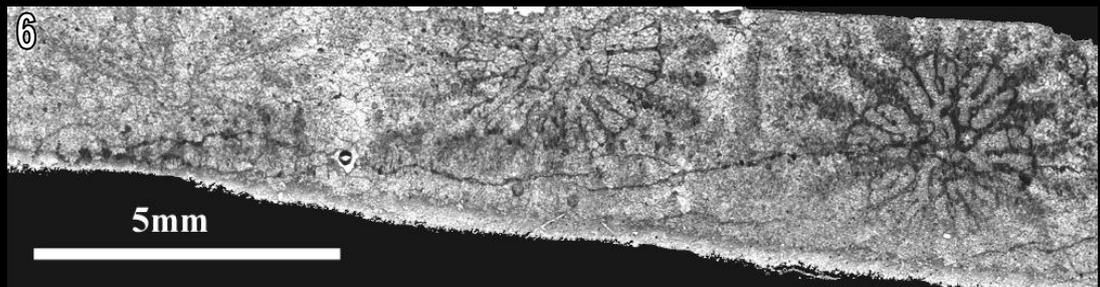
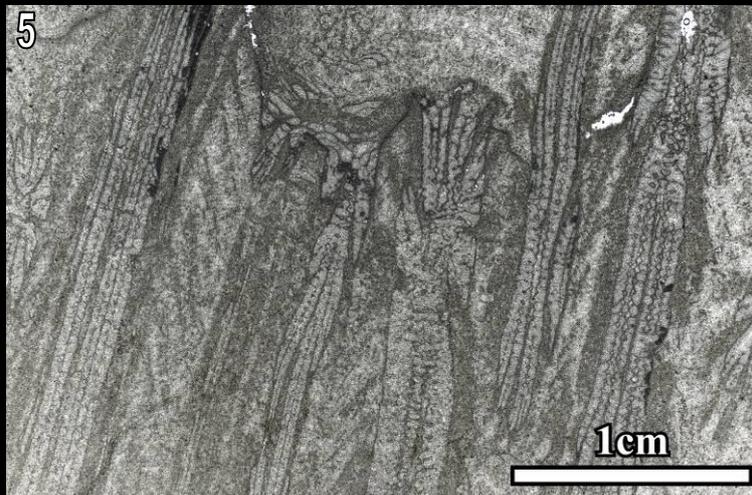
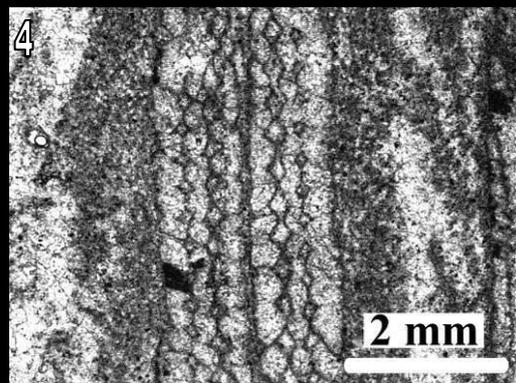
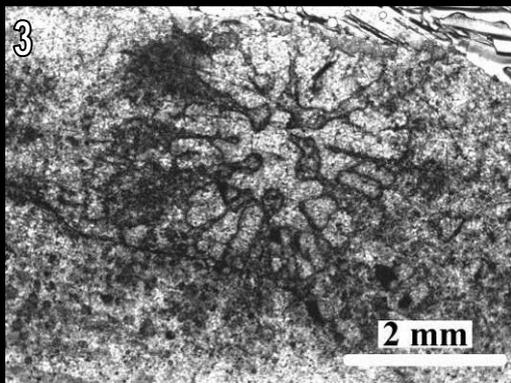
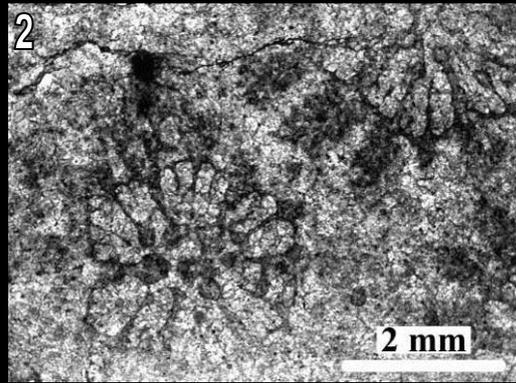
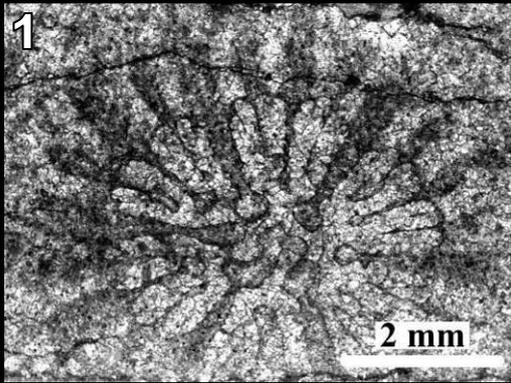
**2 & 3** : Sections transversales des calices montrant les côtes bien développées, fortes et épaissies avec leur microstructure particulière ramifiée à partir d'un plan central (figure 2). Les auricules flabelliformes et la columelle pariétale sont bien visibles sur les deux photos.

**4** : Section longitudinale d'un calice montrant les auricules à section losangique.

**5** : Section longitudinale d'un groupe de calices.

**6** : Section transversale d'un groupe de calices en lame mince montrant les auricules à sections flabelloïdes, rhopaloïdes et lancéolées. Les septes sont bien granulés sur leurs faces latérales, les côtes sont fortes et développées.

Planche 51



## Planche 52

*Ironella sp.1* des Émirats Arabes Unis (Photos de R41871a, R41874a, R41953b et R41987a)

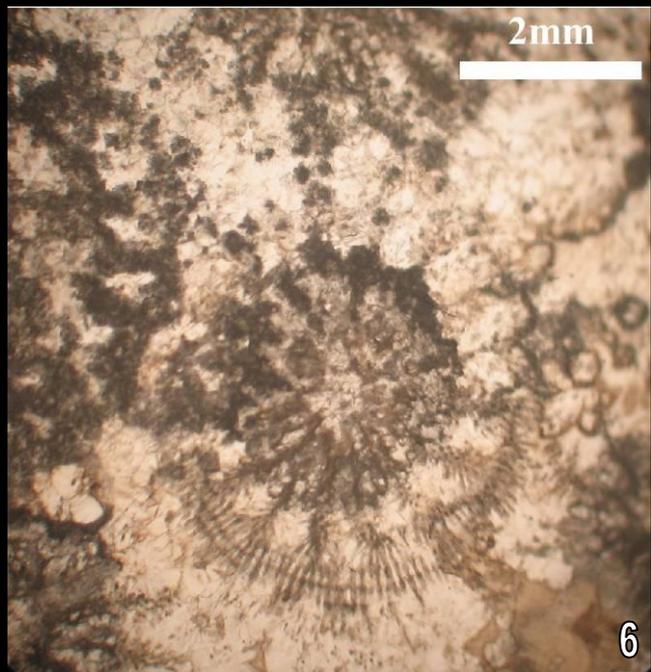
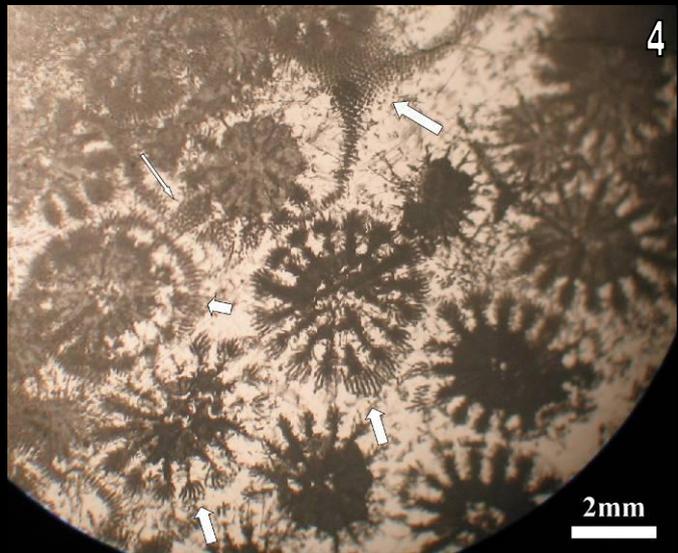
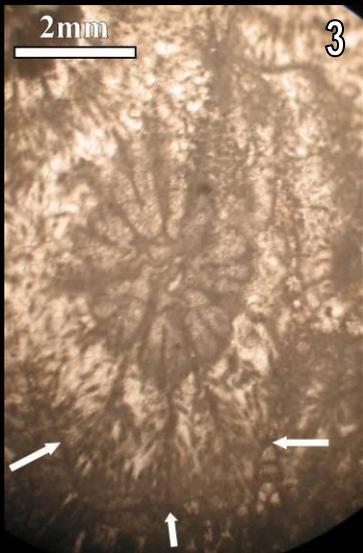
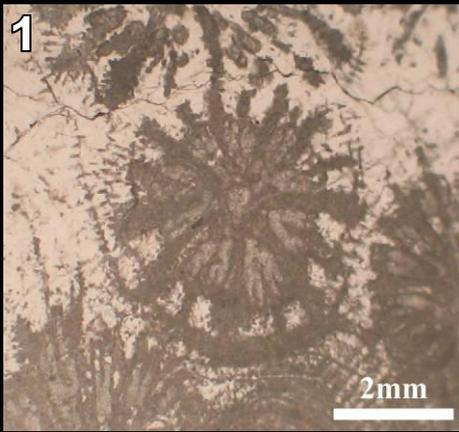
**1 et 5** : Section transversale d'un calice montrant des éléments radiaires épais, des auricules flabelliforme, une étallonothèque épaisse (avec trabécules secondaires dans l'étallonothèque) et, en bordure, de la muraille présentant un aspect à « côtes » intercalaires.

**2 et 3** : Sections transversales de calices avec microstructures plumeuses (flèches).

**4** : Section transversale des calices et de la périthèque. Notez la microstructure en frange de tapis, granuleuse, et les trabécules secondaires ressemblant à des « côtes » intercalaires.

**6** : Section transversale d'un calice avec microstructures en frange de tapis et trabécules secondaires ressemblant à des « côtes » intercalaires.

Planche 52



### **Planche 53**

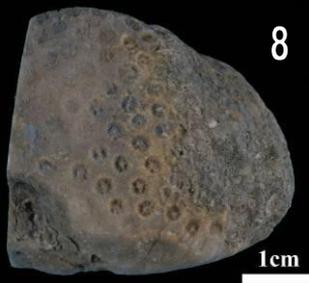
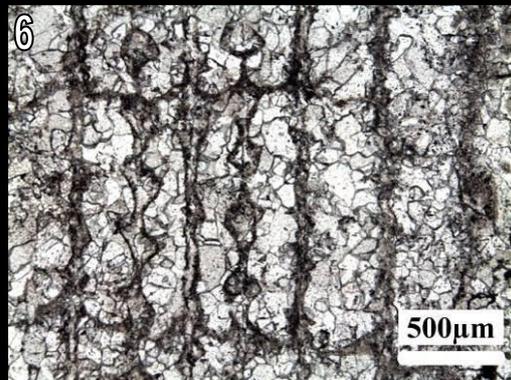
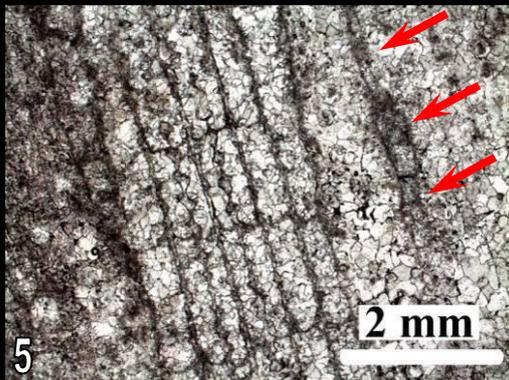
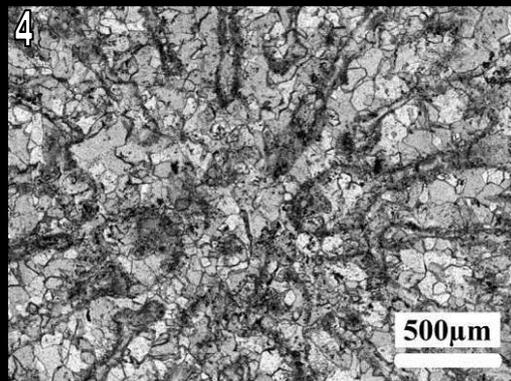
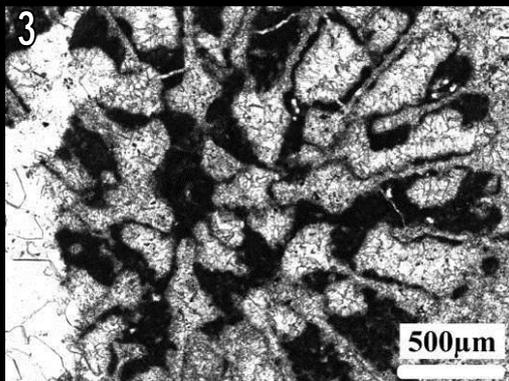
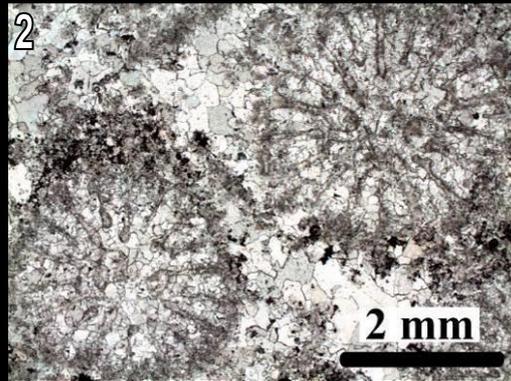
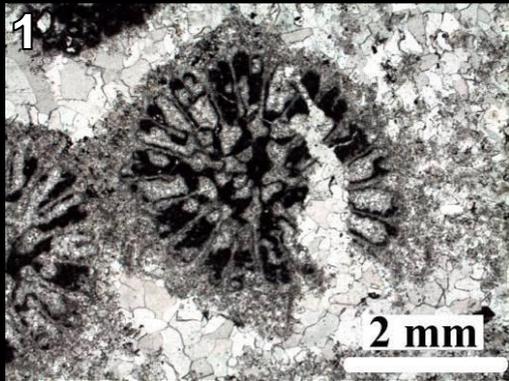
*Ironella sp. 2* de Anjambalo (Madagascar, Dogger – BET51)

- 1 & 2** : Sections transversales des calices et de la périthèque.
- 3** : Détail des auricules et de la columelle du calice de la Figure 1.
- 4** : Détail des auricules en forme de cuillers de la Figure 2.
- 5** : Section longitudinale du calice et de son endothèque montrant les auricules et la périthèque mince (flèches rouges).
- 6** : Détail des auricules de la Figure 5.
- 7** : Surface de la colonie.

*Ironella sp. 4* d'Ankotoboka (Madagascar, Dogger, BET5-2)

- 8** : Surface de la colonie.
- 9** : Détail des calices à la surface de la colonie.

Planche 53

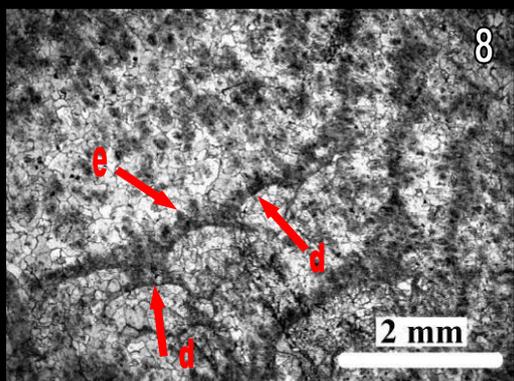
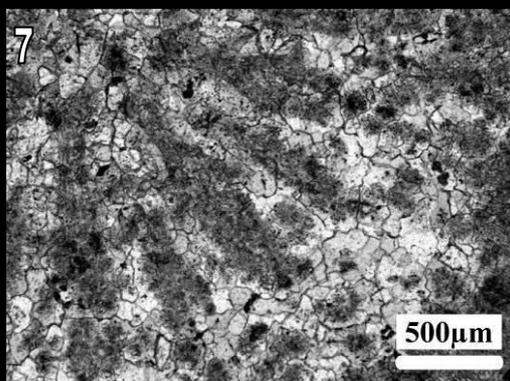
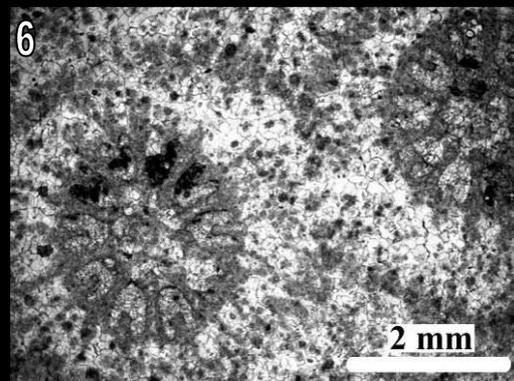
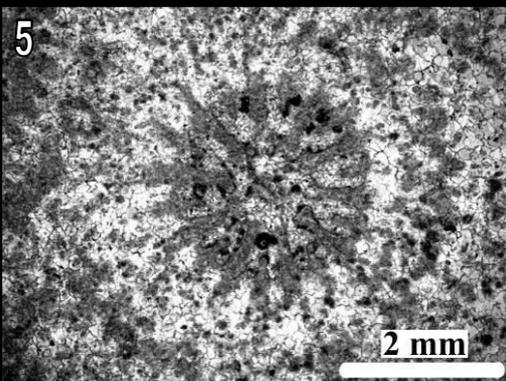
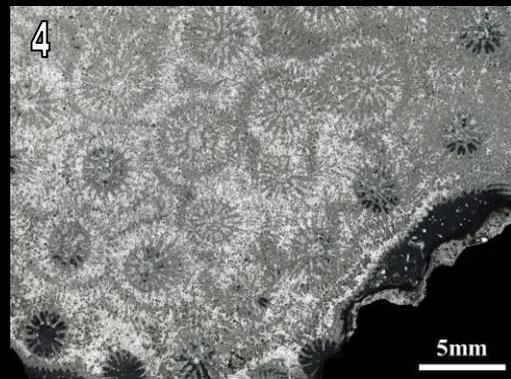
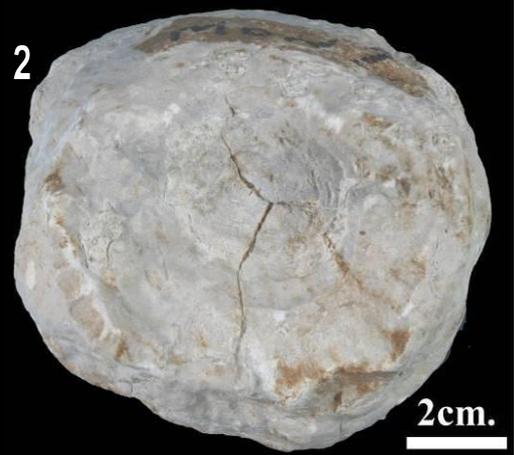


## Planche 54

*Ironella sp. 3* de Montfaucon (Suisse, Oxfordien moyen – MON2)

- 1 : Vue de la face supérieure de la colonie.
- 2 : Vue de la face inférieure de la colonie.
- 3 : Détail des polypiérites à la surface de la colonie.
- 4 : Section transversale d'un groupe de calices.
- 5 : Section transversale d'un calice et de sa muraille étallonothèque avec bord en zigzag.
- 6 : Section transversale de deux calices soudés par leurs étallonothèques et sans périthèque ou séparés par une périthèque très étroite.
- 7 : Détail de la partie costale d'un calice et des granules dans l'étallonothèque.
- 8 : Section longitudinale de la périthèque montrant les couches trabéculaires les épines (e) périthécales et des dissépiments (d).

Planche 54



## Planche 55

*Ironella sp. 3* de Montfaucon (Suisse, Oxfordien moyen – MON3)

**1** : Surface de la colonie.

**2** : Détail de la surface de la colonie montrant les polypières saillants, en forme des cônes tronqués et la surface de la périthèque costulée. Les columelles sont bien visibles dans les calices.

**3** : Section transversale d'un groupe de calices.

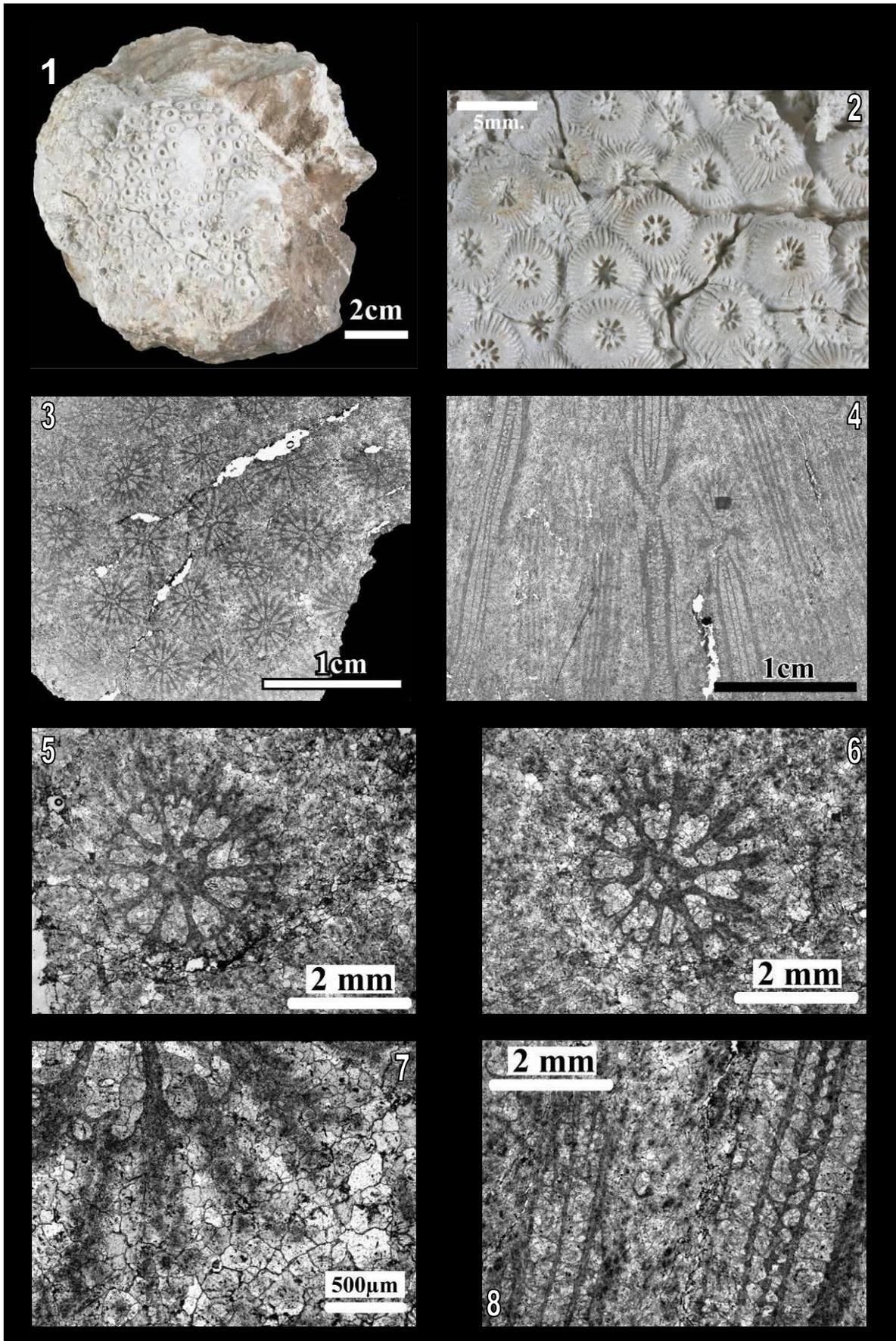
**4** : Section longitudinale un peu oblique d'un groupe de calices.

**5 & 6** : Sections transversales de calices.

**7** : Détail de la partie costale montrant la microstructure granuleuse des côtes.

**8** : Section longitudinale des calices montrant les polypières et leur endothèque ainsi que la périthèque.

Planche 55

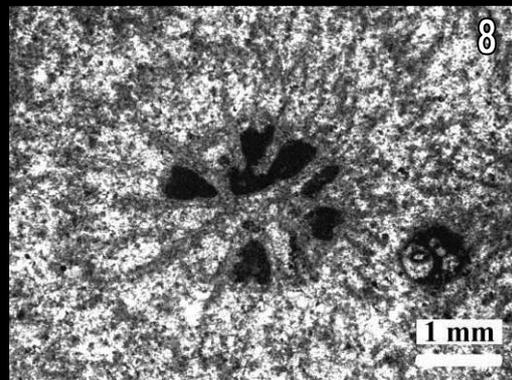
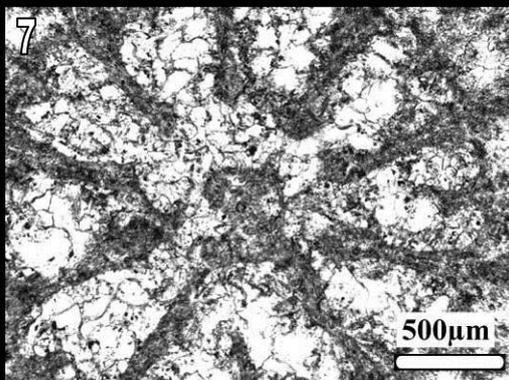
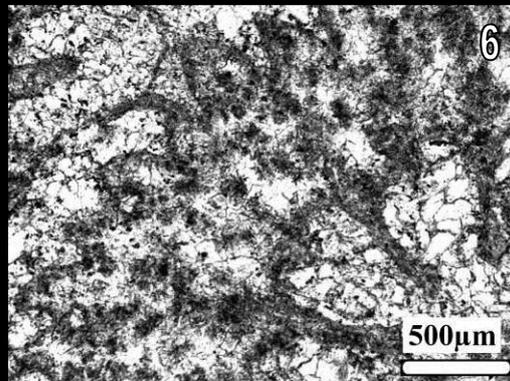
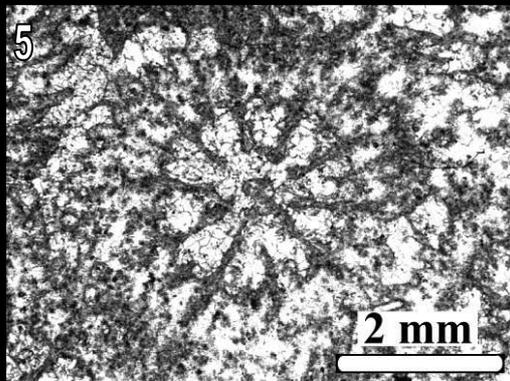
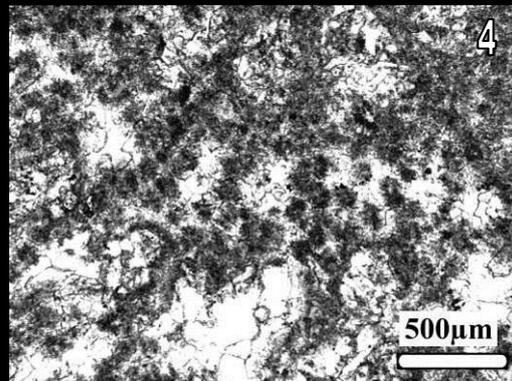
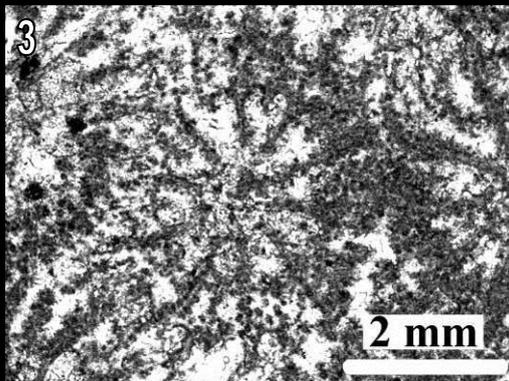


## Planche 56

*Ironella sp. 3* de Saint-Germain-sur-Meuse (Oxfordien moyen – SGE F)

- 1 : Surface de la colonie montrant la périthèque développée entre les polypiérites.
- 2 : Détail de la surface de la périthèque finement granulée.
- 3, 5 & 8 : Coupe d'un calice et de son étallonothèque épaisse avec bord en zigzag et la périthèque en bordure.
- 4 & 6 : Détail de la partie murale montrant les granules en rangées, en continuité avec les côtes ou dispersés entre les côtes, le bord en zigzag de la muraille étallonothécale et les grains sombres (sections d'axes trabéculaires) et des côtes dans la muraille.
- 7 : Détail d'un calice avec sa columelle styliforme/comprimée et les septes S1 soudés à la columelle.

Planche 56



## **Planche 57**

*Ironella sp. 3* de Saint-Germain-sur-Meuse (Oxfordien moyen – SGE F)

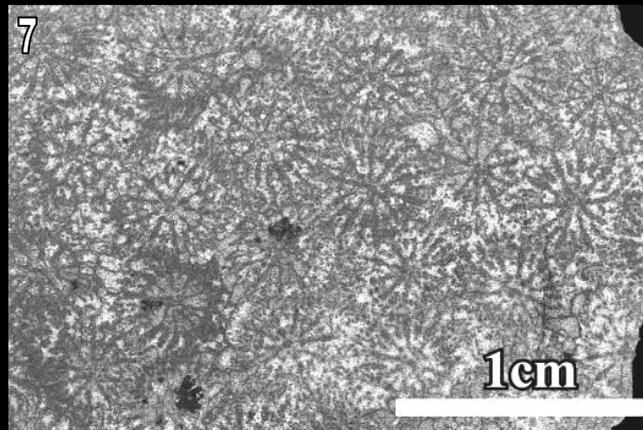
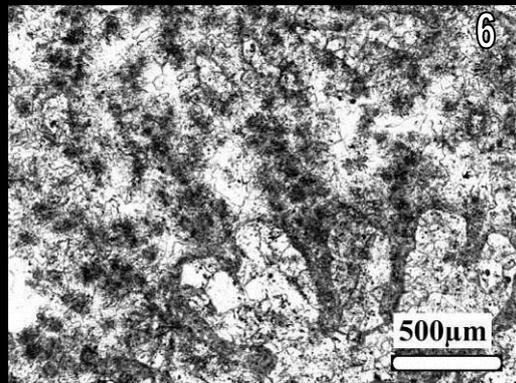
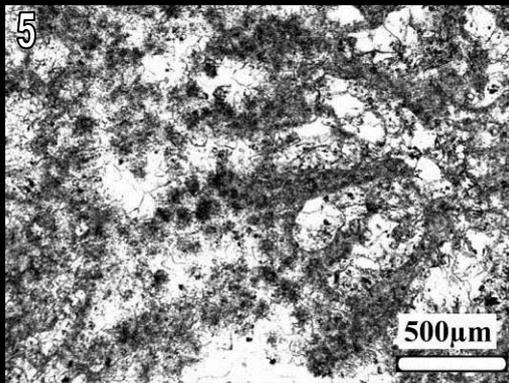
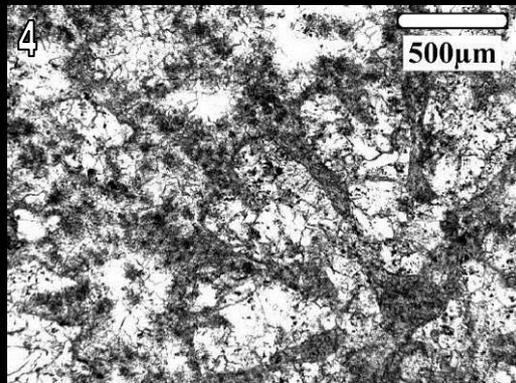
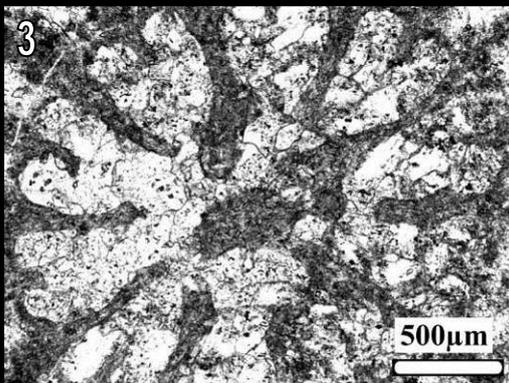
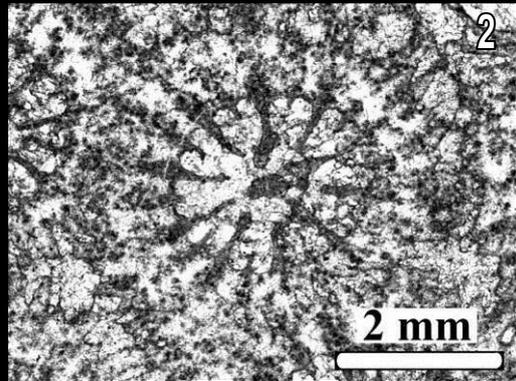
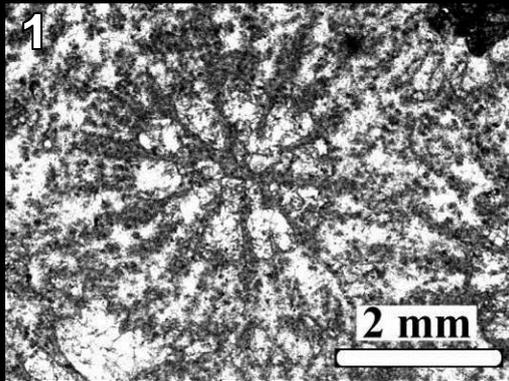
**1 & 2**: Sections transversales des calices montrant les rangées de granules entre les côtes et en continuité avec les côtes.

**3**: Détail de la cavité centrale des calices de la Fig. 2 montrant la columelle aplatie et une section d'auricule podoïde.

**4-6**: Détail des granules dans la microstructure des côtes, disposés en continuité avec les côtes et entre les côtes.

**7**: Vue d'ensemble des calices en section transversale.

Planche 57

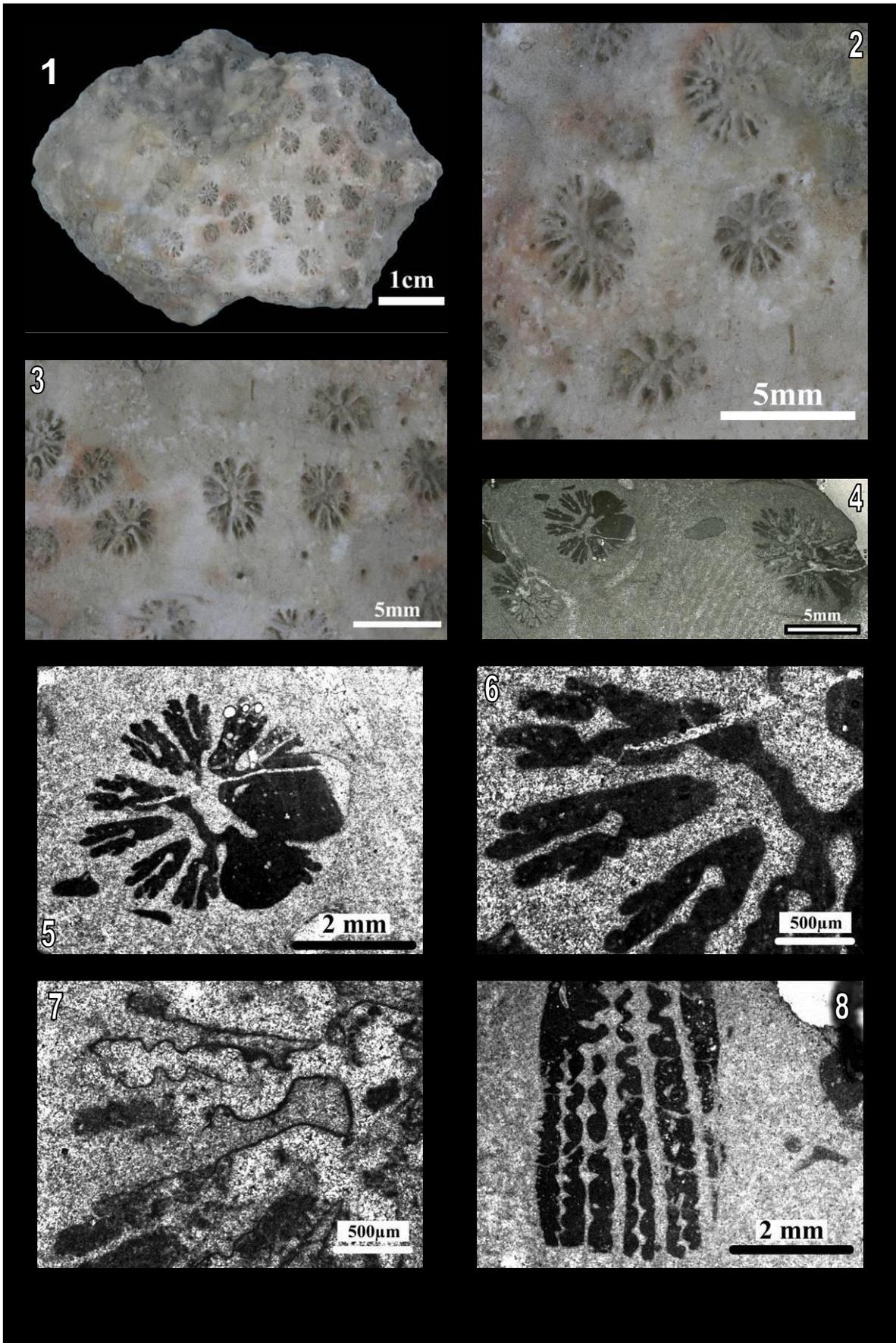


## **Planche 58**

*Ironella* sp. 4 de Ampasindava (Madagascar, Dogger – BET45)

- 1** : Surface de la colonie.
- 2 & 3** : Détail des polypiérites à la surface de la colonie..
- 4** : Section transversale des calices et de la périthèque.
- 5** : Section transversale d'un calice.
- 6** : Détail des auricules et de la columelle de la Figure 5.
- 7** : Détail des auricules et des faces latérales des septes granulées.
- 8** : Section longitudinale d'un calice et de la périthèque.

Planche 58

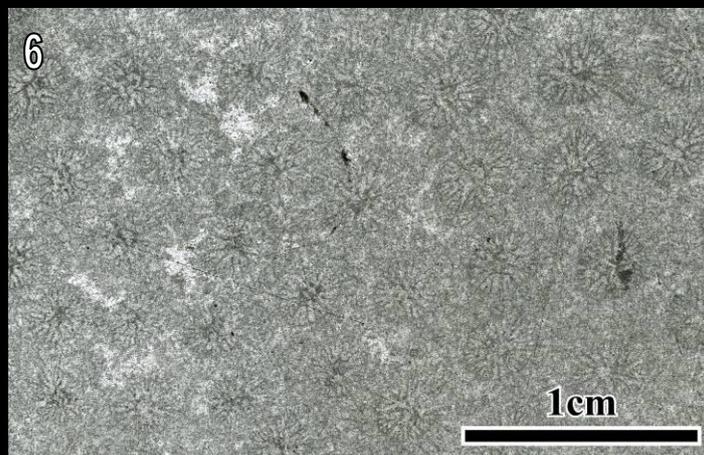
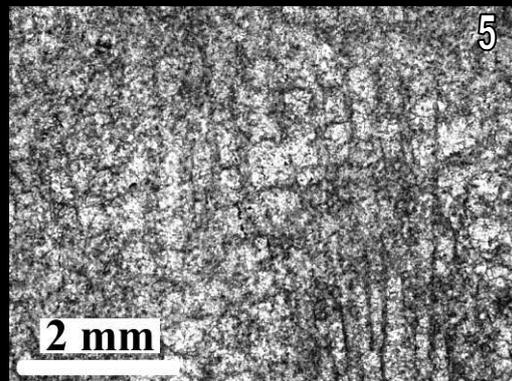
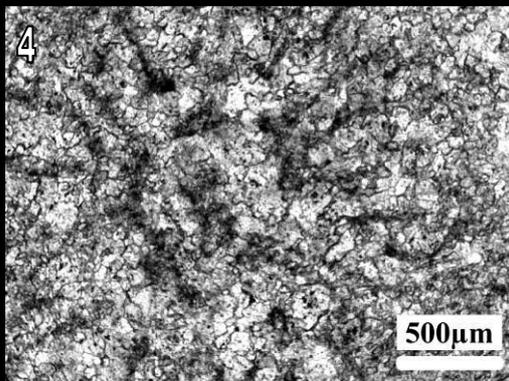
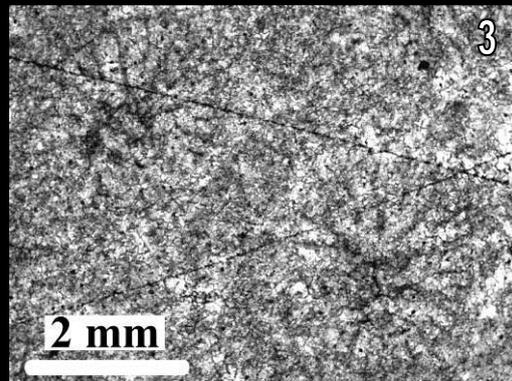
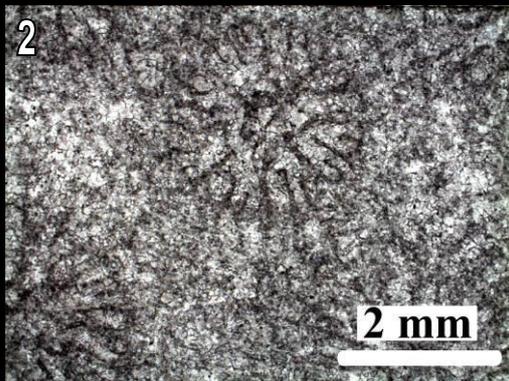
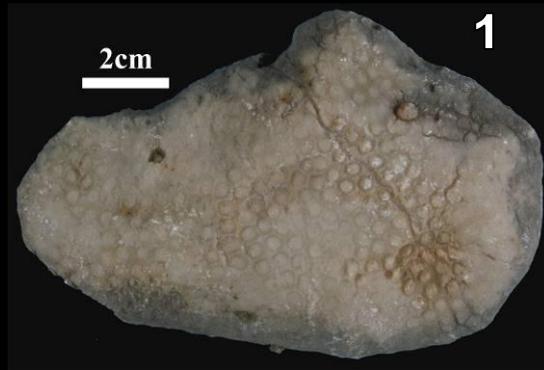


## **Planche 59**

*Ironella sp. 1* de Mikaikarivo (Betioky, Madagascar – BET24A)

- 1** : Vue d'ensemble de la face supérieure de la colonie.
- 2 et 3** : Sections transversales des calices.
- 4** : Détail de l'endothèque et de la columelle pariétale ou substyliforme.
- 5** : Section longitudinale des calices et de la périthèque.
- 6** : Section transversale d'un groupe de calices.

Planche 59





## **Planches sections s riees**

## **Planche I**

Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1073I-F – A). L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche I



1,685



1,670



1,655



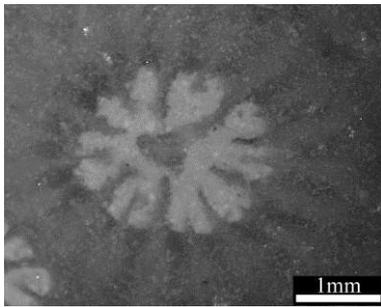
1,630



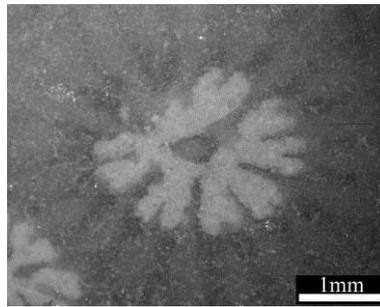
1,615



1,605



1,545



1,505



1,450



1,420



1,385



1,335

## **Planche II**

Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1073I-F – B). L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche II



1,685



1,670



1,655



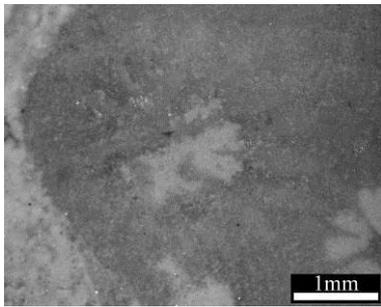
1,630



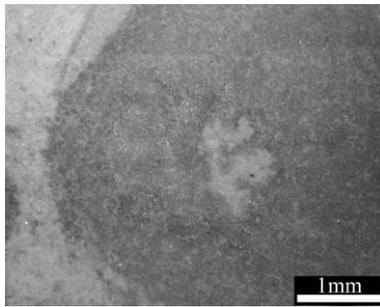
1,615



1,605



1,545



1,505



1,450



1,420

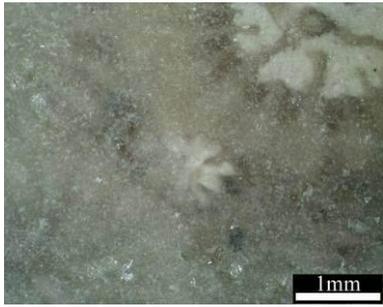


1,385

### **Planche III**

Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1073I-F – C). L’espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche III



1,655



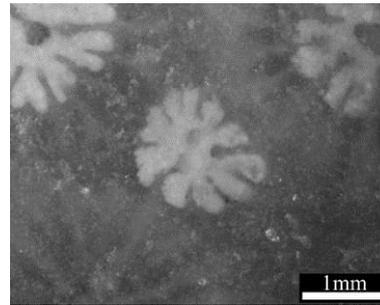
1,630



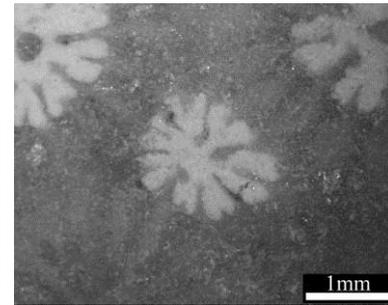
1,615



1,605



1,545



1,505



1,450



1,420



1,385



1,335



1,295



1,250

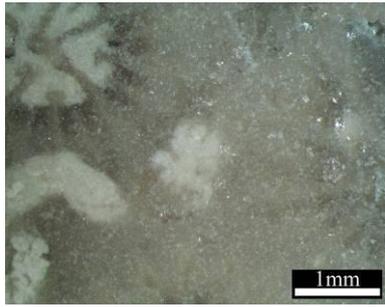
#### **Planche IV**

Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1073I-F – D). L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche IV



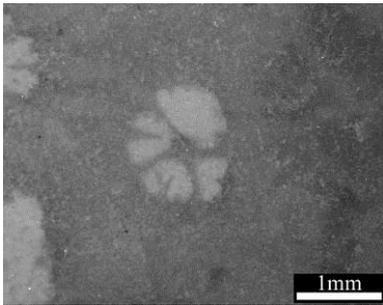
1,630



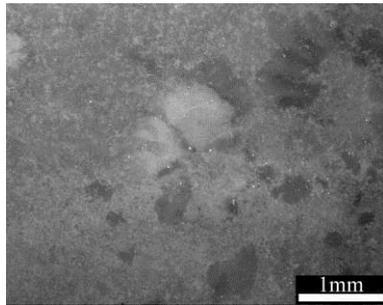
1,615



1,605



1,545



1,505



1,450



1,420



1,385



1,335



1,295



1,250



1,210

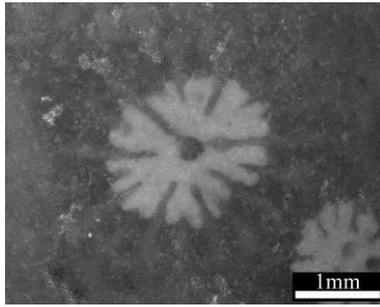
## **Planche V**

Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1073I-F – E). L’espace ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

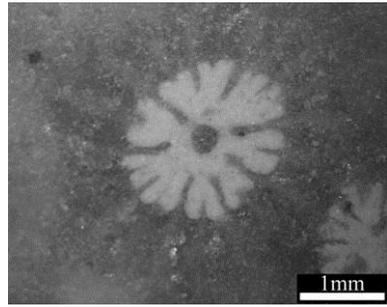
Planche V



1,605



1,545



1,505



1,450



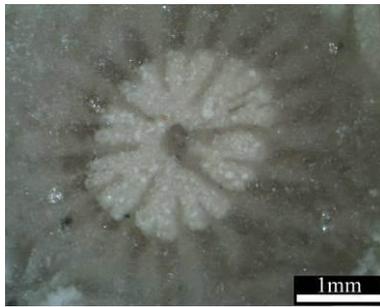
1,420



1,385



1,335



1,295

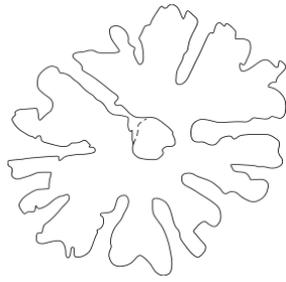


1,250

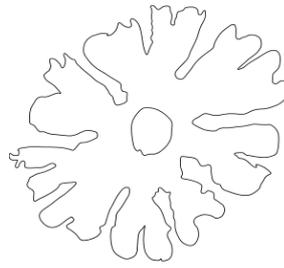
## **Planche VI**

Contours des sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1073I-F – E). L’espace­ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

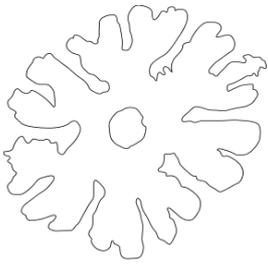
Planche VI



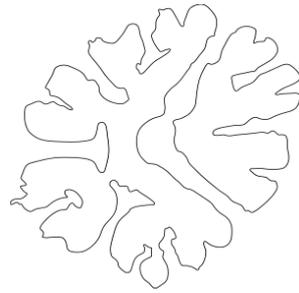
1,545



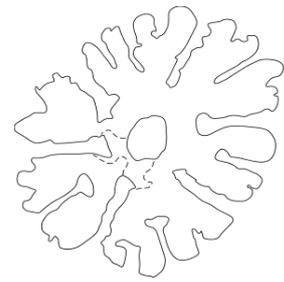
1,505



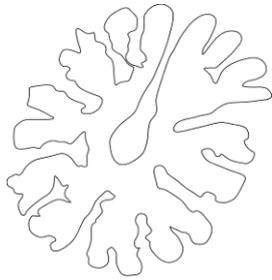
1,450



1,420



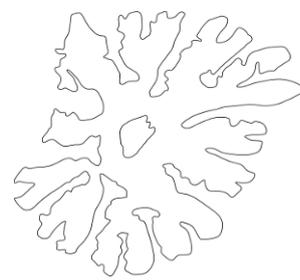
1,385



1,335



1,295



1,250

## **Planche VII**

**A** : Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074T-1) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus distale.

**B** : Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074T-2) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus distale.

Planche VII

A



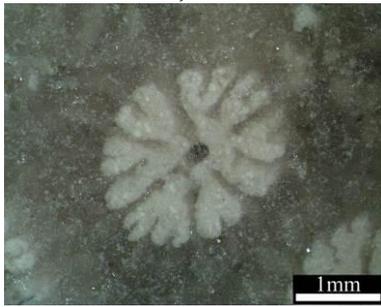
1,285



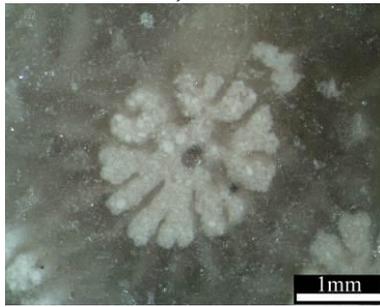
1,270



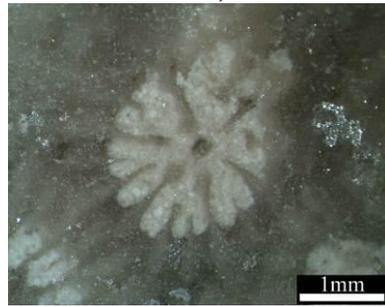
1,250



1,230



1,210



1,190



1,180

B



1,285



1,270



1,250



1,230



1,210



1,190

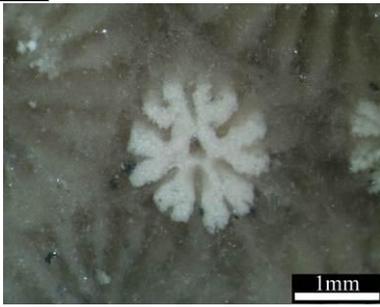
### **Planche VIII**

**A** : Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074T-17) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus distale.

**B** : Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074T-19) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus distale.

Planche VIII

A



1,285



1,270



1,250



1,230



1,210

B



1,230



1,210



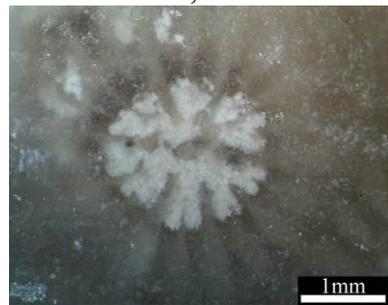
1,190



1,180



1,145



1,105



1,080

### **Planche IX**

**A** : Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074T-39) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus distale.

**B** : Sections s riees transversales de *Heliocoenia variabilis* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074Z-31) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus distale.

Planche IX

A



1,230



1,210



1,190



1,180



1,145



1,105



1,080



1,060

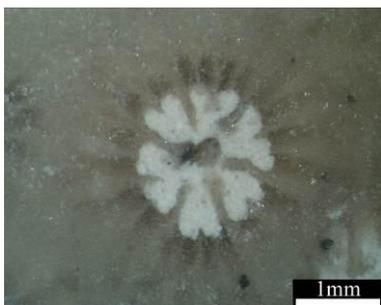


1,035



1,010

B



1,240



1,220



1,210

## **Planche X**

Sections s riees transversales de *Stylina girodi* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074F-B) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche X



1,405



1,400



1,395



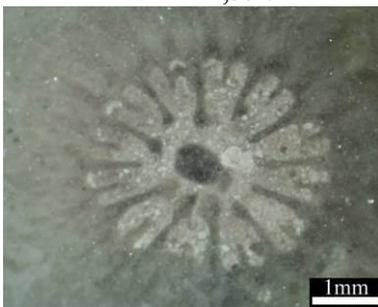
1,390



1,370



1,350



1,320



1,310



1,305



1,290



1,285



1,270



1,260



1,245



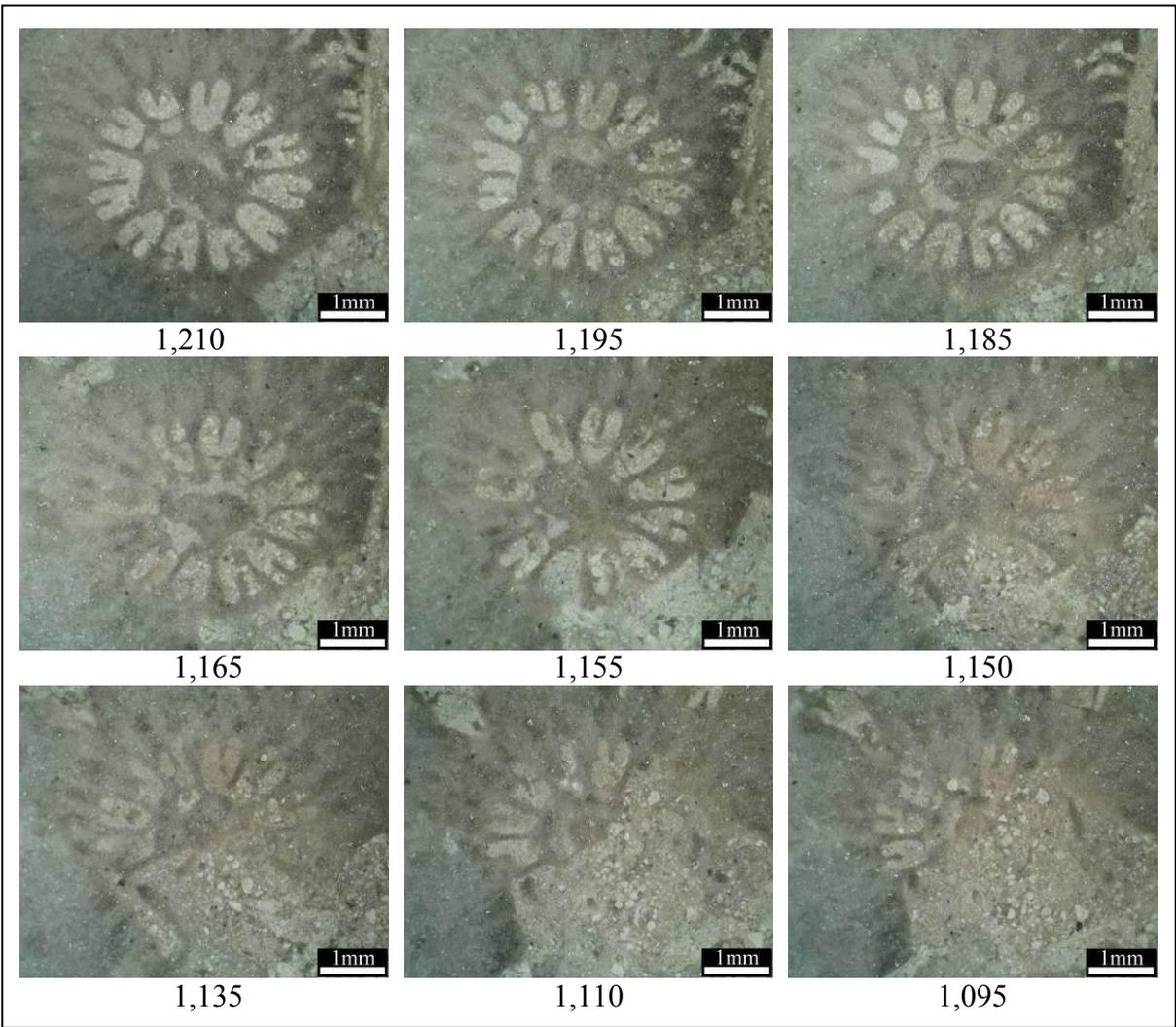
1,230

## Planche XI

Suite :

Sections s riees transversales de *Stylina girodi* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1074F-B) avec disposition des septes dod cam rale. L'espace des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

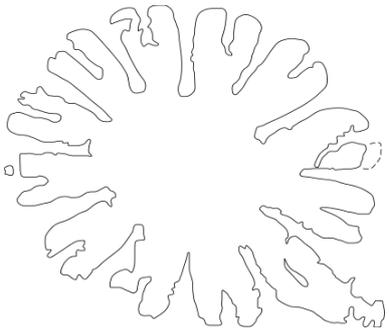
Planche XI



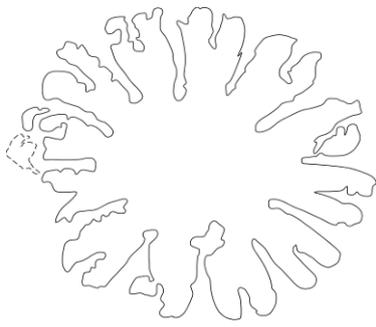
## **Planche XII**

Contours des sections s riees transversales de *Stylina girodi* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – PPA1074F-B). L'espace­ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

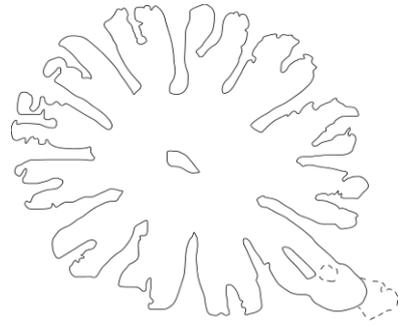
Planche XII



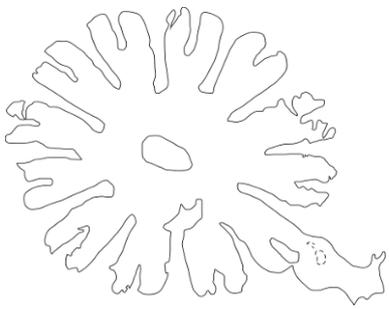
1,405



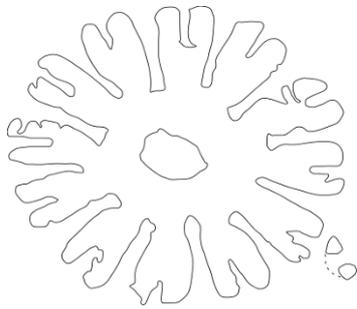
1,400



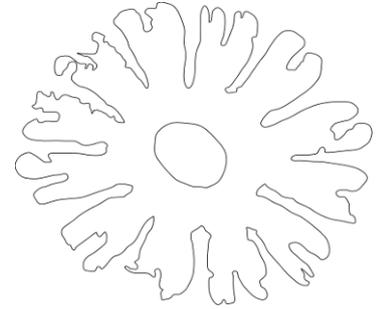
1,395



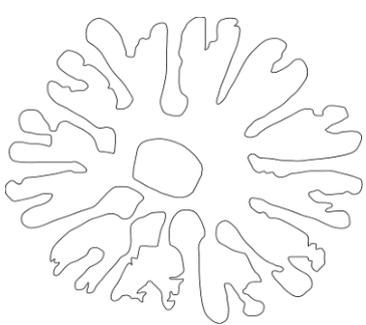
1,390



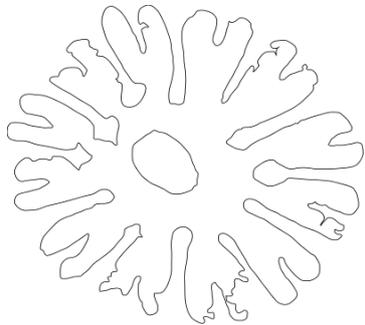
1,370



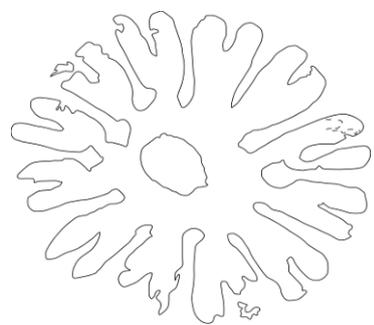
1,350



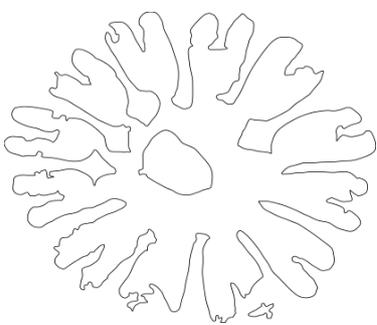
1,320



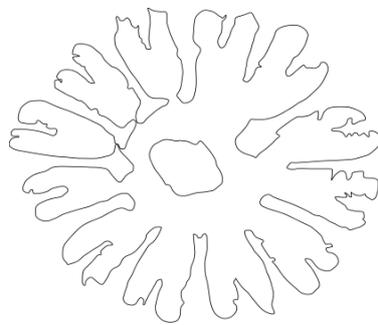
1,310



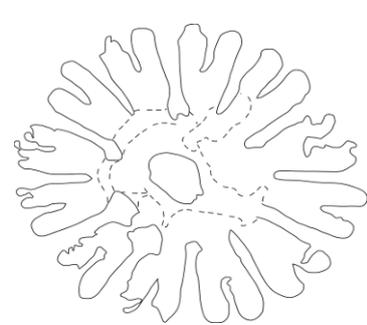
1,305



1,290



1,285



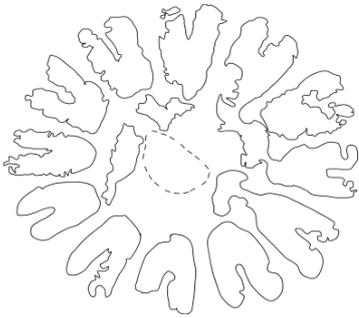
1,270

### **Planche XIII**

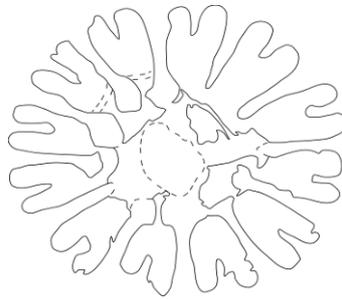
Suite :

Contours des sections s eries transversales de *Stylina girodi* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup erieur – PPA1074F-B). L’espace­ment des contours est exprim e en centim etres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

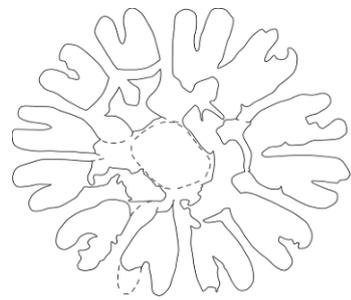
Planche XIII



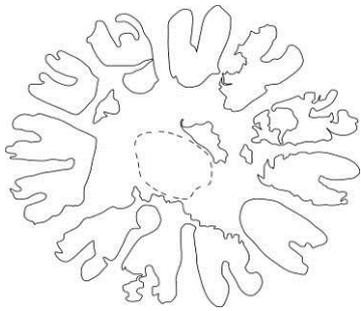
1,260



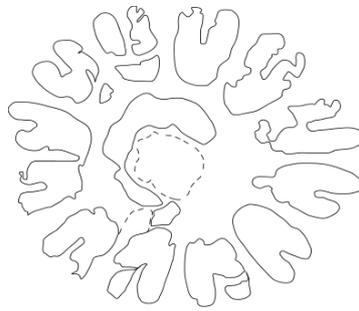
1,245



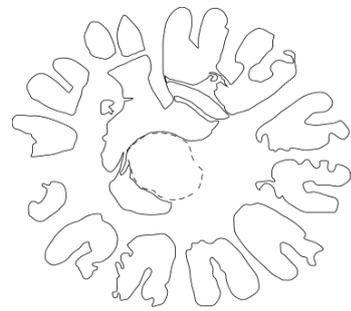
1,230



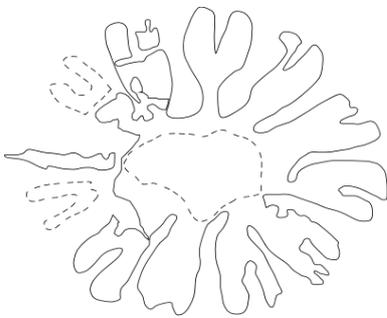
1,210



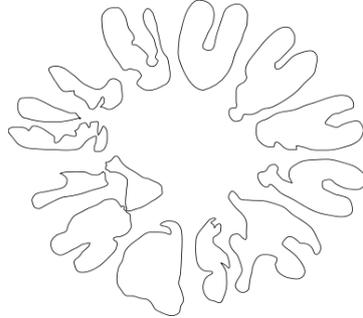
1,195



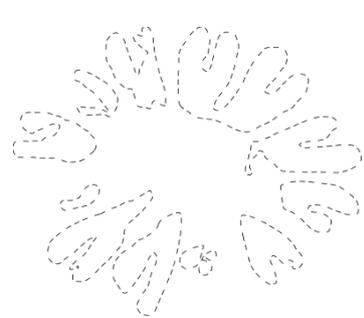
1,185



1,165



1,155



1,150

#### **Planche XIV**

Sections s riees transversales de *Pseudocoenia fromenteli* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1140AQ-16) avec disposition octom rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XIV

A



1,760



1,715



1,690



1,645



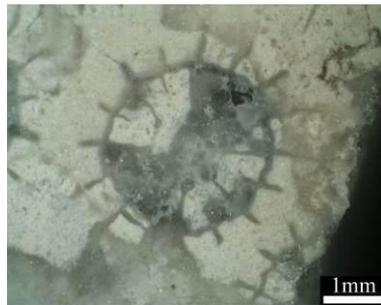
1,615



1,575

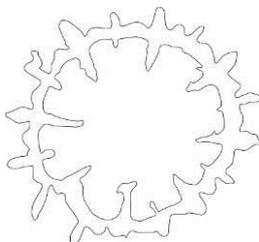


1,525

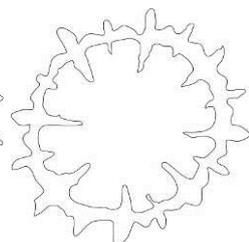


1,490

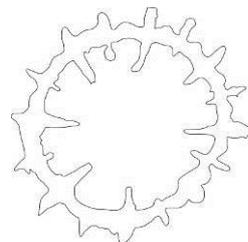
B



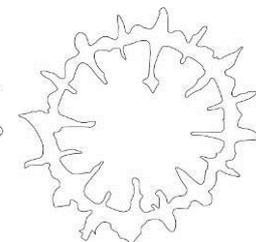
1,760



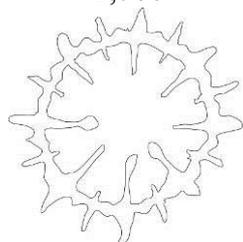
1,715



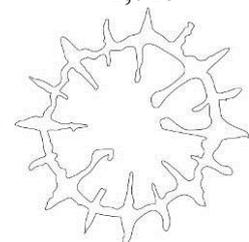
1,690



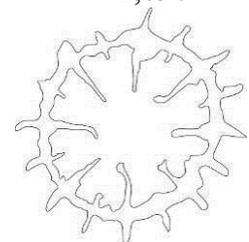
1,645



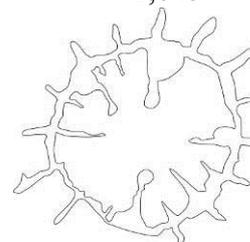
1,615



1,575



1,525



1,490

## Planche XV

**A** : Sections série transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien supérieur - PPA 1094O – A) avec disposition heptamérale des septes. L'espacement des vues est exprimé en centimètres. Le plus gros chiffre correspond à la section la plus proximale.

**B** : Contours des sections séries transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien supérieur - PPA 1094O – A) avec disposition heptamérale des septes. L'espacement des contours est exprimé en centimètres. Le plus gros chiffre correspond à la section la plus proximale.

Planche XV

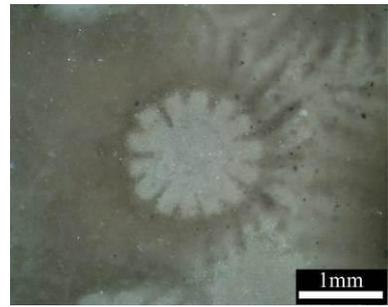
A



1,355

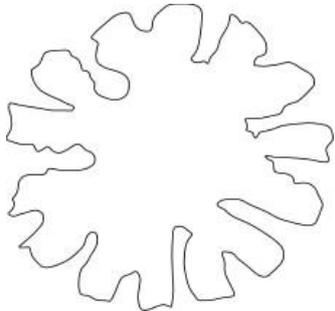


1,350

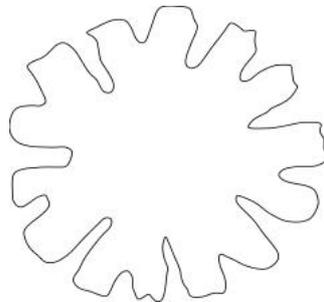


1,340

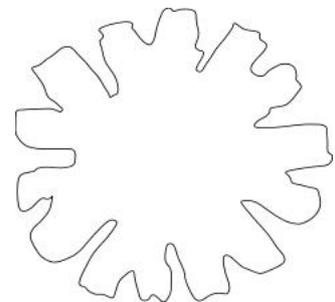
B



1,355



1,350



1,340

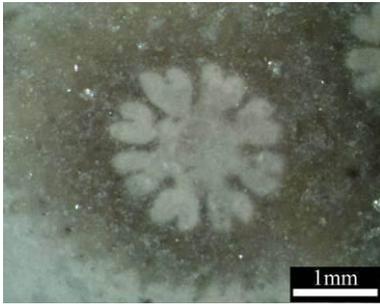
### **Planche XVI**

**A** : Sections s riees transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1094o – B). L’espaceement des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

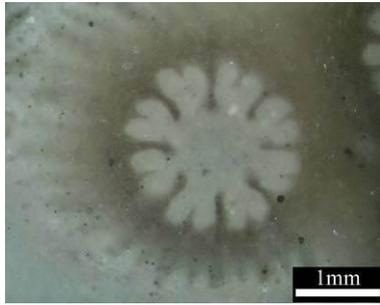
**B** : Contours des sections s riees transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1094o – B) avec disposition octom rale des septes. L’espaceement des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XVI

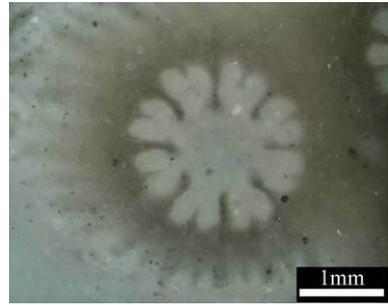
A



1,355



1,350

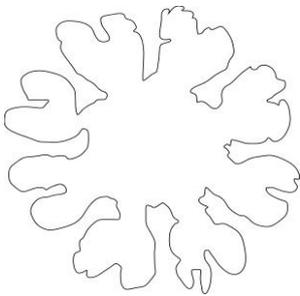


1,340

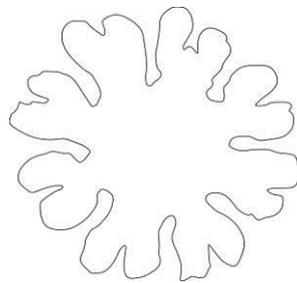


1,325

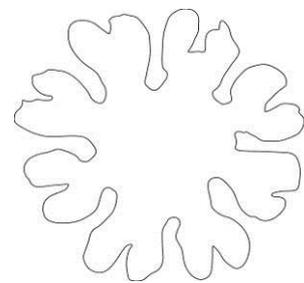
B



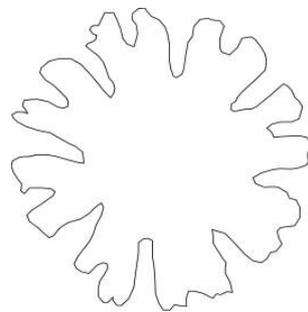
1,355



1,350



1,340



1,325

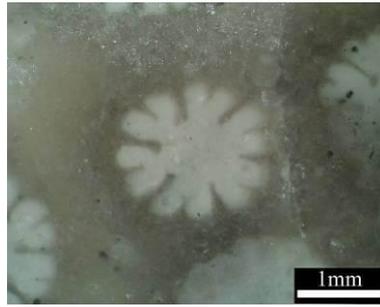
## **Planche XVII**

Sections s eri ees transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup erieur - PPA 1094o – C) avec disposition hexam erale des septes. L'espacement des vues est exprim e en centim etres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XVII



1,355



1,350



1,340



1,325



1,295



1,275

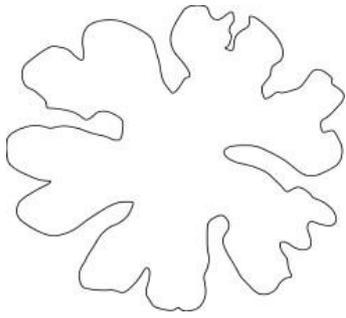


1,260

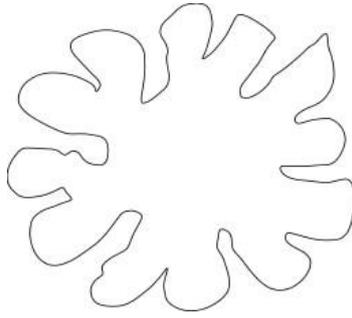
### **Planche XVIII**

Contours des sections s rie es transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1094O – C) avec disposition hexam rale des septes. L'espace ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

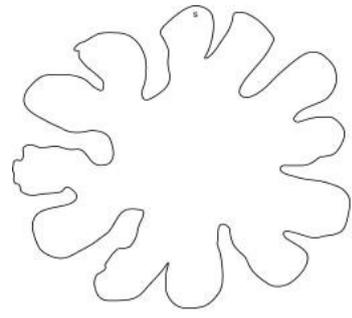
**Planche XVIII**



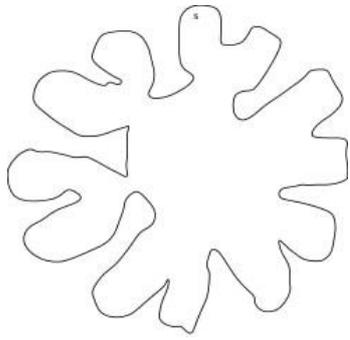
1,355



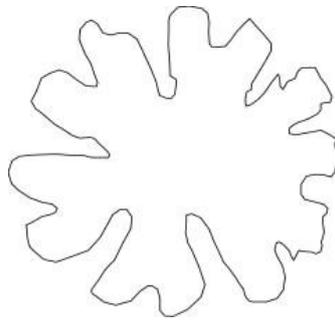
1,350



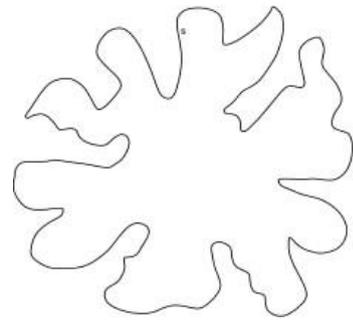
1,340



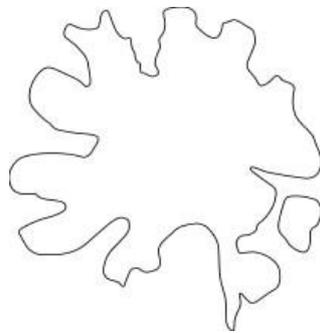
1,325



1,295



1,275



1,260

## **Planche XIX**

Sections s riees transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1094O – D) avec disposition hexam rale des septes. L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XIX



1,355



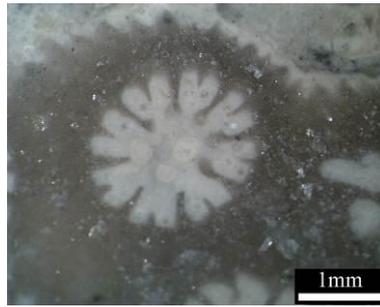
1,350



1,340



1,325



1,295



1,275



1,260



1,235

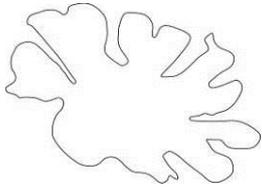


1,180

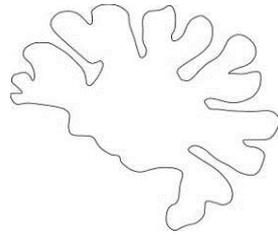
## **Planche XX**

Contours des sections s riees transversales de *Pseudocoenia brevisseptata* de Bure (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - PPA 1094o – D) avec disposition octom rale des septes. L'espace­ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

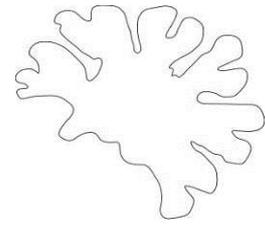
**Planche XX**



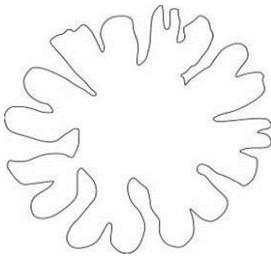
1,355



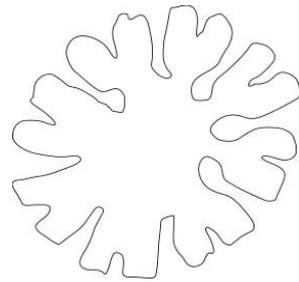
1,350



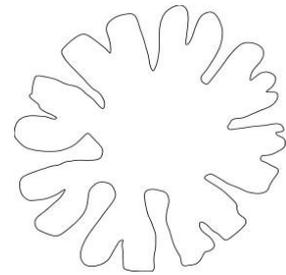
1,340



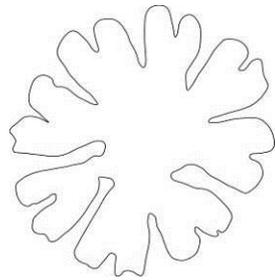
1,325



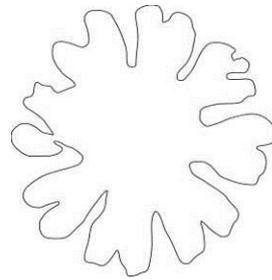
1,295



1,275



1,260



1,235

### **Planche XXI**

**A** : Sections s riees transversales de *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - DOM-1). L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

**B** : Contours des sections s riees transversales de *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – DOM-1) avec disposition octam rale des septes. L'espace­ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XXI

A



3,065



3,050



3,035



3,020

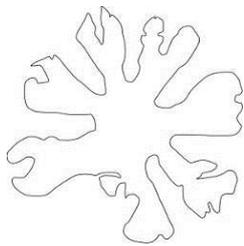


3,010

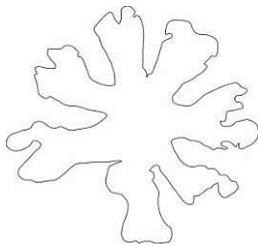


3,000

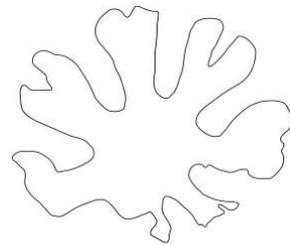
B



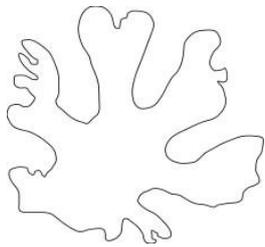
3,065



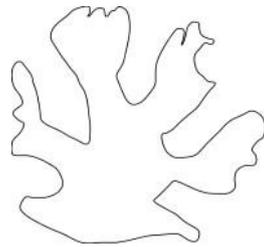
3,050



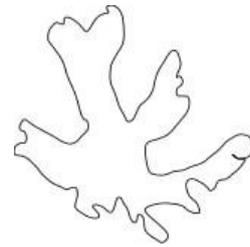
3,035



3,020



3,010



3,000

## **Planche XXII**

Sections s riees transversales de *Pseudocoenia* sp. de Dompcevrin (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - DOM-4). L'espacement des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XXII



3,065



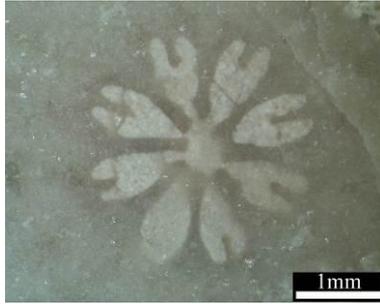
3,050



3,035



3,020



3,010



3,000



2,990



2,975



2,960



2,950



2,930



2,920



2,910



2,900

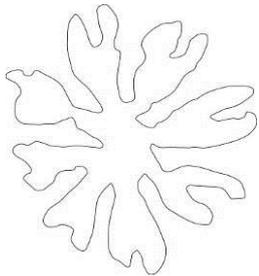


2,880

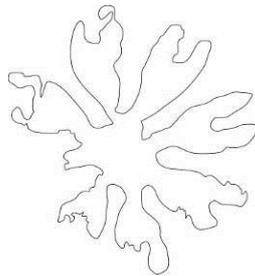
### **Planche XXIII**

Contours des sections s rie es transversales de *Pseudocoenia sp* de Dompcevrin (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – DOM-4) avec disposition octom rale des septes. L'espace-ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

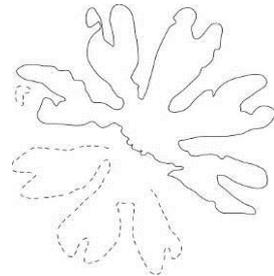
Planche XXIII



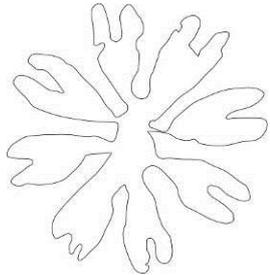
3,065



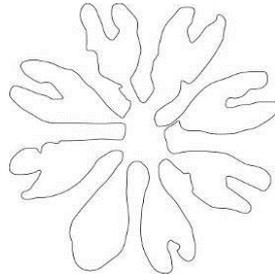
3,050



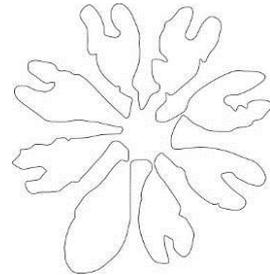
3,035



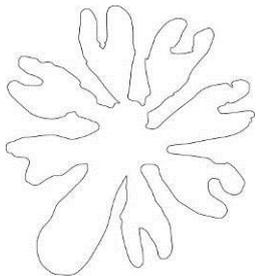
3,020



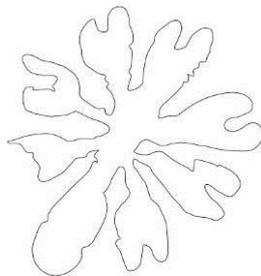
3,010



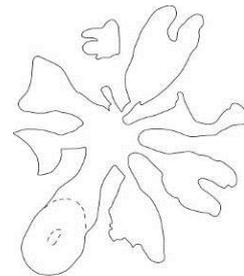
3,000



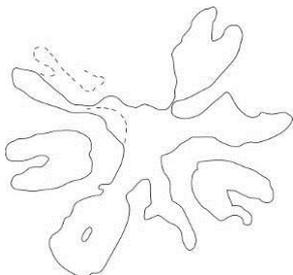
2,990



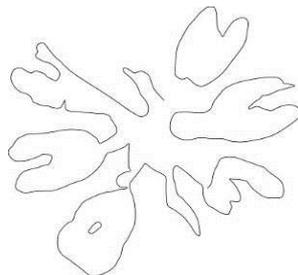
2,975



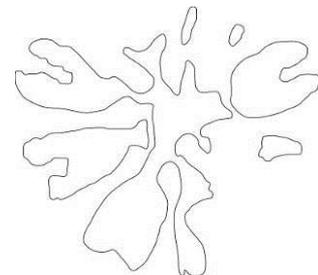
2,960



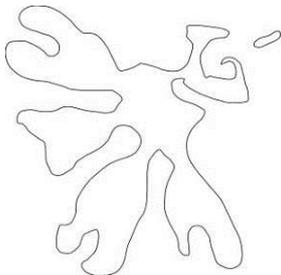
2,950



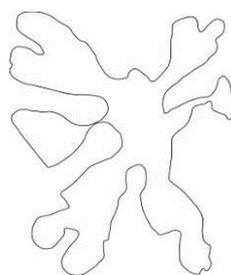
2,930



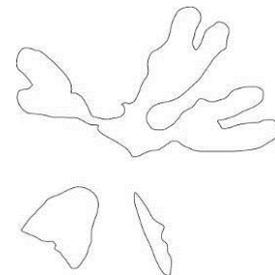
2,920



2,910



2,900



2,880

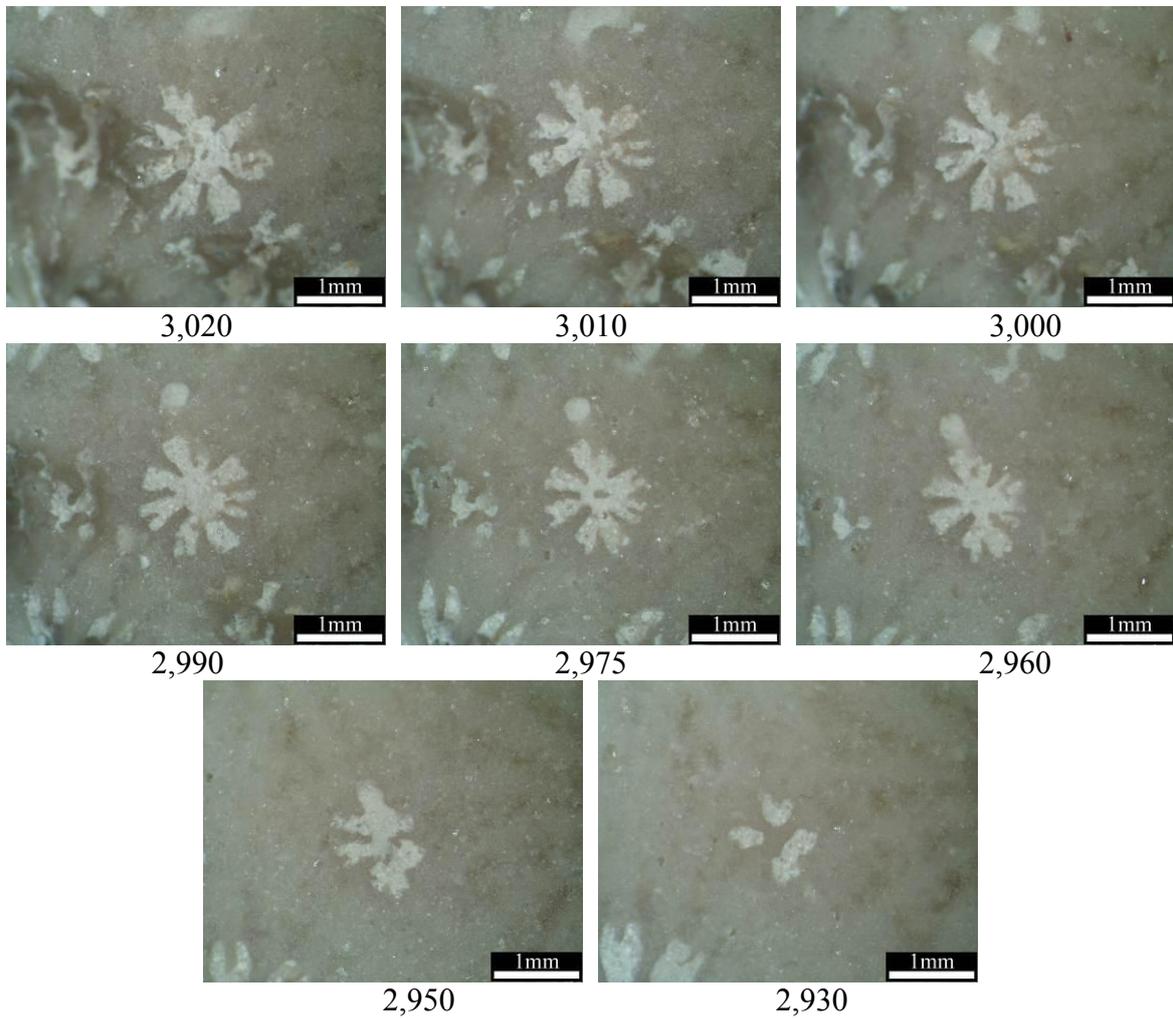
#### **Planche XXIV**

**A** : Sections s riees transversales de *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Meuse, France, Oxfordien sup rieur - DOM-12). L'espace­ment des vues est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

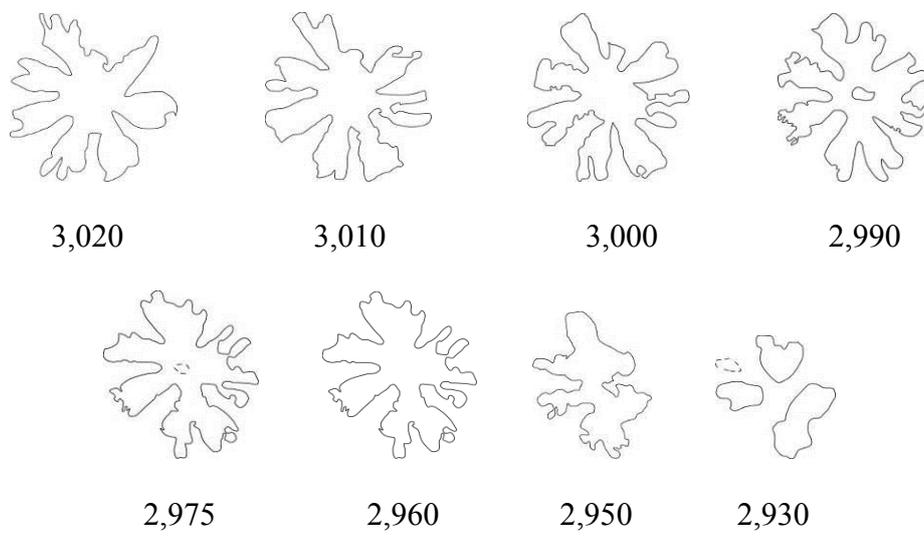
**B** : Contours des sections s riees transversales de *Pseudocoenia sp.* de Dompcevrin (Meuse, France, Oxfordien sup rieur – DOM-12) avec disposition octom rale des septes. L'espace­ment des contours est exprim  en centim tres. Le plus gros chiffre correspond   la section la plus proximale.

Planche XXIV

A



B







## Résumé - Abstract

Une nécessaire révision des coraux plocoides jurassiques en morphologie, morphométrie, systématique et en nomenclature a été réalisée grâce à des spécimens-types, du matériel de collection, ou issu de la littérature. Des structures dont une nouvelle muraille, l'*étallonotheque* et des types d'auricules ont été identifiés. Un stade initial ontogénique tétraméral a été observé pour la première fois chez *Heliocoenia* et *Pseudocoenia*. Ceci est en désaccord avec la définition traditionnelle sur le développement fondamentalement hexaméral chez les Scleractinia. L'étude systématique aboutit à une réorganisation des familles, des genres et de leurs synonymies. Des espèces sont décrites avec des limites encore parfois ambiguës nécessitant une approche morphométrique plus approfondie pour être reproductible. Les positions systématiques prises sont traduites dans le sens de la préservation de la stabilité de l'usage des noms, des actes nomenclaturaux sont proposés dans ce sens. Deux méthodes morphométriques ont été appliquées aux contours 2D des sections de polypiérites. L'analyse de Fourier Elliptique a été utilisée sur des coupes transversales théoriques et réelles. Les résultats montrent les différentes symétries et certains genres distingués par cette méthode. L'analyse des dimensions fractales de modèles théoriques, des coupes étudiées, ou issues de la littérature ont été analysées. Les formes étudiées se placent selon un gradient de complexité croissante du contour correspondant à la maximisation de l'interface squelette-porosité. Le long de ce gradient, les différents taxons se répartissent, leur distinction restant souvent délicate par suite d'un léger recouvrement.

**Mots clés :** Jurassique, Coraux, Morphologie, Morphométrie, Systématique, Ontogénèse.

A review of Jurassic plocoid corals in morphology, morphometry, systematics and in nomenclature was necessary. This study was realized with collection materials, type specimens and material from the literature. The morphological study enables identifying structures such as a new type of wall, the *etallonotheca* and some new types of auricles. A tetrameral initial ontogenetic stage was observed for the first time in *Heliocoenia* and *Pseudocoenia*. This is in disagreement with the traditional definition of the septal development supposed to be fundamentally hexameral in Scleractinia. The systematic study led to a significant reorganization of families, genera and their synonyms. Species are described but their limits are still ambiguous and so still require more detailed morphometric approaches to be reproducible. The systematic positions chosen here are translated in terms of nomenclature in order to preserve the stability of names. This requires in various cases nomenclatural acts. Two morphometric methods were applied on 2D contours of calices sections. Elliptical Fourier analysis was used on theoretical and real transversal sections. The results show that the different symmetries and some genera can be distinguished by this method. Analysis of fractal dimensions has also been applied. Theoretical models and the sections studied in this work or issued from the literature were analyzed. The studied forms are placed according to an increasing complexity gradient of the contour corresponding to the maximization of the interface skeleton-porosity. The different taxa are distributed along this gradient, due to their small overlaps; their true distinction often remains difficult.

**Key-words:** Jurassic, Corals, Morphology, Morphometry, Systematics, Ontogeny.

